

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«Поволжская государственная социально-гуманитарная академия»

*Посвящается памяти профессора
Игоря Михайловича Распопова*

В.В. Соловьева, А.Г. Лапиров

ГИДРОБОТАНИКА

Учебник для высших учебных заведений

Самара 2013

УДК 58 (075.8)
ББК 28.5
С 60

*Печатается по решению редакционно-издательского совета
Поволжской государственной социально-гуманитарной академии*

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор, зав. лабораторией
высшей водной растительности Института биологии внутренних вод РАН

В.Г. Папченков;

доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники ПГСГА,
почетный работник высшего профессионального образования РФ

В.И. Матвеев

С 60 **Соловьева В.В., Лапиров А.Г.** Гидробротаника : учебник для высших учебных заведений. – Самара : ПГСГА, 2013. – 354 с. ; ил.

ISBN 978-5-8428-09493

Гидробротаника, представляющая собой один из разделов ботаники – сравнительно молодая наука; учебные пособия по ее изучению единичны. Новый учебник позволяет с современных позиций познать основные проблемы и методы гидробротанических исследований, необходимые для решения многих проблем природопользования. В учебнике синтезированы систематические, геобротанические, биоморфологические и экологические аспекты изучения растений водоемов и водотоков. Общие теоретические вопросы сопровождаются учебно-методическим комплексом, позволяющим облегчить процесс познания и преподавания этой науки и получить максимально полное представление о современных методах и проблемах гидробротаники.

Издание рекомендовано студентам высших учебных заведений, обучающимся по направлениям подготовки «Экология и природопользование» (профиль «Экология»), «Педагогическое образование» (профили «Биология», «Химия», «География»).

ISBN 978-5-8428-09493

УДК 58 (075.8)
С 60
ББК 28.5

© Соловьева В.В., Лапиров А.Г., 2013
© ПГСГА, 2013

Предисловие

Современное высшее биологическое образование нацелено на фундаментальность и целостность, принципиально важным моментом является овладение методами биологического исследования. Организация научных исследований является одним из условий эффективной подготовки специалистов, включая научно-педагогические кадры для вузов. В связи с переходом высшей школы на двухуровневую систему профессиональной подготовки в задачу высших учебных заведений входит предоставление субъекту образовательного процесса выбора совокупности дисциплин и практик, обеспечивающих формирование универсальных и профессиональных компетенций выпускника. В условиях реформирования высшей школы гидробиотаника как сравнительно молодая и активно развивающаяся наука привлекательна и востребована. Модульно-компетентный подход в образовании позволяет в рамках дисциплин «Экология растений», «Ботаника с основами фитоценологии» предлагать в качестве одного из самостоятельных модулей «Гидробиотанику» с разнообразными формами учебно-исследовательской и научно-исследовательской работы во время занятий, полевых практик и экспедиций.

На кафедре ботаники Поволжской государственной социально-гуманитарной академии гидробиотанические исследования продолжаются уже более 40 лет в тесном сотрудничестве с учеными лаборатории высшей водной растительности Института биологии внутренних вод РАН. Собран большой коллекционный и фактический материал. Одной из особенностей самарской научной школы является большой опыт образовательной деятельности, активная коллекторная работа, выполнение научных исследований, отражающих многолетнюю динамику флоры и растительности различных водных объектов и современное научно-методическое обеспечение учебного процесса. Накопленный научно-педагогический опыт, а также учет программ изучения этой дисциплины в МГУ и Оренбургском государственном педагогическом университете отражен в содержании предлагаемого учебника.

Основными задачами учебника «Гидробиотаника» явились изложение ключевых вопросов науки, которые необходимо знать при изучении растительного покрова и популяций растений различных водных объектов; описание современных методов изучения флоры, растительности и биоморфологии водных растений; характеристика разнообразия и экологической роли береговых и водных растений, проблем их охраны и хозяйственного использования. Книга содержит полностью разработанный учебно-методический комплекс: лекционный курс (общую теорию вопросов по ключевым разделам), программу лабораторно-практических занятий и полевой практики, задания для самостоятельной работы, средства контроля знаний, примерные темы рефератов, курсовых, квалификационных работ и магистерских диссертаций, библиографию и ссылки на некоторые интернет-ресурсы. Структура учебника включает рубрики, позволяющие сконцентрировать внимание читателя на главном материале в каждом разделе: основная идея, смысловые связи, ключевые слова и выводы. Кроме того, имеются многочисленные рисунки, таблицы и хрестоматийный материал.

Авторы учебника выражают большую благодарность рецензентам: доктору биологических наук, профессору, ведущему научному сотруднику Института озераведения РАН Игорю Михайловичу Распопову, доктору биологических наук, профессору, зав. лаборатории высшей водной растительности ИБВВ РАН Владимиру гавриловичу Папченкову, доктору биологических наук, профессору кафедры ботаники ПГСГА Владимиру Ивановичу Матвееву за конструктивные предложения. Особую признательность выражаем доктору биологических наук, профессору Сергею Владимировичу Саксонову, доктору биологических наук, профессору Наталье Павловне Савиных, кандидату биологических наук, доценту Александру Алексеевичу Семенову за полезные советы и ценные замечания, а также кандидату биологических наук, доценту Валентине Николаевне Ильиной за выполнение некоторых рисунков к главе 4.

Введение в гидрботанику

*Чтобы понять какую-либо науку,
необходимо знать историю этой науки.
Огюст Конт*

История развития гидрботаники

*В развитии наук существуют периоды, когда накопление новых данных
заставляет внимательно вглядываться в историю прошлого.
Н.С. Курнаков*

Основная идея

История развития гидрботаники сопряжена с географическими исследованиями, достижениями классической ботаники и продиктована экономическими потребностями общества.

Смысловые связи

Первые путешествия ботаников – развитие систематики растений – геоботанические исследования водных объектов – развитие основных направлений гидрботанических исследований – определение методологии гидрботаники.

! Ключевые слова

Гидрботаника, флора, растительность, методы исследований, водоемы, водотоки, экспедиции, монографии, конференции.

Исторические периоды развития гидрботаники

В настоящее время накопился достаточный материал, дающий основание для описания истории развития гидрботаники в нашей стране [Распопов, 1963, 1965, 1987, 1998; Матвеев, 1969; Белавская, Корелякова, 1988; Кузьмичев, 2000, 2002; Папченков, 1995, 1998, 2000; 2008, 2010 и др.]. В развитии гидрботаники как науки можно выделить 5 периодов. Определение периодов связано с преобладанием того или иного направления исследований, выходом основополагающих классических работ, а также с событиями, имеющими важное значение в истории науки.

I. Географический период (конец XVIII–XIX в.) Первоначальные сведения о водных растениях России появляются в XVIII веке, когда Российская Академия наук организует первые экспедиции с целью изучения природных ресурсов. Одной из задач, стоящих перед их участниками, было исследование растительного покрова. Его анализ, представленный на основе путешествий первых русских ботаников С.П. Крашенинникова, П.С. Палласа, С.Г. Гмелина, И.И. Лепехина, С.И. Коржинского, носил описательный характер.

В этот период флора водоемов еще не привлекала к себе специального внимания и все сведения о ней собирались попутно с другими природными объектами. Описания встреченных растений содержали и первые упоминания о растениях водоемов конкретных географических мест. Поэтому, несмотря на свой общий характер, труды первых

ученых-натуралистов, сохранившиеся до наших дней в виде отчетов, публикаций и гербария, имеют не только историческую, но и научную ценность. Их необходимо учитывать, проводя ретроспективный анализ гидрботанического изучения растительного покрова какого-либо физико-географического района или конкретного водного объекта.

П.С. Паллас в 1768–1774 гг. был руководителем экспедиции в Прикаспийской низменности, Башкирии, в Сибири и Забайкалье. В 1793–1794 гг. изучались Поволжье, Северный Кавказ и Урал. В 1809 году итоги экспедиций опубликованы в «Путешествиях по разным провинциям России». Участником одной из экспедиций Палласа был И.И. Георги, который в 1772 г. обследовал озеро Байкал, составил карту озера и привел сведения о байкальской флоре и фауне.

И.И. Лепехин в 1768–1772 гг. путешествовал по Поволжью, Уралу и северу европейской части России, Белоруссии и Прибалтике. Описание экспедиций изложены в 1771–1780 гг. в «Дневных записках путешествия по разным провинциям Российского государства».

Академик И.Г. Гмелин изучал районы Западной и Восточной Сибири. Материалы исследований были положены в основу четырехтомной «Флоры Сибири», включающей сведения о водной флоре, и отражены в отчете «Путешествия по России для исследования трех царств естества» (1783 г.).

Флористические исследования, начатые в XVIII в., стали развиваться активнее, и в начале XIX в. усилился интерес к изучению водных растений. В немалой степени этому способствовало развитие в России, странах Западной Европы и Америки такой доходной отрасли хозяйства, как рыбководство. В это время во многих странах мира организуются специальные биологические станции по изучению пресноводных водоемов. Их создание связано с развитием лимнологии, гидробиологии и изучением биологической продуктивности водоемов.

В 1888 г. была основана биологическая станция на Почерницком пруду в Чехии, в 1890-м – Пленская гидробиологическая станция в Германии. В 1891 г. организована первая пресноводная биостанция в России на озере Глубоком, близ Москвы, позднее, в 1895 г., возникла Бородинская станция на Бологовском озере, названная так в честь ее основателя И.П. Бородина, а в 1900 г. – Волжская в Саратове.

В 1801–1904 гг. появляются статьи о конкретных водных растениях: И.И. Лепехина о рогозе Лаксмана, Н.Н. Кауфмана о рясках, А.А. Петунникова об элодее канадской, С.И. Коржинского об альдрованде, Г.И. Танфильева о водяном орехе, Л.Н. Кропачева о наяде малой, И.Я. Акинфиева о валлиснерии спиральной. Научный интерес представляет монография С.И. Ростовцева, содержащая сведения об анатомии, морфологии и биологических особенностях рясок, подкрепленные экспериментальными данными.

В конце XIX века развивается интерес к аквариумному делу, и многие любители начинают, наряду с тропическими растениями, разводить в аквариумах и местные виды. Это повысило интерес к изучению биологии водных растений. Одним из таких исследователей был Н.Ф. Золотницкий, наиболее известная работа которого «Водные растения для аквариума комнатного, садового и оранжерейного» и сегодня не утратила своей значимости.

В целом, первые публикации о морфологии, систематике, таксономии и географии некоторых водных растений имели частный характер. Поэтому зарождение гидрботаники следует связывать с именами Бориса Алексеевича Федченко и Александра Федоровича Флерова: они подготовили первый в истории ботаники иллюстрированный определитель водных растений «Водяные растения Средней России», который имел три издания (1897, 1900, 1913). К работам общего плана относится труд немецкого ученого К. Ламперта «Жизнь пресных вод», переведенный на русский язык и изданный в Санкт-Петербурге в 1900 году.

II. Систематико-геоботанический период (начало–середина XX в.)

В начале XX в. исследования содержали сведения о флористических находках, новых таксонах и были связаны с комплексным изучением различных водных объектов, озер, болот, плавней и т.д. Работы таких ученых, как О.А. Гримм, В.О. Алабышев, Н.К. Дексбах, С.П. Аржанов, носили геоботанический характер.

Особый интерес к растительному покрову водоемов проявился в довоенные и послевоенные годы, что было связано со строительством первых оросительных систем, гидроэлектростанций и крупных водохранилищ. Вместе с искусственными морями создается множество прудов для мелиоративного и рыбного хозяйства. Потребовались научные сведения о водных растениях, их биологии и экологии: без этих знаний были невозможны правильная эксплуатация, управление биологическими процессами в водоемах и их эффективное использование. Проблемы, занимавшие гидробиотаников, стали более разнообразными. Создаются специализированные определители водных растений. В.Н. Черновым в 1930 г. написан «Определитель водных растений Нижне-Волжского края». Ю.В. Рычиным в 1948 г. опубликована «Флора гигрофитов».

Одновременно в трудах советских ученых разрабатывается систематика водных растений. В 1925–1926 гг. выходят в свет работы А.Ф. Флерова, посвященные водяному ореху, и С.С. Ганешина по систематическому обзору водяных лютиков.

В 1924–1929 гг. продолжаются геоботанические исследования и обобщаются первые результаты трудоемкой работы по картированию и определению продуктивности растительности озера Белого в пойме р. Днестр Л.В. Климентовым. Расчет биомассы, образуемой в год высшими водными растениями, впервые в России был произведен в 1927 г. А.И. Березовским, он же одним из первых изучал проблему борьбы с чрезмерным зарастанием водоемов. Пионерами исследований зарастания прудов стали: в Воронежской области – И.Н. Котова, в Саратовской области – Е.К. Кох и А.Д. Фурсаев. Появляются работы И.В. Козлова, В.Д. Лопатина, А.А. Смиренского и других ученых по интродукции водных растений в естественных водоемах

Проводится инвентаризация водных растений и устанавливается их ареал, что нашло отражение в книгах «Флора СССР» и «Флора Юго-Востока европейской части СССР». Преобладающими в этот период были работы по изучению растительного покрова и процессов зарастания различных водных объектов, что и позволило определить его как систематико-геоботанический. Активно изучается растительность пойменных водоемов и прудов, озер и болот, рек и водохранилищ. В 30–50-е гг. выходят в свет первые работы Г.К. Лепиловой, К.В. Доброхотовой, К.К. Зерова, В.М. Катанской, А.П. Белавской, И.М. Распопова.



Рис. 1. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок

В 1932 г. была основана Верхневолжская база АН СССР, которая кроме гидробиологических работ, занималась изучением влияния вновь созданного Рыбинского водохранилища на почву, флору и фауну окрестностей Борка. К середине 1930-х гг. под руководством чл.-корр. АН СССР А.П. Шенникова здесь зародилось гидрботаническое направление. В 1956 г. на базе станции возник Институт биологии водохранилищ АН СССР, который в связи с расширением сферы своей деятельности преобразован в 1962 г. в Институт биологии внутренних вод АН СССР (рис. 1). Исследованием водных макрофитов в разные годы здесь занимались А.П. Белавская, И.Л. Корелякова, В.А. Экзерцев, А.И. Кузьмичев и др.

Среди зарубежных работ этого периода следует отметить книгу английского ботаника Агнессы Арбер «Water plants. A study of aquatic angiosperms» (Водные растения. Изучение водных покрытосеменных), вышедшую в 1920 г., переизданную сначала в 1963 г. с небольшими дополнениями, а затем в 1972 г. и посвященную биологии и экологии ряда растений британских вод. К сожалению, на русский язык эта работа так и не была переведена и поэтому известна только узкому кругу специалистов.

III. Период становления гидрботаники как науки (середина 1950-х–1963 гг.)

Этот период можно считать определяющим в истории гидрботаники, поскольку с учетом первого опыта изучения флоры и зарастания водных объектов появилась возможность корректировки известных методик полевых исследований, создания и апробации новых подходов и приемов. В 1956 г. опубликована методическая работа В.М. Катанской, посвященная изучению высшей водной растительности. В эти годы предложено использование новейших достижений техники при изучении зарастания водоемов, в частности, ботанические наблюдения с вертолета и самолета. В 1959 г. И.М. Распопов описывает опыт и преимущества применения легководолазного снаряжения при изучении подводных зарослей и для уточнения списков придонных растений.

Активно продолжаются работы, посвященные выявлению водной флоры различных территорий и систематике водных растений.

Гидротехническое строительство стимулировало выполнение работ по изучению проблемы компенсации потерь сельскохозяйственной продукции. С целью повышения продуктивности и хозяйственной ценности мелководий искусственных водоемов в охотничье-промысловых хозяйствах проводятся опыты по выращиванию таких ценных кормовых и пищевых растений, как цицания водная и широколистная, водяной орех, лотос каспийский. В публикациях этого периода дается описание кормовых достоинств водных растений, сведения об их урожайности и первых результатах акклиматизации. Это, в свою очередь, вызвало необходимость изучения биоэкологических особенностей растений в различных условиях затопления и гидрохимического режима.

За предыдущие годы был накоплен большой материал по флоре и растительности, продуктивности и запасам фиторесурсов водоемов. Внимание ученых привлекают вопросы физиологии растений вод, изучаются процессы их минерального питания, фотосинтеза, наличия фитонцидов. Появляются работы по анатомии и морфологии водных и прибрежных растений.

Определенные успехи по проблемам изучения растений различных водных объектов были достигнуты и учеными других стран. В историческом отношении наибольшего внимания заслуживает работа немецкого исследователя Фрица Гесснера, применившего в 1955 г. для своей монографии название «Hydrobotanik», в которой определил основное содержание гидрботаники. Последовательным продолжателем идей Гесснера стал научный сотрудник Лаборатории озероведения АН СССР Игорь Михайлович Распопов. Устойчивый интерес ученого и сложившиеся к тому времени научно-исторические предпосылки позволили ему в 1963 г. объявить на страницах журнала «Успехи современной биологии» о существовании нового раздела биологии – гидрботаники и основных направлениях исследований.

И.М. Распопов

Об основных понятиях и направлениях гидробиологии в Советском Союзе

Водная оболочка земного шара является средой обитания различных растительных организмов, различающихся по строению и по степени организации.

Изучением низших растительных органов занимаются такие специальные отрасли ботаники, как фитопланктонология, гидромикробиология и т. д., изучением высших водных растений – гидробиология.

Высшие водные растения издавна привлекали внимание исследователей. Первые попытки классифицировать их предпринял греческий философ и натуралист Теофраст (372–287 г. до н. э.), который различал водные (*enydra*), прибрежные (*kathydra*), болотные (*heleia*) и земноводные растения.

Шоу применил к водным растениям термин «гидрофиты», который Вармингом (1901) был видоизменен в «гидатофиты». В дальнейшем в отношении водных, прибрежных и болотных растений были предложены и другие термины, однако до настоящего времени в литературе нет единого толкования понятия «водные растения». Стимэн называет водными растениями только погруженные виды, ассимилирующие углекислоту (CO_2) из воды. Советские и многие зарубежные ученые вкладывают в понятие «водные растения» более широкий смысл. Хотя в большинстве гидробиологических работ определение понятия «водные растения» и не дано, тем не менее, выделение жизненных форм и эколого-физиологических групп растений, произрастающих при избыточном увлажнении, подразумевает отнесение к водным растениям, как погруженных видов, так и растений с плавающими листьями и возвышающимися над поверхностью воды побегами. Линкола, например, пишет: «...мы причисляем к водным растениям в широком смысле все те растения, которые или растут в воде, или в большинстве своего местонахождения в Финляндии растут на длительно покрытом водой грунте (в сублиторали) и, как правило, в своем строении более или менее приспособились к водному местообитанию».

Богдановская-Гиенэф раздвигает рамки этого понятия еще шире и относит к водной флоре «виды растений, способных развиваться и жить на территории, длительно покрытой водой, и у которых строение носит более или менее ясный отпечаток обитания в водной среде». Таким образом, к водной флоре ею причисляются и формы гигромезофитов, у которых произрастание в длительно затопленной части побережья вызывает некоторые особенности роста и строения. Гесснер причисляет к водным растениям все виды растений «независимо от степени их организации, естественным местообитанием которых является вода, в которой они живут, на чьей поверхности они плавают или над которой они возвышают свои органы вегетации».

Приведенные определения носят слишком общий характер, так как в определенных условиях при избыточном увлажнении могут произрастать даже мезофиты. В то же время гигрофиты могут произрастать при умеренном увлажнении, причем одни из них, поселяясь в умеренно увлажненных местообитаниях, сохраняют анатомическое строение, присущее водным растениям, а другие утрачивают его. Растения, утрачивающие признаки, характерные для водной растительности, следует причислять к гигромезофитам, которые уже не подлежат отнесению к водной растительности. Принимая во внимание эти соображения, под высшей водной растительностью целесообразно понимать совокупность травянистых растений, анатомически и морфологически приспособленных к жизни при избыточном увлажнении.

Обзору исследований высшей водной растительности континентальных водоемов Советского Союза посвящается дальнейшее изложение.

Как сказано выше, наука, объектом изучения которой являются водные растения, носит название «гидрботаника». Насколько нам известно, впервые понятие «гидрботаника» определил Гесснер, который в своем капитальном труде «Hydrobotanik» (т. 1, 1955) пишет: «В этой работе предпринята попытка рядом с понятием «геоботаника», которое издавна употребляется как синоним «географии растений», поставить понятие «гидрботаника» и включить в него все, что позволяет показать отношения между водным растением и его средой обитания».

На понятиях «геоботаника» и «гидрботаника», приводимых Гесснером, следует остановиться особо. В советской ботанической литературе понятие «геоботаника» никогда не употребляется как синоним географии растений. Советские ученые понимают геоботанику как науку о растительных сообществах (фитоценозах), их строении и внутренних взаимосвязях, о связи их с внешней средой, закономерностях их (сообществ) распределения, об их развитии в пространстве и во времени, о путях и использования и преобразования. Геоботаника чаще всего употребляется как синоним фитоценологии. Геоботанике, истории ее развития, ее задачам и методам посвящена обширная литература, к которой мы и отсылаем интересующегося читателя.

Понятие «гидрботаника» сам Гесснер не ограничивает экологией водных растений, как это можно понять из *его* определения, а судя по содержанию его монографии, 3-й том которой должен быть посвящен гидрофитоценологии, он понимает термин «гидрботаника» скорее всего в широком смысле (т. е. включает экологию, фитоценологию, географию растений, ботаническую географию).

Нам представляется правильным понимать под гидрботаникой часть ботаники, объектом исследования которой являются водные растения и образованные ими группировки, их связи с внешней средой (аут- и синэкология), их строение и внутренние взаимосвязи, их развитие в пространстве и во времени, а также их использование и преобразование.

Из этого определения гидрботаники вытекают основные направления, по которым ведутся гидрботанические исследования в Советском Союзе: 1) геоботаническое, 2) экологическое, 3) анатомо-морфологическое, 4) физиологическое, 5) систематическое, 6) продукционное, 7) хозяйственное использование водных растений и борьба с зарастанием¹.

Успехи современной биологии. Т. 55. Вып. 3, № 3. – Л., 1963.

Из иностранных работ этого периода следует обратить внимание прежде всего на монографию чешского ученого Славомила Гейны «Okologische Charakteristik der Wasser- und Sumpflazen in der Slowakischen Tiefebene (Donau- und Theissgebiet)» («Экологическая характеристика водных и болотных растений Словацкой низменности (области Дуная и Тисы)», изданную в Братиславе в 1960 г. В этом капитальном труде описаны морфология, экология, фитоценология и практическое значение макрофитов равнинных водоемов Словакии. Наибольшее внимание было уделено растениям, широко распространенным на рисовых полях в Словацкой низменности.

IV. Период совершенствования методов и развития прикладного направления гидрботаники (1964–1995 гг.)

60-е гг. XX в. связаны прежде всего с изучением процессов зарастания искусственных водоемов. Многолетние исследования растительного покрова и фитопродукции

¹ Далее в статье приводится характеристика каждого их направлений исследований в 1930-60-е гг. и обширный список литературы.

крупных водохранилищ содержатся в работах Г.К. Лепиловой, А.А. Потапова, В.А. Экзерцева, И.Д. Голубевой, И.Л. Кореляковой, В.И. Матвеева и других ученых. Они исследовали динамические тенденции и давали прогнозы развития растительности создаваемых водоемов. Таким образом, в этот период геоботаническое направление остается основным. В результате детально изучена растительность водоемов европейской части России, в частности водохранилищ Волги, Днепра и крупных озер Северо-Запада. В 60–70-х гг. в мировом масштабе проводились серьезные работы по Международной биологической программе (МБП). Тогда работой пресноводной секции руководил член-корр. АН СССР Г.Г. Винберг. По его рекомендации итоги комплексного изучения сообществ гидробионтов Онежского озера опубликованы в коллективных монографиях под редакцией И.М. Распопова «Растительный мир Онежского озера» (1971) и «Литоральная зона Онежского озера» (1975) под грифом Международной биологической программы.

Продолжают развиваться методы полевых исследований и понятийный аппарат науки. Уже в то время была очевидной запутанность в гидроботанической терминологии. Прояснить проблему синонимичности ряда категорий можно было после знакомства с работой И.М. Распопова «О некоторых понятиях гидроботаники» [1978].

В 1970 г. в Румынии, сначала в Бухаресте, а затем в г. Тульча на Дунае проходила Международная конференция по макрофитам, на которую, как квалифицированный специалист по водным растениям, был делегирован И.М. Распопов. На этом форуме была достигнута договоренность о регулярном сотрудничестве биологов Института озераведения АН СССР и Ботанического института ЧСАН, которая в дальнейшем была внесена в план международных связей Академий наук двух государств. Регулярные обмены учеными двух институтов продолжались многие годы.

В 1975 г. в Ленинграде проходил 12-ый Международный ботанический конгресс. Во время его работы собралась инициативная группа известных гидроботаников мира – профессора Р. Ветцель и Мак Рой (США), академик С. Гейны (Чехия), ведущие гидроботаники России В.М. Катанская, И.Л. Корелякова, И. М. Распопов, В.А. Экзерцев. Для обсуждения проблем и задач, стоящих перед развивающейся наукой, было решено создать Ассоциацию биологов – специалистов по высшим водным растениям – International Association Aquatic Plant Biologists (IAAVPB). По решению этой ассоциации стал выходить журнал «Aquatic botany».

С целью привлечения к гидроботаническим исследованиям как можно большего числа специалистов и молодых кадров В.А. Экзерцев, А.И. Мережко и И.М. Распопов проявили инициативу и организовали в 1977 г. первую Всесоюзную конференцию по высшим водным и прибрежно-водным растениям. Местом проведения был выбран п. Борок в связи с тем, что В.А. Экзерцев был заместителем директора Института биологии внутренних вод и заведовал лабораторией водных растений, коллектив которой был способен организовать конференцию. Кроме того, в Борке имелись помещения для заседаний и для размещения участников. На первой конференции было принято решение проводить гидроботанические конференции один раз в 3 года. Однако следующая конференция состоялась в п. Борке только в 1988 г. С тех пор институт является координирующим центром всех направлений исследований и организатором Всероссийских и Международных конференций по водным растениям.

Работы 1970-х – начала 80-х годов внесли в гидроботанику ряд важных достижений. Заметным событием в науке было появление в 1979 г. монографии В.М. Катанской по водохранилищам-охладителям СССР, а в 1981 г. выход ее книги «Высшая водная растительность континентальных водоемов», где содержится полная сводка методов исследования водной растительности. Наиболее знаменательным в этот период истории гидроботаники был 1982 г. В этот год И.Л. Корелякова разработала эколого-фитоценологическую классификацию водной растительности, В.И. Матвеев – генетиче-

скую классификацию растительности террасных озер. К.В. Доброхотовой с соавторами была опубликована монография «Водные растения», где давались ключи для определения семейств, родов и видов растений Казахстана по вегетативным признакам, плодам и семенам. Издано учебное пособие К.А. Кокина «Экология высших водных растений», охватывающее некоторые аспекты гидробиологии. Наконец, в 1982 г. вышел в свет последний том «Жизни растений» под редакцией А.Л. Тахтаджяна, где содержится обобщение сведений о биоморфологии и систематике растений, включая растения вод.

В 80-е годы проводились комплексные исследования фитоценозов с учетом не только высших, но и низших растений. Исследования Т.Н. Покровской с соавторами касались изучения взаимоотношений макрофитов, нитчатых водорослей и фитопланктона, а также их роли в продуцировании органического вещества. Авторами установлен тип макрофитных озер и выявлена их устойчивость к эвтрофированию. Во многих публикациях находят отражение проблемы охраны водной флоры и растительности. Виды водных растений занесены в Красные книги СССР, РСФСР и региональные Красные Книги, созданы заповедники на озере Севан и «Дунайские плавни», ряд озер объявлен памятниками природы.

Изучение роли растительности в очистке вод, проблемы биоиндикации, интродукции и использования макрофитов можно отнести к направлению «прикладной гидробиологии». Именно по вопросам очистной роли макрофитов опубликовано максимальное количество работ как в нашей стране, так и за рубежом. В отличие от отечественной, в зарубежной гидробиологии преобладали экспериментальные работы по биологии и экологии водных растений. В США во Флориде создан центр по изучению водных растений, где каталогизируется вся литература. Центр выпускает информационный листок «Aquarphyta», рассылаемый в 65 стран.

К середине 1980-х годов был накоплен обширный фактический и теоретический материал, который нуждался в обобщении. К этому времени было завершено изучение водной растительности крупных разнотипных озер: Ладожского, Онежского, Ильменя, Лача, Воже, Кубенского и Белого. По результатам исследований в 1985 г. опубликована монография И.М. Распопова «Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР». Научно-практическую значимость имеют и другие работы этого ученого – «Методы изучения высшей водной растительности» (1983) и «Мониторинг высшей водной растительности» (1992), которые сегодня приняты в качестве стандартных для системы Гидрометеослужбы России и используются в странах СНГ. В 1990 г. выходит монография В.И. Матвеева «Динамика растительности водоемов бассейна Средней Волги», где обобщены многолетние исследования автора на озерах и Саратовском водохранилище в пределах Самарского Поволжья начиная с конца 50-х гг..

Интерес ученых к гидробиологии долгое время не ослабевал, и к середине 80-х годов число публикаций по различным направлениям превысило 1000. Но уже к концу десятилетия наблюдается некоторое снижение научного интереса к проблемам изучения растений вод. В III гидробиологической конференции «Водная растительность внутренних водоемов и качество их вод», проходившей в 1992 г. в Петрозаводске, непосредственное участие приняло всего 30 человек.

Заметными событиями 1993 г. стал выход из печати определителя цветковых растений водоемов «Флора водоемов Волжского бассейна» и коллективной монографии «Макрофиты – индикаторы изменений природной среды», ставшей результатом плодотворного международного сотрудничества гидробиологов. В монографии приводятся сведения о морфологии, географическом распространении, экологии, фитоценологической роли, индикаторном значении, химическом составе, продукции, хозяйственном и ландшафтном значении водных и околоводных растений, распространенных на территории Украины и Чехословакии.

В 1995 г. было опубликовано только около 30 гидрботанических работ, а на IV конференцию по водным растениям в п. Борок приехало менее 20 человек. Тогда, председатель оргкомитета, заведующий лабораторией высшей водной растительности В.Г. Папченков констатировал «глубокий кризис гидрботаники как науки». Он был связан не только со сложным периодом в истории государства, но также с завершением этапа накопления первичных знаний и сменой поколений российских гидрботаников. Необходимо было глубокое осмысление всего сделанного, создание методологии науки, опираясь на которую можно было бы идти вглубь гидрботанических проблем и готовить молодых ученых.

В достаточно сложный тридцатилетний период (1964–1995 гг.) в зарубежной литературе появились работы, охватывающие различные аспекты гидрботанических исследований. Это прежде всего содержательная книга молодого английского исследователя (умер от лейкемии в возрасте 29 лет) Сирила Дункана Скалторпа «Биология водных сосудистых растений» [Sculthorpe, 1967], изданная в 1967 г. и переизданная дважды (в 1971 и 1985 гг.). Это одно из наиболее часто цитируемых изданий по систематике, биологии, физиологии, географии, экологии и развитию водных растений. Сам С. Д. Скалторп писал, что «...тема книги – взаимодействие, в обоих направлениях, между сосудистым телом растения и водной окружающей средой, как проявления на структурном, физиологическом и экологическом уровнях...» [Sculthorpe, 1967].

Следующая серьезная работа связана с именем англо-американского зоолога и эколога Джорджа Эвелина Хатчинсона – отца современной американской лимнологии. В этом трактате по лимнологии [Hutchinson, 1975] главы с 27 по 32 посвящены харовым водорослям, мохообразным, сосудистым растениям, донным водорослям, лишайникам пресноводных озер.

Следующая работа – руководство по определению пресноводных макрофитов – Кристофера Давида Кентиша Кука с соавторами [Cook, 1974] – книга таксономического плана, содержит ключи к определению семейств и других больших групп растений. Первый – более или менее традиционный ключ для определения семейств, основанный на репродуктивных органах, второй – ключ для определения родов и других высших таксономических категорий, основан на легко наблюдаемых вегетативных характеристиках. В книге приводится систематическая и биоэкологическая характеристика представителей харовых, мхов и печеночников, папоротникообразных и семенных растений. Как отмечает во введении сам автор: «...не ботаник должен быть в состоянии использовать это руководство, поэтому все роды были проиллюстрированы, ботанические термины были сведены к минимуму, и где возможно вегетативные особенности и легко наблюдаемые характеристики цветка были использованы в ключах и описаниях».

Такого же плана и работа двух немецких ученых: Зигфрида Йоста Каспера и Хайнца-Дитера Крауша [Casper, Krausch, 1980] – определитель, охватывающий высшие пресноводные растения Центральной Европы (пресноводные Трахеофиты — харовые, мхи, папоротникообразные и семенные растения).

V. Период развития методологии гидрботаники и интеграции со смежными науками (с 1996 г. – по настоящее время).

На X съезде Русского ботанического общества, проходившем в 1998 г. в Санкт-Петербурге, где обсуждались проблемы ботаники на рубеже XX–XXI вв., В.Г. Папченков отмечал, что подавляющее большинство исследователей, занимающихся проблемами гидрботаники, гидрботаниками себя не называет и по образованию ими не является. Для дальнейшего развития этой науки необходимы соответствующее самосознание и обучение еще со студенческой скамьи. V Всероссийская конференция по водным растениям «Гидрботаника–2000» показала, что временный разрыв в преемственности поколения И.М. Распопова, В.М. Катанской, В.А. Экзерцева, И.Л. Кореляковой,

В.И. Матвеева и других ведущих гидробиологов был преодолен, наука оживилась и привлекла к себе новых молодых исследователей. 10–13 октября 2000 г. в Борок, традиционно принимающий конференцию, с трудом разместил ее участников. Более 200 докладчиков представляли около 80 НИИ и вузов России, изучающих растения вод и водные объекты Дальнего Востока, Восточной и Западной Сибири, Урала, Севера и Северо-запада России, ее центральных и южных регионов и, особенно, бассейна Волги.

В 2000 г. вышло более 250 публикаций – максимальное число работ в истории гидробиологии. В их числе определитель сосудистых растений «Флора водоемов России», подготовленный Л.И. Лисицыной и В.Г. Папченковым с учетом последних флористических сводок, новейших достижений систематики растений вод и современных ареалов их распространения.

На последних конференциях получила развитие научная дискуссия, начатая на пленарном заседании IV Всероссийской конференции по водным растениям о месте гидробиологии в системе наук, о недостаточно четком определении объекта и предмета исследований, об отсутствии глубоких теоретических разработок. В связи с экологической значимостью водных макрофитов в функционировании водных экосистем обсуждался вопрос о развитии экологического направления изучения растительного компонента различных водных объектов. Отмечалась целесообразность интеграции специалистов луговедения, лесоведения, болотоведения, гидробиологии и гидробиологии при изучении экотонных прибрежно-водных экосистем, или ветландов. В резолюции конференции было отмечено, что с целью четкого изложения методологии, освоения методов полевых исследований, камеральной обработки и анализа собранных материалов необходимо проведение Школы для молодых гидробиологов и интересующихся этой наукой студентов.

В апреле 2003 г. была проведена I Школа по гидробиологии, где молодые исследователи смогли получить консультации по интересующим их вопросам у ведущих ученых страны. Школа получила широкий отклик у ученых и вызвала новую волну интереса к гидробиологии. Выход в свет Материалов Школы «Гидробиология: методология, методы» заметно активизировал научную деятельность молодых и опытных исследователей. Прошедшая Школа получила широкий положительный резонанс, практически сразу стали поступать заявки на повторное ее проведение. Поэтому было решено провести VI Всероссийскую школу-конференцию по водным макрофитам «Гидробиология 2005», которая состоялась 11–16 октября 2005 г. Эта конференция примечательна тем, что на ней были приняты общие понятия гидробиологии, рекомендуемые для использования.

Переосмысление известных методик с современных позиций, с учетом развития молодой науки и наиболее актуальных направлений исследований нашло отражение в изданиях учебных пособий для вузов: «Введение в гидробиологию континентальных водоемов (гидробиологические аспекты)», «Экология прибрежно-водной растительности» и «Гидробиология: прибрежно-водная растительность» [Садчиков, Кудряшов, 2002, 2004, 2005], «Экология водных растений» [Матвеев, Соловьева, Саксонов, 2004, 2005].

9–13 октября 2010 г. в I (VII) Международной конференции «Гидробиология 2010», приняло участие 72 человека. Всего же было заявлено 148 докладов, из них 45 – зарубежными учеными. В числе последних 26 – с Украины, 5 – из Беларуси, 4 – из Казахстана, 3 – из Узбекистана, по 1 – из Венгрии, Германии, Литвы, Эстонии, Франции, Южной Кореи и Японии. Участники конференции представляли 45 академических, образовательных и других учреждений. В докладе доктора биологических наук, профессора В.Г. Папченкова «Гидробиология России: итоги и перспективы» были даны краткий обзор основных этапов развития науки и характеристика современных направлений исследований. Было отмечено, что стало активнее уделяться внимание гибриднему

разнообразие макрофитов вод, получила развитие синтаксономия водной растительности, основанная, наряду с другими подходами, на применении метода Браун-Бланке. Более пристальное внимание стало уделяться гидрофильным мхам и макроводорослям, биологии и экологии различных видов водных макрофитов, особенно их онто-, онтоморфогенезу и жизненным формам. В качестве негативных явлений в жизни науки отмечались незначительное число работ по изучению анатомии, физиологии и биохимии водных растений, а также недостаток теоретических работ или отсутствие крупных монографий, обобщающих наработанное.

Резюме

В развитии гидрботаники выделяют следующие периоды:

I. Конец XVIII– XIX в. – географический.

II. Начало – середина XX в. – систематико-геоботанический.

III. Середина 50-х г. – 1963 г. – становление гидрботаники как науки.

IV. 1964–1995 гг. – совершенствование методов и развитие прикладного направления гидрботаники.

V. С 1996 г. по настоящее время – развитие методологии гидрботаники и интеграции со смежными науками.

Приведенная периодизация связана с преобладанием того или иного направления исследований, выходом основополагающих классических работ или с событиями, играющими важную роль в истории науки.

Рекомендуемая литература

Основная

Матвеев В.И. Очерк истории изучения флоры и растительности водоемов СССР // Ботаника и сельское хозяйство: Ученые записки Куйб. пед. ин-та. – Куйбышев, 1969. С. 101–125.

Папченков В.Г. Гидрботаника России сегодня // Четвертая Всероссийская конференция по водным растениям: тезисы докладов. – Борок, 1995. С. 2–4.

Папченков В.Г. Гидрботаника России: Итоги и перспективы // Материалы I (VII) Международной конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2010» (пос. Борок, 9–13 октября 2010 г.). – Ярославль, 2010. С. 22–27.

Распопов И.М. Об основных понятиях и направлениях гидрботаники в Советском Союзе // Успехи современной биологии. 1963. Т. 55. № 3. С. 453–454.

Распопов И.М. Важнейшие задачи гидрботаники // Проблемы современной ботаники. – Л., 1965. Т. 1. С. 234–236.

Распопов И.М. О некоторых понятиях гидрботаники // Гидробиол. журн. 1978. Т. 14, 1978. № 3. С. 20–26.

Дополнительная

Белавская А.П., Корелякова И.Л. Развитие гидрботаники за последнее десятилетие (1977–1987) // Вторая Всесоюзная конференция по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. – Борок, 1988. С. 69–71.

Белавская А.П., Распопов И.М., Федорова Г.В. Памяти И.Л. Кореляковой // Ботанич. журн. 1996. Т. 81. № 9. С. 120–125.

Гарин Э.В. Водные и прибрежно-водные макрофиты России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР): Ретроспективный библиографический указатель. – Рыбинск, 2006.

Корелякова И.Л., Распопов И.М. Современное состояние и задачи гидрботанических исследований в СССР // Продукционно-гидробиологические исследования на внутренних водоемах: Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 252. – Л. 1986. С. 69–77.

Кузьмичев А.И. Гидрботаника в системе наук о растительном покрове // V Всероссийская конференция по водным растениям «Гидрботаника 2000»: Тез. докл. (Борок, 10–13 октября 2000 г.). – Борок. 2000. С. 168–169.

Кузьмичев А.И. Гидрофильные растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР): Ретроспективный указатель научной литературы (1853–2001 гг.). 2-ое изд., дополненное / Российская академия наук. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. – Рыбинск, 2002.

Кузьмичев А.И., Денисова И.А., Краснова А.Н., Лисицына Л.И. Валерия Михайловна Катанская // Биология внутренних вод. 1977. № 2. С. 98–100.

Матвеев В.И., Соловьева В.В., Саксонов С.В. Игорь Михайлович Распопов (к 80-летию со дня рождения и 60-летию научной деятельности) // Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 9. С. 1477–1483.

Папченков В.Г. Гидрботаника России // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Материалы Всероссийской конференции (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Часть 5: Геоботаника. – Петрозаводск, 2008. С. 246–249.

Папченков В.Г. Динамика гидрботанических исследований в России // V Всероссийская конференция по водным растениям «Гидрботаника 2000»: Тез. докл. (Борок, 10–13 октября 2000 г.). – Борок, 2000. С. 197–198.

Распопов И.М. Гидрботаника и роль выпускников Санкт-Петербургского университета в ее развитии // Проблемы ботанической географии. – СПб., 1998. С. 132–136.

Распопов И.М. Развитие гидрботаники в Советском Союзе // Гидробиол. журнал. 1987. Т. 23. № 5. С. 13–23.

Розанова М.А. Некролог Г.К. Лепиловой // Тр. Бородин. биол. ст. в Карелии. – Петрозаводск, 1936. Т. VIII. Вып. 2. С. 3–4.

Саксонов С.В., Розенберг Г.С., Соловьева В.В., Устинова А.А. Владимир Иванович Матвеев (к 70-летию со дня рождения) // Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 11. С. 1783–1791.

Соловьева В.В., Саксонов С.В., Матвеев В.И. Гидрботаник Владимир Гаврилович Папченков (к 60-летию со дня рождения и 35-летию научной деятельности) // Самарская Лука: Бюлл. Т. 19. 2010. № 4. С. 193–219.

Casper S.J., Krausch H.D. Susswasserflora von Mitteleuropa. Pteridophyta und Anthophyta. 1. Teil. Jena., 1980. Bd. 23.

Cook C.D.K. at all. Water plants of the world: A manual for the identification of the genera of freshwater macrophytes. Hague, 1974.

Hutchinson G.E. A treatise on limnology. Volume III. Limnological botany. N.Y. London. Sydney. Toronto, 1975.

Sculthorpe C.D. The biology of aquatic vascular plants. London, 1967.

Контрольные вопросы и задания

1. Почему первый этап развития гидрботанических исследований называется географическим?
2. Какие отрасли экономики влияли на развитие гидрботанических исследований?
3. Кто первый в истории ботаники создал иллюстрированный определитель водных растений?
4. Где и когда была создана первая биостанция по изучению в России пресноводных водоемов?
5. Какие основополагающие работы определили второй этап в истории развития гидрботаники как систематико-геоботанический?

6. Почему период 1950–1963-х гг. считается переломным в развитии отечественной гидрботаники?
7. Кто ввел в научный оборот термин «гидрботаника»?
8. Каковы основные направления современных гидрботанических исследований?
9. Где, когда и с какой целью проводятся научные форумы гидрботаников?
10. Какие события и работы свидетельствуют о международном сотрудничестве гидрботаников?
11. Каковы причины временного спада интереса к гидрботанике в начале 1990-х годов?

Задание: заполните таблицу:

Периоды развития гидрботаники как науки

№	Название периода	Продолжительность	Основные события	Ученые

Методология и основные направления исследований

*Ищите на стыках наук –
свет идет от сопредельных знаний.
Г.М. Кржижановский*

Гидрботаника как наука

Гидрботаника – наука о растениях вод и о процессах зарастания водоемов и водотоков. Так очень коротко можно определить эту науку, в то же время известны и более широкие определения, намного полнее раскрывающие ее задачи.

Гидрботаника – наука, «объектом которой являются водные растения и образованные ими группировки, их связи с внешней средой (аут- и синэкология), их строение и внутренние взаимосвязи, их развитие в пространстве и во времени, а также их использование и преобразование» [Распопов, 1963, с. 454].

Гидрботаника – «наука о процессах зарастания водоемов и водотоков, разнообразии их флоры и растительности, о морфологии, биологии и экологии водных макрофитов, о роли их в природе и жизни человека» [Папченков, 2000, с. 197].

Два последних определения показывают, что гидрботаника представляет собой разветвленную систему знаний. Как и любая наука, она включает в себя общую теорию и специализированные понятия, связанные с системным познанием водных растений на уровнях от клеточного и организменного до ценотического.

Гидрботаническое исследование как один из способов познания позволяет получить достоверные данные о водных растениях на основе системы последовательных методологических, методических и организационных приемов с целью накопления, систематизации эмпирического материала и его теоретического обобщения.

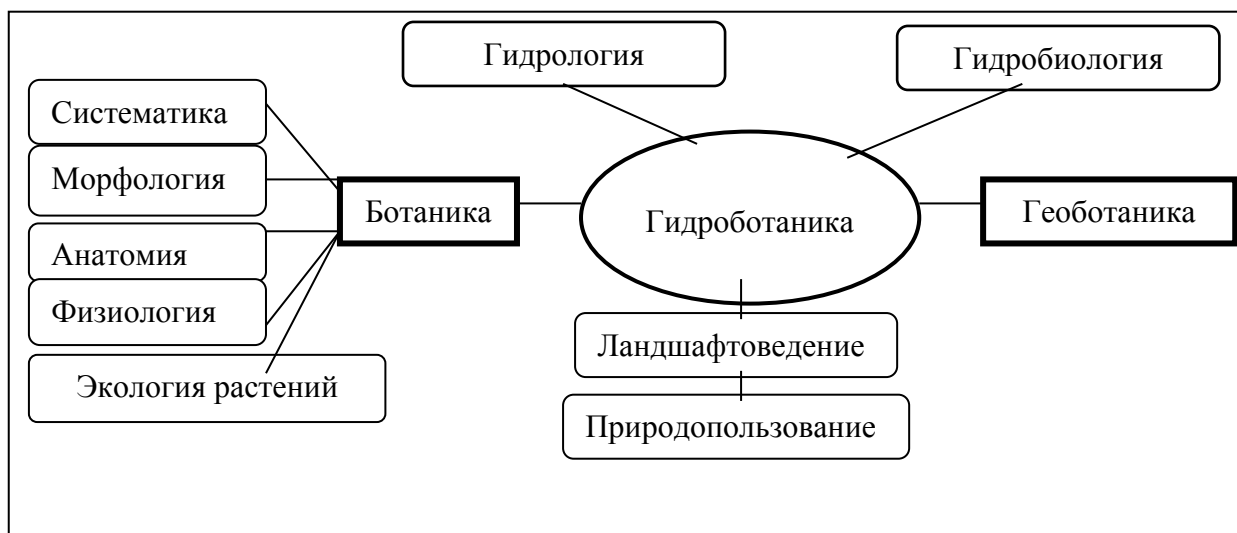


Рис. 2. Гидробротаника в системе наук

Методологические приемы познания связаны с формулировкой проблемы, определением цели и постановкой задач исследования, выбором объекта и предмета исследования, четким владением понятийным аппаратом, системным анализом объекта исследования. Последнее предполагает систематизацию имеющихся сведений в гидробротанике и смежных с ней науках применительно к предмету исследований (рис 2).

Гидробротаника как наука имеет свою историю, специальный понятийный аппарат и особые методы исследования, обусловленные средой обитания и функциональными свойствами водных растений. Являясь частью фундаментальных наук и решая практические задачи прикладных наук, гидробротаника имеет свою специфику и самостоятельность.

В настоящее время гидробротанику отличает поиск новых современных подходов и методов, стремление к развитию и унификации гидробротанической терминологии.

Научные исследования требуют использования методических и организационных приемов.

Методические приемы в гидробротанике определяются характером объекта, предмета и направлений исследований.

Объектами изучения могут служить биосистемы разного уровня – водная и прибрежно-водная растительность различных экосистем (водохранилищ, рек, озер, прудов и т.д.), конкретные виды водных растений и их ценопопуляции.

Предметы исследования предполагают изучение различных сторон и свойств объектов, которые наиболее полно охватывают исследуемую проблему (онтогенез и жизненные формы растений, генезис и структура флоры, состояние и динамика зарастания, фитопродукция и деструкция макрофитов и т.д.).

Приведем несколько примеров тем диссертационных исследований, связанных с изучением объектов разного уровня и выполненных по различным направлениям.

При познании растительного покрова водных экосистем предметами исследования могут быть структура флоры и растительности, их трансформация под влиянием различных факторов, динамика зарастания, вопросы природопользования, например:

- «Водные макрофиты реки Ишим и пойменных озер (флора, растительность и фитоиндикция экологического состояния экотопов)»;
- «Пространственно-временная динамика флоры и растительности Волгоградского водохранилища в административных границах Саратовской области»;
- «Современное состояние и динамика растительного покрова Рыбинского водохранилища (на примере Шекснинского плеса)».

Указанные работы представляют *геоботаническое направление исследований*. Как видим, это могут быть исследования флоры и растительности водоемов и водотоков в различных географических зонах России. В результате исследователи выявляют характер растительного покрова водоемов (состав и структуру флоры и растительности), описывают ассоциации водных макрофитов, устанавливают закономерности их распределения. В задачу многих работ такого плана входит картирование растительности, составление прогнозов зарастания, описание сукцессий, выявление особенностей зарастания водоемов разного происхождения (каналов, копаней, прудов, водохранилищ, рек, озер). При этом используются разнообразные методы (маршрутные, стационарные), общий характер и облик растительности водоемов хорошо определяются с самолетов и вертолетов, а исследование придонных сообществ на больших глубинах – с помощью легководолазного снаряжения.

Предметами исследований могут быть функциональные свойства водных макрофитов и их экологическое значение:

– «Эколого-физиологические особенности высших водных растений и их роль в формировании качества воды».

– «Экологическая и физиологическая характеристика водной растительности при токсических воздействиях».

Исследования подобного плана входят в *экологическое направление*. Как видно из приведенных примеров, они носят ауто- и синэкологический характер. Большой научный интерес представляют работы, связанные с изучением влияния на растения какого-либо одного или нескольких факторов, в частности, химического состава воды и характера донных отложений. Научно-практическую значимость имеют исследования экологических особенностей ценозообразователей, их конкурентной способности при различных условиях обводнения, изучение причин явления сменодоминантности. С решением прикладных задач связано изучение консортивных связей, фитонцидных свойств и способности водных макрофитов поглощать биогенные элементы из воды.

При изучении экологии популяций водных растений предметом исследований выступают онтогенез, возрастная и пространственная структура популяций, биология и экология конкретных видов, например:

– «Онтогенез и особенности организации ценопопуляций некоторых гигрофитов республики Марий Эл» ;

– «Биология шелковника волосистолистного (*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch.) ;

– «Эколого-ценотическая характеристика видов рода *Typha* L. Вятско-Камского края».

Знание анатомо-морфологических особенностей водных макрофитов имеет важное значение при выявлении видовой специфичности водных растений и способствует надежной идентификации видов. Например, доказано, что морфология и анатомия плодов рода *Bolboschoenus* и скульптура их поверхности служат дополнительным основанием для признания некоторых видов в качестве самостоятельных [Татанов, 2004]. Анатомические признаки нередко способствуют уточнению систематики и филогении того или иного рода. Так, биоморфологический анализ *Sium latifolium* и *Sium sisaroidem* убедительно подтвердил, что отнесение прибрежных растений к тому или иному эко-типу не может обойтись без детального анализа их морфолого-анатомической структуры, поскольку эти признаки являются результатом их экологической адаптации в процессе эволюции. Исследования могут быть посвящены анатомии и морфологии не только конкретных видов растений, но и экологических групп, например:

– «Особенности анатомического строения вегетативных органов некоторых видов макрофитов в условиях промышленного загрязнения среды»;

– «Биоморфология водных и прибрежных водных семенных растений северо-востока Европейской России»;

– «Биоморфология некоторых сплавинообразующих гигрогелофитов».

Изучение анатомии и морфологии перспективно в связи с введением многих растений в культуру, использованием их в качестве биофильтров в системе биологической доочистки сточных вод.

Физиологическое направление исследования водных макрофитов связано с изучением особенностей фотосинтеза, дыхания, минерального питания и других процессов их жизнедеятельности [Лукина, Смирнова, 1988]. В этом отношении в большей степени изучены погруженные в воду макрофиты. Исследуются влияние гидродинамических факторов, освещения и температуры на фотосинтез, условия дыхания и приспособления к газообмену высших водных растений на разных глубинах. На современном этапе одним из перспективных является направление экологической физиологии макрофитов. Так, в последние годы учеными Института экологии Волжского бассейна РАН под руководством доктор биологических наук О.А. Розенцвет изучается сравнительный анализ липидного состава мембран различных видов рдестов, особенности аккумуляции ионов тяжелых металлов разными водными растениями, влияние поверхностно-активных веществ на содержание пигментов в тканях гидрофитов.

Вопросы изучения фитонцидных свойств водных растений, адсорбционной и накопительной способности особенно актуальны в связи с проблемами эксплуатации водоемов и использованием водных макрофитов в фитосанации природных и искусственных водоемов.

Систематическое направление исследований связано с описанием и выделением новых таксонов, обзором и обработкой в систематическом отношении видов конкретных родов. Заслуживают внимания работы, посвященные обзору сложных групп водных растений. Среди них публикации в «Новостях систематики» Н.Н. Цвелева по обзору родов *Alisma*, *Najas*, *Ruppia*, *Sparganium*, *Zannichellia*, Т.Г. Леоновой по роду *Typha*, А.А. Боброва и Е.В. Чемерис по роду *Batrachium*. Особенности определения сложных групп водных растений и их гибридов (*Potamogeton*, *Bidens*, *Nymphaeae*) посвящены работы В.Г. Папченкова. Современная таксономическая обработка отдельных семейств, родов и описание новых видов водных и прибрежных растений содержится в книгах «Флора европейской части СССР» (т.1–8, 1974–1994 гг.), «Флора Восточной Европы» (т. 9–11, 1996–2004 гг.), «Флора водоемов России» [Лисицына, Папченков, 1995], «Флора водоемов Волжского бассейна» [Лисицына и др., 1993; 2009].

В задачу *продукционного направления* входят количественные исследования первичной продукции водных экосистем. Знания первичной продукции водоемов, создаваемой макрофитами, используются в трофической классификации экосистем и рыбохозяйственной типизации водоемов. Учет биомассы основных продуцентов необходим для расчета запасов первичной продукции, степени и интенсивности зарастания различных экосистем, динамических тенденций зарастания. Результаты картирования и определение биомассы позволяют выявить ресурсы макрофитов. Изучение первичной продукции высших водных растений нередко ведется одновременно с геоботаническими исследованиями, когда учитывается биомасса конкретных фитоценозов.

Хозяйственное использование водной растительности связано с применением макрофитов как технического и лекарственного сырья, корма для сельскохозяйственных животных, водоплавающих птиц, рыбы. Многими исследователями выяснена высокая кормовая ценность водных растений. С этим связаны работы по интродукции цицании водной и широколистной, водяного ореха и лотоса каспийского. Чрезмерное развитие прибрежно-водной растительности усложняет эксплуатацию водоемов, в связи с чем это явление тоже выступает в качестве предмета исследований. Разрабатываются всевозможные методы борьбы с зарастанием и способы мелиорации зарастающих водоемов.

Каждое из направлений предполагает составление рабочего плана и тщательную проработку всех этапов исследования: подготовительного, экспедиционного или экспериментального, камерального; определение календарных сроков проведения и пространственных границ, планирование материальных затрат и поиск источников финансирования (оформление грантов и других заявок на поддержку исследований, заключение хозяйственных договоров с заинтересованными в результатах исследования организациями и учреждениями), подготовку отчета об итогах работы. Все перечисленные виды научной деятельности составляют *организационные приемы исследований*.

Использование комплекса методологических, методических и организационных приемов обеспечивает достоверность полученных данных, внедрение результатов исследований в практику, служит хорошей предпосылкой для системного их осмысления, вдумчивого и конструктивного ввода результатов в научный оборот.

Общие понятия и термины гидрботаники

*Начало образования состоит в исследовании слов.
Антисфен*

Основная идея

Исключительная польза терминов в краткости изложения и правильности мышления, если только они не лишены равнозначных определений.

К. Линней

Смысловые связи

Водные растения – высшие водные растения – водные сосудистые растения – водные цветковые растения – водная флора – флора водоемов – зарастание – растительный покров

! Ключевые слова

Гидрботаника, водная флора, флора водоемов, растения водоемов, водные макрофиты.

В отечественной и зарубежной литературе по гидрботанике часто встречаются разногласия относительно трактовки основных терминов и понятий, что затрудняет их использование. Детальный критический анализ наиболее часто употребляемых терминов и понятий, таких как «водные растения», «макрофиты», «растения, или флора водоема», «водные растения», или «водная флора», «höhere Wasserpflanzen», «aquatic vascular plants», «aquatic angiosperms» и ряда других приводится в публикациях А.Г. Лапирова [2002, 2006].

Учитывая, что учебник не должен превращаться в набор различных идей и взглядов на проблему, в этом разделе в конечном итоге мы стремились свести весь имеющийся материал в логически последовательную непротиворечивую систему понятий. При этом мы не могли пренебречь историческим принципом и кратко осветили историю развития понятий, неизбежно включив в текст имена ученых и ссылки на их работы. В случае спорных вопросов и неоднозначности некоторых терминов мы придерживаемся мнения исследователей, имеющих экологически обоснованные позиции, и приводим в этом разделе современную трактовку общих понятий гидрботаники, рекомендуемых для использования решением VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2005».

На I Всесоюзной конференции по высшим водным и прибрежно-водным растениям (п. Борок, 1977 г.) И.М. Распопов отмечал, что назрела необходимость критически рассмотреть существующую терминологию, обсудить и рекомендовать основные понятия, которых желательно придерживаться. Дальнейший рост числа публикаций привел к появлению новых терминов и разногласию в их содержании. Обобщая имеющуюся информацию на IV Всесоюзной конференции по водным растениям (п. Борок, 1995 г.), В.Г. Папченков в докладе «Гидрботаника России сегодня» отмечал, что в шестидесятые и семидесятые годы среди основных проблем гидрботаники обозначилась и «невероятная терминологическая путаница». К концу 80-х годов, несмотря на большое число гидрботанических работ, над наукой «нависло терминологическое проклятие» [Папченков, 1995, с. 3]. К сожалению, в 90-х годах, ситуация с терминологией существенно не изменилась и некоторые исследователи продолжали считать, что она «недостаточно разработана» [Кузьмичев и др., 1992, с. 8].

Прежде всего необходимо рассмотреть ключевой термин *водное растение*, поскольку разные авторы вкладывали в него различное содержание.

В начале 80-х годов XX века А.П. Белавская, обобщив точки зрения предыдущих отечественных и зарубежных исследователей [Raunkiaer, 1934; Кутова, 1957; Распопов, 1963 и др.] отмечала, что одни включают в понятие только *погруженные растения и растения с плавающими листьями*, другие – *все виды, способные расти при длительном затоплении или даже избыточном увлажнении*, третьи – *основным считают сам факт обитания этой группы в водной среде*. При этом она определяла водные растения как растения, анатомо-морфологически и физиологически приспособленные к жизни в воде, которая является для них оптимальной средой обитания [Белавская, 1982, с. 1313]. На наш взгляд, такая трактовка снимает проблему существования многочисленных пограничных форм и учитывает один из главных экологических принципов – оптимальности среды. Этот важный тезис ранее приводил в своей работе и Фриц Гесснер, который отмечал, что водные растения по большей части появляются там, где условия являются для них подходящими.

На базе этого построена и принимаемая нами современная интерпретация, которая гласит: **Водные растения – растения, для которых водная среда или водопокрытый грунт служат оптимальными местообитаниями.**

В отечественной и зарубежной гидрботанической литературе наряду с термином «водные растения», можно встретить также термины: «высшие водные растения», «водные сосудистые растения», «водные цветковые растения», «водные трахеофиты», «водные кормофиты» и, наконец, «макрофиты», «водные макрофиты» или «пресноводные макрофиты». Так или иначе все эти термины охватывают растения, связанные своим существованием в той или иной мере с водной средой. Однако отождествлять перечисленные понятия нельзя, поскольку они подразумевают разный таксономический объем, за исключением терминов «макрофиты», «водные макрофиты» и «пресноводные макрофиты», не имеющих таксономического статуса.

После тщательного анализа объема, вкладываемого в то или иное понятие, трактовка данных терминов такова:

– *водные цветковые растения* (водные покрытосеменные, «aquatic angiosperms») – понятие включает только водные однодольные (Monocotyledons) и двудольные растения (Dicotyledons);

– *водные сосудистые растения* (водные трахеофиты, «aquatic vascular plants» «aquatic tracheophytes») – понятие включает водные Pteridophyta (спорообразующие сосудистые растения – Isoetaceae, Equisetaceae, Marsileaceae, Salviniaceae, Azoliaceae и Ceratopteridaceae), Monocotyledones и Dicotyledones;

– *высшие водные растения* («höhere Wasserpflanzen», «higher aquatic plants») – понятие включает все водные Bryophyta (мхи), Pteridophyta, Monocotyledones и Dicotyledones.

Водные сосудистые растения характеризуются наличием проводящей системы в виде трахеидов и сосудов – Tracheophyta [Эзау, 1969] и расчленением тела на стебель и листья, в связи с чем их называют листостебельными растениями – Cormophyta [Комарницкий и др., 1975]. В связи с этим необходимо избирательно и корректно использовать категории «Cormophyta» или «кормофиты», в объем которых (в соответствии с названием) входят водные листостебельные мхи (виды из семейств Amblystegiaceae, Fontinalliaceae и др.), не имеющие никакого отношения к сосудистым растениям. Таким образом, нельзя отождествлять понятие «высшие водные растения» (по-немецки «höhere Wasserpflanzen», в английской транскрипции они должны обозначаться как «higher aquatic plants»), куда включаются все водные *Bryophyta*, *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Pteridophyta*, *Monocotyledones* и *Dicotyledones*, с «водными сосудистыми растениями» (aquatic vascular plants), поскольку последний термин полностью исключает отделы (*Bryophyta* и *Hepatiophyta*). Таким образом, **сосудистые водные растения – высшие водные растения за исключением мхов и печеночников.**

В этом ряду особняком стоит термин «макрофиты», широко используемый отечественными и зарубежными учеными в гидробиологии, гидробиологии и лимнологии. Под *макрофитами*, следуя И.М. Распопову, мы понимаем «макроскопические растительные организмы вне зависимости от их систематического положения, установление родовой (видовой) принадлежности которых не требует применения оптических приборов с большим увеличением» [Распопов, 1978, с. 20; 1985, с. 14]. Сюда мы относим макроскопические многоклеточные водоросли разных отделов, Lichenophyta (лишайники), Bryophyta (печеночники и мхи), Lycopodiophyta или Lycophyta (плауновидные), Equisetophyta, или Sphenophyta (хвощевидные, или членистые), Pteridophyta (папоротникообразные), а также Angiospermae, Anthophyta, или Magnoliophyta (покрытосеменные, или цветковые растения – травянистые и древесные), способные нормально расти и развиваться в условиях воды или водопокрытого грунта. Среди водорослей, входящих в состав макрофитов, самые массовые, заметные и значимые – это макроскопические зеленые нитчатые водоросли (Chlorophyta), желтозеленые сифоновые (Xanthophyta), пресноводные красные, или багрянки (Rhodophyta), крупные, сложно устроенные харовые водоросли (Charophyta). Эти организмы, как и водные печеночники и зеленые мхи, иногда справедливо называют *криптогамными макрофитами*.

Что же касается технических терминов, таких, как «водные кормофиты» (aquatic cormophytes) или «водные трахеофиты» (aquatic tracheophytes), то эти названия означают, что у водных сосудистых растений должно присутствовать, с одной стороны, расчленение тела на стебель и листья (в связи с этим их называют листостебельными растениями или Cormophyta – [Комарницкий и др., 1975]), а с другой – проводящая система в виде специальных клеток – трахеидов и сосудов. Именно этими характерными элементами ксилемы и определяется термин «сосудистые растения» [Эзау, 1969], а растения, имеющие такую систему, выделяют в особую группу – сосудистые растения, или Tracheophyta [Cheadle, 1956 – цит. по: Эзау, 1969]. В этом контексте можно поставить «знак равенства» между водными сосудистыми растениями (aquatic vascular plants) и трахеофитами, включив в них лишь Pteridophytes, Monocotyledons и Dicotyledons. Но следует иметь в виду, что нельзя ставить «знак равенства» между водными трахеофитами и водными кормофитами – последнее понятие шире, и в его объем, наряду с вышеназванными группами растений, нужно включить (в соответствии с названием) и водные листостебельные мхи (Bryophyta) из семейств Amblystegiaceae, Calliergonaceae, Fontinalliaceae, Ricciaceae, которые не относятся к сосудистым растениям.

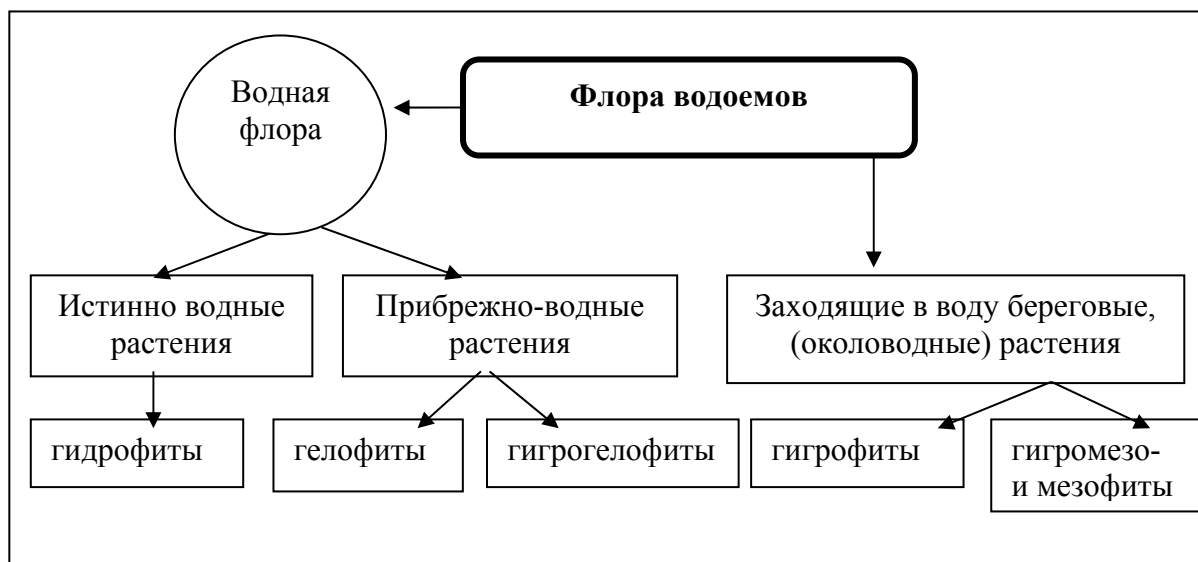
В связи с отсутствием в природе четких границ и наличием переходных форм между водными и наземными растениями возникла еще одна терминологическая проблема – необходимость разделения таких понятий, как «флора водоема» и «водная флора». Отметим, что концептуальной основой современной гидробиологии служит широкое понимание термина «флора водоемов» (рис. 3).

Проследим в историческом аспекте содержание этих понятий у разных ученых.

В.М. Катанская [1981, с. 6] относит к флоре водоемов «настоящие водные растения – гидрофиты, водно-болотные (земноводные) растения – гелофиты и те из влаголюбивых растений – гигрофитов, которые обитают среди зарослей гелофитов в приурезовой полосе водоемов, на сплавинах, мокрых и заболоченных берегах водоемов или в воде. К собственно водной флоре <...> следует относить только гидрофиты, гелофиты и те из гигрофитов, сообщества которых развиваются в воде».

А.П. Белавская [1982, с. 1314] относит к флоре водоема «все растения, населяющие водоем, включая зачастую гигрофиты и мезофиты», а «водные растения» считает особой экологической группой.

Г.Ю. Клинкава [1992, с. 4] в состав флоры водоемов Нижнего Поволжья включила «виды с выраженной гидрофильной природой, основные фазы жизненного цикла которых проходят в воде или на сыром грунте в насыщенной влагой атмосфере».



Но всем известно, что существует достаточно большая группа околоводных растений, таких, например, как представители семейства ивовых. Как отмечает В.Г. Папченко [2001], многие гидробиологи не включают во флору водоемов, не считая (совершенно справедливо) водными растениями, хотя при этом не избегают «соблазна» включить в нее ряд (и часто довольно значительный) травянистых гигрофитов, точно также водными растениями не являющихся. Это своеобразное «лукавство» исследователей объясняется устоявшимся представлением, что водные растения и растения водоемов – это одно и то же. Но так это лишь на бытовом уровне. На прибрежных мелководьях водоемов, обсыхающих косах и отмелях рек всегда можно найти, а обычно и немало, растений сухопутных, растущих в условиях обводненного грунта. Это не случайность, а закономерность, следовательно, виды таких растений необходимо включать во флору изучаемого водоема или водотока, не называя их, конечно же, водными. Они принадлежат флоре водного объекта, но водными растениями не являются. Таким образом, **флора водоемов (водотоков)** – совокупность видов водных и заходящих в воду растений, встречающихся в каком либо водоеме (водотоке) или в водоемах (водотоках) какой-либо территории.

Водная флора – совокупность видов водных растений (истинно-водных и земноводных и прибрежно-водных), встречающихся на том или ином участке территории или акватории.

При гидрботанических исследованиях изучается растительный покров – совокупность растений (флоры и растительности) на какой-либо территории или акватории.

В этом разделе приведены лишь основные термины гидрботаники. Другие понятия, используемые при изучении флоры и растительности, процессов зарастания и других направлений исследований будут рассмотрены в следующих разделах.

Резюме

Водные сосудистые растения (водные трахеофиты, "aquatic vascular plants", "aquatic tracheophytes") включают спорообразующие сосудистые растения (Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta) и представителей отдела Magnoliophyta.

Высшие водные растения ("höhere Wasserpflanzen", "higher aquatic plants") включают водные моховидные и все водные сосудистые растения.

Водные растения – растения, для которых водная среда или водопокрытый грунт служат оптимальными местообитаниями.

Макрофиты – это крупные, видимые невооруженным глазом растения независимо от их систематического положения и экологической приуроченности. К макрофитам относятся как высшие растения, так и крупные многоклеточные водоросли.

Понятия «водная флора» и «флора водоемов» различны по своему объему. Второе понятие шире, так как включает в себя не только водные растения, но и заходящие в воду береговые (околоводные) растения.

Рекомендуемая литература

Основная

Белавская А.П. Основные проблемы изучения водной растительности СССР // Ботанический журнал. 1982. Т. 67. № 10. С. 1313–1320.

Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. – Л., 1981.

Лапиров А.Г. К вопросу о гидрботанической терминологии // Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 3. С. 50–59.

Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н. Физиология высших водных растений. – Киев, 1988.

Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины: Проект / Папченко В.Г., А.В. Щербаков, А.Г. Лапиров. – Рязань, 2003.

Распопов И.М. Об основных понятиях и направлениях гидрботаники в Советском Союзе // Успехи современной биологии. Т. 55. 1963. № 3. С. 453–454.

Распопов И.М. О некоторых понятиях гидрботаники // Гидробиол. журнал. 1978. Вып. 14. № 3. С. 20–26.

Дополнительная

Комарницкий Н.А., Кудряшов Л.В., Уранов А.А. Ботаника. Систематика растений. – М., 1975.

Клинкова Г.Ю. Флора водоемов Нижнего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992.

Кузьмичев А.И., Краснова А.Н., Карасева В.М. Высшие водные и прибрежно-водные растения. Библиографический указатель. – М., 1992.

Кутова Т.Н. Экологическая характеристика растений зоны временного затопления и влияние на нее изменений уровня воды // Тр. Дарвинского гос. запов. – Вологда, 1957. Вып. 4. С. 403–466.

Лапиров А.Г. Основные термины и понятия гидрботаники // Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 2. С. 113–119.

Лапиров А.Г. Гидрботаническая терминология и пути ее унификации // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2005». – Рыбинск, 2006. С. 5–15.

Папченков В.Г. О классификации макрофитов водоемов // Экология. 1985. № 6. С. 8–13.

Папченков В.Г. Гидрботаника России сегодня // Четвертая Всерос. конф. по водным растениям. Тез. докл. – Борок, 1995. С. 2–4.

Папченков В.Г. Динамика гидрботанических исследований в России // V Всероссийская конференция по водным растениям «Гидрботаника 2000»: Тезисы докл. – Борок, 2000. С. 197–197.

Распопов И.М. Важнейшие задачи гидрботаники // Проблемы современной ботаники. – Л., 1965. Т. 1. С. 234–236.

Распопов И.М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. – Л., 1985.

Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. – Ярославль, 2001.

Эзау К. Анатомия растений. – М., 1969.

Raunkiaer C. The life forms of plants and stastical plant geography. – Oxford., 1934.

Контрольные вопросы и задания

1. С чем связана неоднозначность содержания термина «водные растения»?
2. Почему при использовании основных гидрботанических терминов в каждом конкретном случае важно учитывать их таксономический объем?
3. Какие отделы споровых растений содержат водные растения?
4. На основании какого признака листостебельные мхи исключаются из состава водных сосудистых растений?
5. Отделы каких высших споровых растений не содержат настоящих водных растений?
6. Какое понятие шире по своему содержанию в таксономическом отношении: «водные сосудистые растения» или «водные цветковые растения»?
7. Какие крупные систематические таксоны включаются в понятие «высшие водные растения»?
8. Объясните универсальность термина «макрофиты».
9. Какое понятие шире «водная флора» или «флора водоемов»?
10. В чем принципиальное различие содержания понятий «водные растения» и «растения водоемов»?
11. Какой принцип необходимо учитывать, называя растения водными и относя растения к «водной флоре»?
12. Верно ли утверждение, что макрофиты водоемов – это видные невооруженным глазом низшие и высшие травянистые растения?

Задания:

1. Заполните таблицу

Гидробиология как наука

Определения науки	Объекты исследований	Направления исследований	Основные понятия	
			термины	их содержание

2. Найдите **ошибки (!)** в приведенных ниже определениях:

Водоросли – искусственная группа высших талломных организмов, обладающих окислительным фотосинтезом, обитающих преимущественно в воде, размножающихся с помощью спор и обычно имеющих одноклеточные половые органы.

Сосудистые водные растения – высшие водные растения, включающие мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные и цветковые растения.

Водные растения – высшие растения, для которых водная среда или водопокрытый грунт служат оптимальным местообитанием.

Макрофиты – это крупные, видимые невооруженным глазом травянистые растения независимо от их систематического положения и экологической приуроченности.

Земноводные растения – растения, которые не могут пройти весь свой жизненный цикл в водной среде, они плодоносят только в наземных условиях.

Заходящие в воду растения – прибрежно-водные растения, закономерно встречающиеся на водопокрытом грунте.

Флора водоемов – совокупность водных и прибрежно-водных растений.

Растительный покров водоемов – совокупность растительных сообществ акваторий.

Глава 1. Растения вод как объект изучения гидроботаники

1.1. Классификации экологических групп растений вод

*Верно определяйте слова, и вы освободите мир
от половины недоразумений.
Рене Декарт*

Основная идея

Каждый вид адаптирован к специфическому для него комплексу условий среды – экологической нише.
Аксиома адаптированности Дарвина

Смысловые связи

Вода – водные растения – земноводные растения – прибрежно-водные растения – околководные растения – растения водоемов.

Ключевые слова

Вода, водная среда, классификация водных растений, экологические группы, экологические типы, гидрофиты, гелофиты, гигрогелофиты, гигрофиты, гигромезофиты, мезофиты.

Попытки разделить водные растения на группы по степени их приспособления к жизни в водной среде были предприняты уже давно. Упоминание об этом мы находим в работе древнегреческого философа, естествоиспытателя Теофраста (372–287 г. до н.э.) «Исследования о растениях», написанной более чем за три столетия до нашей эры. В этом ценном труде, впервые изданном на заре книгопечатания, в 1495–1498 гг., Теофраст выделял по внешнему виду растения прибрежные (*kathydra*), собственно водные (*ehydra*), амфибийные и болотные (*heleia*). При этом он отмечал, что одни из них растут у берегов, другие – в открытом море, третьи – и там и здесь, одни из водяных растений целиком находятся под водой, другие – только немного из нее выдаются; у третьих – в воде только корни и небольшая часть ствола, а все остальное снаружи.

История мировой науки показывает, что нет единства мнений ни в отношении основных принципов классификации растений водоемов и водотоков (как, впрочем, и наземных растений), ни в построении классификационных систем, ни в способах сбора полевого материала и его обработки. Разногласия касаются как исходных идей, так и методов и сильно различающейся терминологии. Поэтому, не рассматривая подробно все известные классификации растений вод, остановимся только на пионерных работах и классических примерах, чтобы показать принципиальные особенности каждой из них.

На настоящий момент все имеющиеся классификации растений водоемов и водотоков строятся к четырех основных подходах: *аутэкологическом, типологическом, физиономическом и эколого-морфологическом.*

При отнесении классификации к той или иной группе мы будем руководствоваться критериями, которым тот или иной автор придает решающее значение. При этом при описании классификаций будет специально сохранена терминология, применяемая различными авторами для выделения и характеристики групп.

Аутэкологические классификации [Поплавская, 1948; Кутова, 1957, Hejny, 1960 и др.] базируются на отношении видов к градиенту экологического фактора (чаще степени связи с водой или воздухом) и их способности к обитанию в изменяющихся условиях среды.

В 1900 г. в определителе дикорастущих водяных растений Б. Федченко и А.Флеров подразделили водные растения на чисто водные растения, которые живут исключительно в воде и не могут развиваться на суше, на водные растения, которые обладают способностью образовывать наземные формы, и на земноводные». Этот же принцип использован и в известной классификации Г.И.Поплавской [1948], где все растения, в зависимости от обводненности местообитания, были разделены следующим образом:

I. Растения с надземными частями, в той или иной степени погруженными в воду: гидатофиты – растения, меньшей или большей своей частью погруженные в воду; гидрофиты – растения, которые меньшей своей частью погружены в воду.

II. Растения с наземными частями, вовсе не погруженными в воду: гигрофиты – растения, обычно свойственные избыточно увлажненным местообитаниям; мезофиты – растения, приуроченные обычно к достаточно увлажненным местообитаниям.

В классификации Т.Н. Кутовой «принадлежность вида к той или иной экологической группе выяснялась по его состоянию в различных условиях произрастания (на суше, в глубокой воде, на мелководье), причем, кроме анатомо-морфологических признаков, учитывались биологические показатели: размножение, рост и развитие растения» [Кутова, 1957, с. 403].

Классификационная схема S. Hejny [1960], основана на изучении экофаз, экопериодов и экоциклов в развитии водных и болотных растений речных и озерных систем с большим колебанием уровня воды и значительным осушением в течение вегетационного периода. Учет этих параметров позволил объединить 12 групп биоморф водных макрофитов в 6 следующих типов: гидроморфные (эугидатофиты, аэрогидатофиты, плейстофиты), гидрогеломорфные (тенагелофиты, плейстогелофиты), геломорфные (гидроохтофиты, охтогидрофиты, эвохтофиты), гелогигроморфные (улигинозофиты), гигроморфные (трихогигрофиты), гигромезоморфные (пелохтофиты, пелохтотерофиты).

Отметим также, что известны аутэкологические классификации, в основе которых лежит отношение растений вод к тем или иным гидрологическим и гидрохимическим особенностям водоемов (количественному и качественному составу растворенных в воде минеральных солей, наличию и силе течения и т.п.).

Типологические классификации основаны на легко наблюдаемых признаках (например, погруженные растения или растения с плавающими листьями, укореняющиеся или нет и т.п.) [Шенников, 1950; Корелякова, 1977; Катанская, 1981].

В классификации К. Ламперта (1900 г.) цветковые растения подразделяются на следующие 3 группы: 1) растения с листьями, погруженными в воду, или подводные растения; 2) растения с листьями, плавающими на поверхности воды, – плавающие растения; 3) растения со стеблями и листьями, частично погруженными в воду и частично выступающими из воды в воздух.

Этот же принцип использован в известной схеме геоботаника А.П. Шенникова [1950], который различал следующие группы высших водных растений:

I. Погруженные в воду. Только цветы у некоторых – над водой. 1. Не укореняющиеся (взвешенные). 2. Укореняющиеся (подводные).

II. Растения с плавающими листьями (аэрогидатофиты плавающие, по Поплавской) или с листовидными стеблями, или с отчасти торчащими из воды листьями. 1. Не укореняющиеся (плавающие). 2. Укореняющиеся.

III. Воздушно-водные растения – поднимающиеся высоко над водой (гидрофиты, по Поплавской).

Типологический принцип лежит в основе наиболее четко и подробно разработанной на сегодняшний день классификации В.Г. Папченкова [2001], которая включает растения, встречающиеся в воде и на водопокрытом грунте (3 группы экотипов, 5 экотипов и 7 экологических групп):

Группа экотипов. Настоящие водные растения.

Экотип I. Гидрофиты, или настоящие водные растения.

Экогруппа 1. Макроводоросли и водные мхи.

Экогруппа 2. Гидрофиты, свободно плавающие в толще воды.

Экогруппа 3. Погруженные укореняющиеся гидрофиты.

Экогруппа 4. Укореняющиеся гидрофиты с плавающими на воде листьями.

Экогруппа 5. Гидрофиты, свободно плавающие на поверхности воды.

Группа экотипов. Прибрежно-водные растения.

Экотип II. Гелофиты, или воздушно-водные растения.

Экогруппа 6. Низкотравные гелофиты.

Экогруппа 7. Высокотравные гелофиты.

Экотип III. Гигрогелофиты.

Группа экотипов. Заходящие в воду береговые (околоводные) растения.

Экотип IV. Гигрофиты.

Экотип V. Гигромезо- и мезофиты.

Основное достоинство предлагаемой классификации – ее физиономичность, обусловленная тем, что она увязана с зонным распределением растений на водоеме [Папченков, 2006]. Именно это сближает ее со следующей группой – физиономическими классификациями.

Физиономические классификации основаны на чисто внешних, бросающихся в глаза признаках, что сближает их с типологическими [Распопов, 1985; Hutchinson, 1975; и др.]. Изначально, такими признаками были хорошо различимые невооруженным глазом внешние, эпиморфологические, особенности растений, на основе которых и осуществлялись все построения (положение побегов в водной и воздушной среде, форма и размер листовых пластинок и др.). Причем, названия выделяемых групп, зачастую, давались по названию их наиболее известного представителя.

Так, в классификации скандинавской флоры шведский фитосоциолог Густав Эйнар Дю-Ри (G.E. Du-Rietz) из 19 главных групп четыре (11–14) отнес к водным растениям (Aqua-herbiden) и дал им следующие названия:

11. Nymphaeiden – укореняющиеся растения с плавающими листьями;

12. Eloiden – укореняющиеся растения без плавающих листьев с длинными побегами;

13. Isoetiden – укореняющиеся растения вполне погруженные, без плавающих листьев, листья в розетках;

14. Lemniden – свободно-плавающие растения с короткими побегами, т.е. нимфеиды, элодеиды, изоетиды, лемниды.

Позднее для классификационных построений подобный подход был использован американскими, канадскими и голландскими исследователями. Среди отечественных ученых физиономический подход применен А.А. Потаповым [1954], который, используя терминологию В.Н.Беклемишева, выделял в качестве основных экологических групп водных растений:

«1. Линеиды – поселяются на границе воды и суши, по физиологическому состоянию ближе к наземным растениям, и многие из них сохранили способность расти вне водоема на увлажненной почве (камыш, рогоз, сусак, тростник).

2. Нимфеиды – в основном уже утратили способность расти на суше, хотя благодаря плавающим листьям осуществляют процесс ассимиляции и дыхания за счет газов атмосферного воздуха и поэтому в меньшей степени зависят от химизма воды (кувшинка, кубышка).

3. Элодеиды и планктические лемниды – истинно водные растения, все жизненные процессы протекают под водой (за исключением опыления цветков у некоторых элодеид), тесно связаны с химизмом воды и не могут существовать вне водоема (элодея, рдесты, роголистник).

4. Амфибииды – растут как на суше, так и в воде, чрезвычайно лабильны к внешним условиям благодаря их чрезвычайной способности к гидроморфозу (стрелолист, частуха, ежеголовник, гречиха земноводная)» [Потапов, 1954, с. 41].

И.М. Распопов [1985] выделяет следующие группы растений: гидрофиты – гидатофиты, погруженные растения, создающие большую часть фитомассы в водной толще; нейстофиты – растения плавающие или с плавающими листьями, основная фитомасса которых образуется на поверхности воды; гелофиты – воздушно-водные растения, среди них различаются линеиды – растения с линейными органами и фолииды – растения с широкими листьями; гигрофиты – обширный круг прибрежных растений, способных произрастать как в воде, на мелководье, так и на прибрежных переувлажненных грунтах при повышенной влажности воздуха.

Считаем, что выделение типов и экологических групп с использованием названий растений нецелесообразно, поскольку оно ведет к терминологической путанице. При этом отметим, что из-за своей простоты и привлекательности подобные классификации широко используются специалистами, работающими на водоемах (рыбоводами, гидробиологами и т.п.), да и созданы были не ботаниками, а зоологами, лимнологами и гидробиологами.

Эколого-морфологические классификации. Не только габитуально-физиономические признаки, но и ряд биологических свойств (длительность жизни, ритм развития, способ питания, способы вегетативного размножения и др.) выражают приспособленность растения к условиям существования и характеризуют жизненные формы. «Поэтому естественно стремление ботаников использовать эти признаки в классификации жизненных форм, создать “биологические системы растений”, отличающиеся не только от таксономических, но и от физиономических» [Серебряков, 1962, с. 25]. Однако в течение длительного времени на этом пути водным растениям «не везло» – в подавляющем большинстве подобных классификаций рассматривались только наземные растения и лишь единичные в той или иной мере включали водные растения.

Так, датский ботаник Евгений Варминг уделил особое внимание активности расселения, а отсюда, придавая большое значение подземным органам, выделил группу плавающих растений и разделил их на: а) розеточные формы (водокрас, ряска, телорез) и б) горизонтально лежащие с удлиненными побегами: аа) без особых зимующих почек (например, роголистник, турча) и bb) с таковыми (пузырчатка, уруть). Он считал свою систему скорее морфологической, чем биологической.

Одна из наиболее универсальных и широко распространенных эколого-морфологических классификаций жизненных форм была предложена учеником Е. Варминга, датским ботаником Христенем Христиансенем Раункиером (Christen Christiansen Raunkiær) в 1904 году и значительно детализирована в 1907 году. За основу построений этот ученый взял чрезвычайно важный адаптивный признак: положение и способ защиты почек возобновления у растений в течение неблагоприятных периодов – холодного или сухого. По этому признаку Х. Раункиер выделил пять крупных категорий жизненных форм: фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, криптофиты и терофиты. При таком разделении водные и воздушно-водные растения попадают в тип IV. Криптофиты, подтипы: 28) гелофиты – вегетативные побеги обычно воздушные; 29) гидрофиты – вегетативные побеги погружены в воду и тип V. Терофиты. Причем, А.В.Щербаков [1991] точно подметил очень важную особенность – в данном случае выделение всех пяти категорий велось относительно поверхностей раздела сред: «почва–воздух» и «вода–воздух» (для гелофитов и гидрофитов), но никак не «грунт–вода». Об этом, к сожа-

лению, часто забывают при попытке либо модернизации классификации Х.Раункиера, либо ее прямого использования для характеристики растений водоемов и водотоков.

С точки зрения использования системы С. Raunkiaer для классификации растений водоемов и водотоков возможны, на наш взгляд, два пути решения.

Первый – строгое следование системе. Тогда, например, совершенно справедливо отнесение сплавинообразующего гигрогелофита сабельника болотного (*Comarum palustre* L.) к хамефитам, вахты трехлистной (*Menyanthes trifoliata* L.), каллы болотной (*Calla palustris* L.) к гемикриптофитам, а кистекорневого гигрогелофита лютика ядовитого (*Ranunculus sceleratus* L.) к терофитам. С другой стороны, типичные гидрофиты – кубышку желтую (*Nuphar lutea* (L.) Smith), кувшинку чистобелую (*Nymphaea candida* J. Presl) надо будет отнести к криптофитам, так же, как и гелофиты – стрелолист стрелолистный (*Sagittaria sagittifolia* L.) и сусак зонтичный (*Butomus umbellatus* L.).

Второй путь – отступление от системы с использованием ее различных модификаций. В таком случае вполне имеют право на существование отнесение кубышек и кувшинок к водным гемикриптофитам, как это было сделано в работе Е.В. Лелековой [2006], или гидрогемикриптофитам [по Hutchinson, 1975].

Среди современных эколого-морфологических построений отметим систему экобиоморф цветковых гидрофитов Б.Ф. Свириденко и систему жизненных форм водных растений Н.П. Савиных [2003]. В первой выделено 2 типа, 3 подтипа, 10 классов, 16 групп, 38 секций и 55 экобиоморф. Таксоны высших рангов (отдел, тип, подтип, класс) выделены по общим биологическим и морфологическим признакам, остальные таксоны (группа, секция, экобиоморфа) – на основе частных морфологических и экологических параметров видов. Во второй (классификация Н.П. Савиных) – один отдел – водные травы, который объединяет 2 типа, 4 подтипа, 7 классов, 3 подкласса. Основа выделения типов – число плодоношений, подтипов – длительность жизни особей, классов – степень воздействия на среду и уровень вегетативной подвижности, подклассов – длительность жизни надземных осей. Не давая здесь подробной характеристики классификациям, предложенным этими авторами, отметим, что у Б.Ф. Свириденко жизненная форма рассматривается в широком смысле слова, как экобиоморфа, а не в узком [по И.Г. Серебрякову, 1962], как у Н.П. Савиных [2003]. На наш взгляд, обе эти системы удачно дополняют друг друга. Более того, классификация жизненных форм Н.П. Савиных постоянно дополняется и совершенствуется учениками исследовательницы. Подробно жизненные формы растений вод и их классификации будут рассмотрены в главе 3.

Таким образом, в основе разнообразия и обилия классификаций лежит степень их детализации, различия в используемой терминологии и в представлениях об объеме понятия «водное растение».

Считая множественность классификационных построений нормой, нельзя избежать вопроса о соотношении между классификациями, обозначенного И.Я. Павлиновым как взаимная интерпретируемость классификаций. Отношения между классификациями обычно определяют как: перекрывание, взаимная дополнительность и конкурентность. Так, А.В. Щербаков, отмечая близость типологических и эколого-морфологических классификаций, допускал их довольно непротиворечивое объединение. В тоже время данный автор считал нецелесообразным использование аутэкологических и физиономических классификаций при анализе региональных флор водоемов, отдавая предпочтение в данном случае эколого-морфологическим построениям.

Все это говорит о том, что, выбирая ту или иную классификацию, следует принимать во внимание ее содержательную часть. При этом, на наш взгляд, совершенно недопустимо простое копирование того или иного подхода без учета признаков, взятых за основу той или иной классификации, без ссылки на первоисточник, без вдумчивого анализа терминологии, используемой в том или ином построении.

Конечно, исследователь вправе сам выбирать тот или иной подход, однако отметим преимущества классификации В.Г. Папченкова, которая, несмотря на общую континуальность растительного покрова, наиболее близка к естественной. Во-первых, она отвечает системному принципу, соответствуя зональному расположению прибрежных и водных фитоценозов в природе. Во-вторых, понятия в ней упорядочены лексически и фонетически, точно отражают суть классификации. В-третьих, используемые термины легки в запоминании и обращении, так как содержат однокоренные слова и позволяют избежать терминологической путаницы, которая долгое время царила в гидрботанике. В-четвертых, использование этой классификации удобно при изучении растительного покрова (флоры и растительности), поскольку она соответствует эколого-фитоценотической классификации растительных сообществ водных экосистем, выделенных по доминантно-детерминантному принципу (см. раздел 3.2). Не случайно, по итогам работы инициативной терминологической комиссии, согласно решению Школы-конференции «Гидрботаника 2005», понятия, используемые в классификациях этого ученого, рекомендовано считать базовыми терминами.

Обзор классификаций растений вод со всей очевидностью показывает, что для обозначения растений, относящихся к различным экологическим группам, используется многочисленная и разнообразная терминология. Это зачастую приводит к серьезной неразберихе, когда в один и тот же термин вкладывается разный смысл или разные термины используются для обозначения одной и той же экологической группы растений. В этой связи был проведен тщательный эколого-биологический анализ содержательной части терминов, а также семантический и этимологический разбор используемой терминологии, в результате которого были определены основные термины для обозначения экологических групп растений вод и соответствующие им синонимы (табл.1.).

Таблица 1

Основные экологические термины и их синонимы

Экологические группы растений	Синонимы, применяемые различными исследователями и объем термина
Гидрофиты	<p>гидрофиты [Шенников, 1950]; гидатофиты [Поплавская, 1948] гидатофиты (только погруженные формы) аэрогидатофиты (погруженные и плавающие) [Поплавская, 1948] нимфеиды (только растения с плавающими листьями) аквальные haptophytes + rhizophyte + planophytes pleustohelophyte (для форм с плавающими листьями) [Hartog, Segal, 1964; цит. по: Hutchinson, 1975; Casper, Kraush, 1980] hyphydates + ephydates [Thunmark, 1952 – цит. по : Hutchinson, 1975] гидатофиты + (плейстофиты или нейстофиты) [Распопов, 1978, 1985] Euhydatofyta + Hydatoaerofyta [Hejny, 1960] гидрофиты + гелофиты гидрофиты + гелофиты + гигрогелофиты + гигрофиты</p>

Гелофиты	гелофиты (болотные растения) гидрофиты [Поплавская, 1948] гелофиты [Шенников, 1950] воздушноводные гидрофиты амфигелофиты аэрогидатофиты прогелофиты гидрогелофиты [Катанская, 1981] семиаквальные hyperhydantes [Thunmark, 1952 – цит. по: Hutchinson, 1975] Hydroochthofyta, Ochthohydrofyta, Tenagofyta (частично) [Hejny, 1960]
Гигрогелофиты	Euochthofyta [Hejny, 1960] Tenagofyta (частично – Hejny, 1960)
Гигрофиты	гигрогелофиты + гигрофиты [Поплавская, 1948] гидрофиты + гелофиты + гигрогелофиты + гигрофиты Trichohygrofyta, Uliginosofyta, Pelochthofyta, Pelochthotherofyta (частично) [Hejny, 1960]
Мезофиты	Trichohygrofyta, Uliginosofyta, Pelochthofyta, Pelochthotherofyta (частично) [Hejny, 1960]

Поскольку для растений водоемов основным фактором является степень насыщения среды водой, то именно этот фактор лежит в основе выделения экологических групп. Это позволяет представить не только экологическую приуроченность того или иного вида, но также оценить весь комплекс возможных факторов окружающей среды, влияющих на растение. Согласно сказанному, **прибрежно-водные растения**² – это группа, объединяющая воздушно-водные растения и растения уреза воды; **воздушно-водные растения** — это растения, вегетативное тело которых расположено как в воде, так и над ее поверхностью; **заходящие в воду растения** — это береговые растения, закономерно встречающиеся на водопокрытом грунте. Особую группу представляют **земноводные растения**, которые могут пройти весь свой жизненный цикл по типу как истинно-водного, так и наземного растения.

Ниже приведем современную классификацию основных экологических групп, а также примеры растений для каждой из них в составе флоры вод России.

Гидрофиты – это истинно-водные растения, которые для нормального прохождения своего жизненного цикла требуют постоянного контакта вегетативного тела с водной средой. Различают свободно плавающие на поверхности воды или в ее толще, а также погруженные укореняющиеся растения с плавающими листьями или без них. В состав этого экотипа входят, кроме покрытосеменных растений, макрородосли, водные мхи и такие земноводные растения, как болотник болотный (*Callitriche palustris* L.), горец земноводный (*Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray), лужайник водный (*Limosella aquatica* L.), лютик стелющийся (*Ranunculus reptans* L.), повойничек водяной перец (*Elatine hydropiper* L.), тиллея водная (*Tillaea aquatica* L.) и др.

Гидрофиты могут образовывать фитоценозы на всех доступных водным макрофитам глубинах, чаще всего они обычны в пределах от 0,5 до 3 м. Некоторые гидрофиты могут в угнетенном состоянии непродолжительное время существовать и на обсохших мелководьях. У этих видов иногда развиваются наземные формы, но для прохождения всего жизненного цикла им необходима водная среда. В целом гидрофиты флоры водоемов и водотоков России представляют 162 вида сосудистых растений.

² Приводимое определение этого и последующих понятий (воздушно-водные и заходящие в воду растения), а также «земноводные растения» сформулировано совместно В.Г. Папченковым, А.В. Щербаковым и А.Г. Лапировым.

По шкале увлажнения Л.Г. Раменского (Раменский и др., 1956), включающей 120 ступеней, объединенных в 12 более крупных градаций с учетом «приуроченности диапазона распределения при максимальном обилии к разным частям градиента» [Миркин, Наумова, 1998, с. 52], гидрофиты занимают ступень 110–120 – местообитания водной растительности³. Представителями этой экологической группы являются водокрас обыкновенный (*Hydrocharis morsus-ranae* L.), водяной орех плавающий (*Trapa natans* L. s.l.), каулиния малая (*Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ.), кубышка желтая (*Nuphar lutea* (L.) Smith), кувшинка чисто-белая (*Nymphaea candida* J. Presl), пузырчатка обыкновенная (*Utricularia vulgaris* L.), рдест плавающий (*Potamogeton natans* L.), роголистник темно-зеленый (*Ceratophyllum demersum* L.), ряска малая (*Lemna minor* L.), сальвиния плавающая (*Salvinia natans* (L.) All.), телорез алоэвидный (*Stratiotes aloides* L.), шелковник жестколистный (*Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach) и др.

Погруженные укореняющиеся гидрофиты – это водные растения, у которых специальные органы прикрепления к грунту помимо фиксации организма выполняют также функцию снабжения его элементами минерального питания. К этой группе относится большая часть сосудистых водных растений, всего 28 родов и 111 видов. К укореняющимся гидрофитам с плавающими на воде листьями относится 12 родов и 37 видов. Гидрофиты, свободно плавающие в толще воды, – это растения, не имеющие органов прикрепления к грунту; их 16 видов из 5 родов. К группе гидрофитов, свободно плавающих на поверхности воды, относятся 12 видов из 6 родов.

Хрестоматийный материал

А.А. Потапов

Вопросы физиологии и экологии погруженных гидрофитов

Основным источником углекислоты для фотосинтеза погруженных растений являются бикарбонаты и газообразная растворенная в воде CO_2 .

При отсутствии течения и перемешивания водных токов фотосинтез задерживается или прекращается вследствие затрудненного снабжения углекислотой и сильного подщелачивания воды.

Погруженные водные растения имеют ряд анатомо-морфологических признаков, которые характеризуют их как теневые растения, приспособленные к условиям умеренной инсоляции и затрудненного газообмена.

Максимум фотосинтеза у большинства высших водных растений и водорослей находится в нижележащих горизонтах воды.

Укореняющиеся погруженные растения обладают восходящим током и своеобразно устроенной выделительной системой, несмотря на заметную редукцию сосудисто-проводящей системы и относительно слабое развитие корней.

Эти растения не только используют донные отложения как субстрат для прикрепления, но и активно высасывают из них необходимые минеральные соли. Поэтому следует отвергнуть существующую теорию о том, что водная среда является единственным источником минерального питания элодеидных гидрофитов.

Элодеиды находятся в более тесной физиологической зависимости от химизма илов и состава газов воды, чем растения с плавающими и надводными листьями. Этим объясняется постепенное вытеснение элодеидных биоценозов растениями нимфоидного и тростникового типа в дистрофированных водоемах.

Успехи современной биологии. Т. XXIX. Вып. 3. № 3. – М., 1950.

³ В дальнейшем, для всех экологических групп величина градиента будет указана по этой шкале.

У гидрофитов погруженных и не прикрепленных к грунту корни редуцированы (роголистники, пузырчатки), листья тонкие и нежные, часто сильно рассечены на узкие нитевидные доли. Некоторым гидрофитам присуща гетерофиллия (рдесты, лютики). Для анатомической структуры характерна слабая дифференциация мезофилла, отсутствие устьиц у подводных листьев, развитие системы межклетников – аэренхимы, редукция механических тканей и проводящей системы, если сосудисто-волокнистые пучки развиты, то они сосредоточены в центре. Погруженные гидрофиты имеют анатомические признаки теневых растений, лишены устьиц, а значит и транспирации, приспособлены к условиям умеренной инсоляции и затрудненного газообмена. Основным источником углекислого газа для фотосинтеза погруженных растений являются бикарбонаты и растворенный в воде CO₂. Движение тока воды у погруженных растений поддерживается благодаря корневому давлению и деятельности специальных клеток, выделяющих воду, – гидатод, или водяных устьиц. Гидатоды – не единственные органы выделения водных растений. Иногда могут совместно функционировать и гидатоды и гидропорты – специальные отверстия, образовавшиеся путем перерождения клеток на концах листьев (например, у шелковников), или апикальные отверстия, образовавшиеся за счет отмирания апикальной клетки центральной жилки листа (у некоторых видов рдестов).

Плавающие листья имеют сильную транспирацию, и такие растения не переносят даже незначительного обезвоживания. Поглощение минеральных солей гидрофитами происходит всей поверхностью тела, либо благодаря корневой системе. Осмотическое давление у водных растений очень низкое, так как им не приходится преодолевать водоудерживающую силу почвы при поглощении воды [Поплавская, 1948; Потапов, 1950; Лукина, Смирнова, 1988].

Гелофиты – это воздушно-водные укореняющиеся растения, вегетативное тело которых расположено как в воде, так и над ее поверхностью. Растения данной экологической группы занимают прибрежные мелководья с глубиной до 1(2) м. По высоте побегов они делятся на высокотравные – средняя высота побегов 180–250 см и низкотравные – 60–100 см. Наиболее глубоко проникают высокотравные гелофиты; низкотравные обычны на глубинах до 0,5 м, однако некоторые из них могут проникать и на большие глубины, образуя погруженные формы с лентовидными листьями. Обычно базальные части надземных побегов гелофитов частично погружены в воду, однако эти растения способны переносить длительное обсыхание в период вегетации. Гелофиты занимают по степени увлажнения ступень 104–109 – местообитания прибрежно-водной растительности.

Представителями этой экологической группы являются ежеголовник прямой (*Sparganium erectum* L.), камыш озерный (*Scirpus lacustris* L.), манник большой (*Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb.), стрелолист стрелолистный (*Sagittaria sagittifolia* L.), сусак зонтичный (*Butomus umbellatus* L.), тростник южный (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud), рогоз узколистный (*Typha latifolia* L.), хвощ приречный (*Equisetum fluviatile* L.), цицания широколистная (*Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf.) и др.

В составе водной флоры России к гелофитам относятся 49 видов сосудистых растений из 13 родов. Гелофиты занимают по степени увлажнения ступень 104–109 – местообитания прибрежно-водной растительности.

Необходимо отметить, что термин «гелофиты» в объеме, указанном выше, не совсем корректен при работе с мхами. Вместо него подходит термин «гигрогидрофиты» [Чемерис, 2004], который используется Г.В. Железновой [1994] для экологической характеристики некоторых видов листостебельных мхов европейского Северо-Востока, например, каллиэргона гигантского (*Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb.), каллиэргонеллы заостренной (*Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske) и др.

У гелофитов в оптимальных условиях среды морфологически выражены все

надземные и подземные вегетативные и генеративные структуры растения. При длительном затоплении растений на большую глубину наблюдается гетерофиллия (как у стрелолиста обыкновенного), либо формируются только вегетативные органы, у некоторых видов частух и ежеголовников развиваются только подводные листья.

Особенности анатомической структуры гелофитов связаны с дефицитом воздуха в грунте, возникающим в условиях затопления. Отсутствие кислорода затрудняет аэрацию, дыхание и всасывающую деятельность корней. Главным признаком в анатомии гелофитов служит развитая система воздушных полостей в листьях и стеблях – аэренхима между сосудисто-волокнистыми пучками. Благодаря им создается непрерывный путь воздуха от достаточно развитых надземных частей к корневищам и корням и снабжение водой хорошо морфологически выраженных побегов, возвышающихся над водой. Механические ткани, как правило, хорошо развиты, исключение составляют подводные формы. У гелофитов транспирация высока, при потере водного запаса наблюдается подсыхание и отмирание части листовых пластинок. Сублетальный водный дефицит (при отмирании 5% площади листа) у разных видов колеблется от 9,5% у стрелолиста обыкновенного, 10% – у частухи подорожниковой, до 21–32% – у тростника южного.

Гигрогелофиты – растения уреза воды, типичными местообитаниями которых являются низкие уровни береговой зоны затопления, зона контакта берега и водного тела (т.е. уреза воды) и прибрежные отмели с глубиной до 20 (40) см, многие из них типичны для окраин озерных сплавин. Нередко, укореняясь на топких берегах, они наплывают на открытую воду. По степени увлажнения гигрогелофиты занимают ту же ступень, что и гелофиты.

К данному экотипу относится 117 видов сосудистой флоры России.

К гигрогелофитам относятся вех ядовитый (*Cicuta virosa* L.), дербенник иволистный (*Lythrum salicaria* L.), жерушник земноводный (*Rorippa amphibia* (L.) Bess.), ирис ложноаировидный (*Iris pseudacorus* L.), калла болотная (*Calla palustris* L.), клубнекамыш морской (*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla), манник наплывающий (*Glyceria fluitans* (L.) R. Br., осока острая (*Carex acuta* L.), поручейница водная (*Catabrosa aquatica* (L.) Beauv.), ситняг болотный (*Eleocharis acicularis* (L.) Roem et Schult.), омежник водный (*Oenanthe aquatica* (L.) Poit.), полевица побегообразующая (*Agrostis stolonifera* L.), поручейник широколистный (*Sium latifolium* L.), чистяк болотный (*Caltha palustris* L.) и др.

Гигрогелофиты – экологически пластичная группа растений, что отражается в их морфологической и анатомической структуре. Для представителей многих родов (вех, жерушник, лютик, омежник, поручейник) характерна гетерофиллия. Микроструктура листьев гигрогелофитов характеризуется широкой вариабельностью, во многом определяется возрастом и зависит от водных и воздушных условий развития. У растений, развивающихся под водой, листовая пластинка толстая, с немногочисленными устьицами на обеих сторонах листа, которые служат только для дыхания. Число проводящих пучков сильно сокращено, ксилемных элементов в них очень мало, иногда пучки неполные, включают исключительно флоэму. У надводных листьев проводящая система и механические элементы хорошо развиты, плотность устьиц большая. Например, на стебле одного растения поручейника широколистного можно видеть несколько форм листьев, представляющих все переходы от типично надземных до типично водных. Нередко, по облику листьев гербарного экземпляра можно точно установить глубину погружения растения в воду [Поплавская, 1948].

Гигрофиты – заходящие в воду травянистые и древесные береговые растения, закономерно встречающиеся на водопокрытом грунте. Обычно они обитают в условиях избыточной влажности грунта и высокой влажности воздуха, занимая средние уровни береговой зоны затопления, но довольно часто заходят в воду у низких топких

берегов. В последнем случае они могут входить в состав сообществ гигрогелофитов и гелофитов. К древесным гигрофитам относятся многие виды ив, которые часто обрамляют берега водоемов и водотоков, нередко растут и в воде.

По шкале увлажнения они занимают ступень 94–103 – болотное местообитание. Представителями этой экологической группы являются виды из родов: зюзник, ива, кипрей, мята, ситник, череда и др.; в составе околоводной сосудистой флоры России их около 300 видов.

Для вегетативной структуры гигрофитов, в отличие от переменных гигрогелофитов, характерна большая стабильность в анатомическом строении листа и осевых органов. Структурными особенностями травянистых гигрофитов являются: высокая обводненность тканей за счет постоянного притока влаги из окружающей среды, наличие тонких нежных листовых пластинок с небольшим числом устьиц, крупных межклетников мезофилла, отсутствие толстой кутикулы, слабое развитие водопроводящей системы, тонкие слаборазветвленные корни. К физиологическим чертам гигрофитов относятся: низкое осмотическое давление клеточного сока, незначительная водоудерживающая способность, приводящая к быстрой потере запасов воды. Для травянистых гигрофитов характерно также отсутствие приспособлений, ограничивающих расход воды, и неспособность выносить даже незначительную ее потерю.

Гигромезо- и мезофиты характерны для высоких уровней береговой зоны затопления и зоны заплеска. В водной среде встречаются редко. По шкале увлажнения гигромезофиты занимают ступени 64–76 – влажнолуговое и 77–88 – сырлуговое местообитания, а мезофиты – 53–63 – сухолуговое (и свежелуговое) местообитание. В эту экологическую группу могут входить виды из родов: бекмания, белокопытник, бодяк, вейник, дурнишник, лапчатка, лисховост, мятлик и другие травянистые растения; всего около 100 видов. Среди древесных видов к этой группе относятся виды ольхи, серая и клейкая (*Alnus incana* (L.) Moench, *A. glutinosa* (L.) Gaertn., ивы остролистная и козья (*Salix acutifolia* Willd., *S. caprea* L.).

Морфолого-анатомические особенности гигромезофитов средние между чертами гигрофитов и мезофитов. Мезофиты экологически пластичны, в условиях повышенной влажности проявляют гигроморфные черты. Они имеют умеренно развитые корневые системы разного типа, листья с негустой сетью жилок, дифференцированным мезофиллом и хорошо развитой системой межклетников. По физиологическим показателям водного режима мезофиты характеризуются умеренными величинами осмотического давления, содержания воды в листьях, предельного водного дефицита. Величина транспирации зависит от степени освещенности.

Резюме

Современная терминология в гидробиологии базируется на биоценологическом принципе оптимальности экологической среды.

В классификациях растений водоемов и водотоков используются четыре основных подхода: аутэкологический, типологический, физиономический и эколого-морфологический.

При аутэкологическом подходе выделение тех или иных групп растений основано на отношении видов к градиенту экологического фактора (чаще степени связи с водой или воздухом), при типологическом – на легко наблюдаемых признаках (например, погруженные растения или с плавающими листьями). Классификации, использующие физиономический подход, основаны на чисто внешних, бросающихся в глаза признаках, что сближает их с типологическим. Эколого-морфологический принцип классифицирования «говорит сам за себя». Безусловно, имеются и классификации, в том или ином виде совмещающие разные подходы.

Исследователь вправе сделать выбор той или иной классификации. Мы рекоменду-

ем использовать классификацию В.Г. Папченкова [2001], поскольку по сравнению с другими она имеет ряд преимуществ.

Рекомендуемая литература

Основная

Горышина Т.К. Экология растений. – М., 1979.

Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. – Л., 1981.

Кутова Т.Н. экологическая характеристика растений зоны временного затопления и влияние на нее изменений уровня воды // Труды Дарвинского государственного заповедника. Вып. 4. – Вологда, 1957. С. 403–466.

Лапиров А.Г. Экологические группы растений водоемов // Гидробиотаника: Методология, методы: Материалы Школы по гидробиотанике. – Рыбинск, 2003. С. 5–19.

Матвеев В.И., Соловьева В.В., Саксонов С.В. Экология водных растений: Учебное пособие. Изд-е 2-е, дополненное и переработанное. – Самара, 2005.

Папченков В.Г. Различные подходы к классификации растений водоемов // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидробиотаника 2005». – Рыбинск, 2006. С. 16–24.

Поплавская Г.И. Экология растений. – М., 1948.

Савиных Н.П. О жизненных формах водных растений // Гидробиотаника: методология, методы. Материалы Школы по гидробиотанике – Борок, 8–12 апреля 2003 г. – Рыбинск, 2003. С. 39–48.

Шенников А.П. Экология растений. – М., 1950.

Дополнительная

Великанов М.А. Гидрология суши. – Л., 1964.

Железнова Г.В. Флора листостебельных мхов европейского Северо-Востока. – СПб., 1994.

Корелякова И.Л. Растительность Кременчугского водохранилища. – Киев, 1977.

Крылова Е.Г. Структура и сукцессии растительного покрова техногенно трансформированных пойменных водоемов Верхней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Саранск, 2001.

Лапиров А.Г. Основные термины и понятия гидробиотаники // Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 2. С. 113–119.

Лепилова Г.К. Инструкция для исследования высшей водной растительности // Инструкция по биол. исследованиям вод. Л., 1934. Ч. 1. Раздел А. Вып. 5.

Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н. Физиология высших водных растений. Киев, 1988.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). – Уфа, 1998.

Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. – Ярославль, 2001.

Потапов А.А. Вопросы физиологии и экологии погруженных гидрофитов // Успехи современной биологии. Т. 29. Вып. 3. № 3. 1950. С. 429–441.

Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. – Л., 1971.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. – М., 1956.

Распопов И.М. О некоторых понятиях гидробиотаники // Гидробиол. журнал. 1978. Вып. 14. № 3. С. 20–26.

Распопов И.М. Высшая водная растительность больших озер Северо-запада СССР. – Л., 1985.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М., 1962.

Тимонин А.К., Нотов А.А. Большой практикум по экологической анатомии покрытосеменных растений. – Тверь, 1993. Ч. I.

Чемерис Е.В. Растительный покров истоков ветландов Верхнего Поволжья. – Рыбинск, 2004.

Casper S.J., Krausch H.D. Susswasserflora von Mitteleuropa. Pteridophyta und Anthophyta. 1. Teil. – Jena., 1980. Bd. 23.

Hutchinson G.E. A treatise on limnology. Volume III. Limnological botany. N.Y. London. Sydney. – Toronto, 1975.

Hejny S. Okologiske Charakteristik der Wasser – und Sumpfpflanzen in den slovakischen Tiefebenen. – Bratislava, 1960.

Контрольные вопросы и задания

1. Какие экологические факторы учитываются при разделении растений на экологические группы?
2. По какому принципу построена классификация водных растений В.Г. Папченкова?
3. В чем принципиальное отличие прибрежно-водных растений от прибрежных?
4. Верно ли утверждение, что «гелофиты – это земноводные растения»?
5. Какие признаки учитываются при отнесении растений к той или иной экологической группе?
6. С чем связана трудность отнесения растений к той или иной группе?
7. Какую физиологическую функцию растений учитывают прежде всего при отнесении их к группе земноводных?
8. С какой целью проводится деление растений водоемов на экологические группы?
9. Какие экологические типы относятся к прибрежно-водным растениям?
10. В чем проблема выделения промежуточных форм водных и прибрежных растений и какой экологический принцип необходимо учитывать при отнесении к ним конкретных видов растений водоемов?

Задания

1. Заполните таблицу:

Сравнительный анализ экологических групп растений

Экологическая группа	Характерные морфологические признаки	Адаптивные признаки анатомической структуры	Физиологические особенности

2. Распределите приведенный перечень видов растений по экологическим группам и экотипам растений в соответствии с классификацией В.Г. Папченкова:

бегманния обыкновенная, белокопытник ненастоящий, вех ядовитый, водокрас обыкновенный, горец земноводный, дербенник иволистный, ежеголовник прямой, зюзник высокий, ива трехтычинковая, ирис ложноаировидный, калла болотная, камыш озерный, каулия малая, кипрей мелкоцветковый, лисохвост коленчатый, манник большой, мята полевая, мятлик луговой, ольха клейкая, поручейник широколистный, пузырчатка обыкновенная, риччия плавающая, рогоз узколистный, рдест плавающий, сальвиния плавающая, ситник сплюснутый, сусак зонтичный, телорез алоэвидный, тростник южный, череда трехраздельная, хара ломкая, хвоц приречный, чистяк болотный, шелковник жестколистный.

3. Найдите **ошибки (!)** в приведенных ниже определениях понятий экологических групп:

Гидрофиты – это истинно-водные растения, которые для нормального прохождения своего жизненного цикла требуют постоянного контакта листьев с водной средой.

К *земноводным* относятся растения, которые могут пройти только часть жизненного цикла в воде.

Гелофиты – это воздушно-водные укореняющиеся и плавающие на поверхности воды растения, вегетативное тело которых расположено как в воде, так и над ее поверхностью.

Гигрогелофиты – растения уреза воды, типичными местообитаниями которых являются низкие уровни береговой зоны затопления, зона контакта берега и водного тела (т.е. уреза воды) и прибрежные отмели с глубиной до 10 см, многие из них типичны для окраин озерных сплавин.

Гигрофиты – заходящие в воду высокотравные береговые растения, закономерно встречающиеся на водопокрытом грунте.

Гигромезо- и *мезофиты* – низкотравные растения, характерные для высоких уровней береговой зоны затопления и зоны заплеска. В водной среде встречаются редко.

1.2. Методика сбора и техника гербаризации водных растений

Одним из важных этапов гидрботанических исследований является коллекторная работа. При изучении флоры водоемов и водотоков необходима документация флоры в виде опорного гербария. Сбор водных растений, в отличие от наземных, имеет ряд особенностей. Чаще для поднятия растений из воды используют специальные инструменты: водяные грабельки, якори-кошки, скребки и сачки (рис. 4).

Водяные грабельки удобны для извлечения всех погруженных в воду растений с плавающими листьями и некоторых возвышающихся над водой растений. Приемы работы просты, но на больших глубинах требуют некоторой сноровки. С лодки грабельками работают с кормы, на очень малом ходу или при неподвижном состоянии. Подъем грабелек производится вертикально, что легче и быстрее, или в наклонном положении, перебирая при этом руками по шесту. Перед подъемом грабельки в воде переворачиваются зубцами вверх. Через 0,20–0,25 м шест можно разметить, в таком случае им можно измерять глубину [Катанская, 1981].

Скребок используется для извлечения мелких донных растений на твердых грунтах, особенно в местах, где они растут очень редко. Он представляет собой подковообразный обод, выгнутый из полосы металла. На выпуклой стороне наваривается втулка для насаживания на шест длиной до 1 м. К свободным концам прикрепляется стальная полоса шириной 3–4 см и длиной 6–18 см. С одной стороны она выступает за обод на 2–3 см, отточена и загнута вверх под углом 45°. С другой стороны обода сверлятся отверстия для прикрепления мешка из редкой ткани или мелкоячеистой рыболовной сети.

Сачок применяют для сбора мелких плавающих растений толщи и поверхности воды, особенно он удобен при подборе растений во время выкашивания площадок. Он имеет прочный обод диаметром 20–25 см, ручку длиной около 1 м и мешок из редкой ткани.

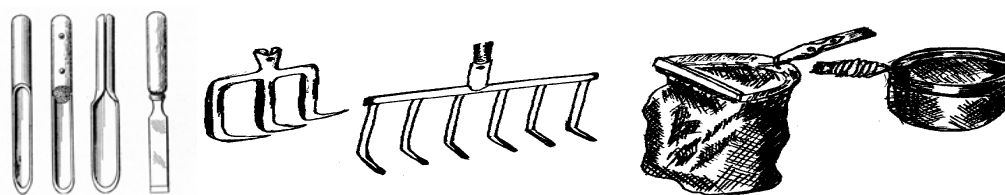


Рис. 4. Инструменты для сбора растений

Для добывания растений с глубин, превышающих 2–3 м, применяются *якори-кошки* и *драги* (рис. 5), которые можно волочить по дну, прикрепив их к веревке, длиной в 5–6 раз превышающей глубину водоема.

Драга может иметь разную конструкцию, приведем пример драги Л.Г. Раменского. Она имеет раму овальной формы с мешком. Рама изготавливается из металлической полосы шириной 5–7 см. Длина рамы 35 см, ширина до 20 см. Ручка высотой около 15 см с петлей для привязывания веревки прикрепляется к раме подвижно на ее концах и около места прикрепления ручки. На раме делаются специальные стерженьки-упоры, которые позволяют раме колебаться лишь в пределах 45°. На нижней стороне рамы имеются отверстия для прикрепления мешка из редкой ткани. На верхней стороне рамы привариваются слегка отогнуты кнаружи зубцы длиной 3–3,5 см.

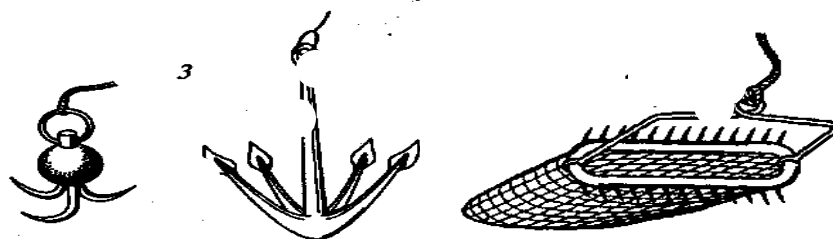


Рис. 5. Якори-кошки и драга Раменского [по: Катанская, 1981]

Способы гербаризации растений описаны во многих специальных пособиях, в том числе в книге А.К. Скворцова «Гербарий: Пособие по методике и технике» [1977], откуда нами приведены рисунки оборудования для сбора и сушки растений (рис. 6–8).

Оставляя в стороне общеизвестные правила, рассмотрим некоторые приемы гербаризации, касающиеся только водных растений:

1. Значительную трудность представляет гербаризация растений с тонкими нежными стеблями и листьями, которые при извлечении из воды слипаются, теряют свой естественный вид (шелковник, уруть, пузырчатка и др.). Для сохранения первоначального облика таких растений расправление их производится непосредственно под водой. Для этой цели под гербаризируемое растение подводят лист плотной бумаги и расправляют стебли, листья и другие органы. После этого осторожно вынимают бумагу, взяв лист за противоположные концы, и дают воде равномерно стечь, следя за тем, чтобы она не смыла растение. Проведение этой работы в полевых условиях занимает много времени, требует большого количества бумаги, поэтому собранные растения не сразу закладывать в гербарий, а собирать в полиэтиленовый пакет, при этом снабдив соответствующей черновой этикеткой. В лаборатории, собранные растения помещают в таз с водой и расправляют.

В качестве прокладок при сушке водных растений применяют войлок, гофрированный картон, ватные матрасики, сукно и т.д. Так, в ИБВВ РАН используется сукно, нарезанное полосами 2–3 м длиной. Чаще же всего коллекторы располагают лишь одной бумагой, в этом случае высушить тоже можно, но процесс более длительный и хлопотный.

2. Растения, имеющие кроме водных наземные формы: горец земноводный (*Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray), болотник болотный (*Callitriche palustris* L.) – или виды, склонные к разнолистности (стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia* L.)), нужно собирать таким образом, чтобы в гербарий попали экземпляры с воздушными, плавающими и подводными листьями. Нередко водные формы растений очень сходны по внешним признакам, и неопытные гидробиологи могут принять их за один вид. При сборе растений следует учитывать особенности погруженных форм таких широко распространенных гелофитов, как ежеголовник, камыш, стрелолист, сусак. Такие формы

не образуют соцветий и нормальных листьев, а развивают только удлиненные погруженные в воду листья. Так, вариация сусака зонтичного (*Butomus umbellatus* L. f. *vallisnerifolius* (Sagorski ex Asch. et Graebn.) Gluck) отличается довольно жесткими, слегка трехгранными в сечении погруженными листьями буроватого, часто красноватого оттенка. У подводной формы стрелолиста (*Sagittaria sagittifolia* L. f. *vallisneriifolia* (Coss. et Germ.)) они слегка извилистые, коричневато-зеленые, шире, чем у других видов, при этом наибольшая ширина выше середины. Погруженная форма камыша озерного (*Schoenoplectus lacustris* f. *fluitans* Gluck) имеет достаточно мягкие, постепенно заостряющиеся к верхушке листья, травянисто-зеленого цвета. Самые мягкие листья, одинаковой ширины по всей длине и ярко-зеленого цвета у ежеголовника всплывшего (*Sparganium emersum* Rehm.). Учитывая это, при сомнении идентификации вида необходимо всегда собирать образцы погруженных форм растений в гербарий [Бобров, Чемерис, 2003].

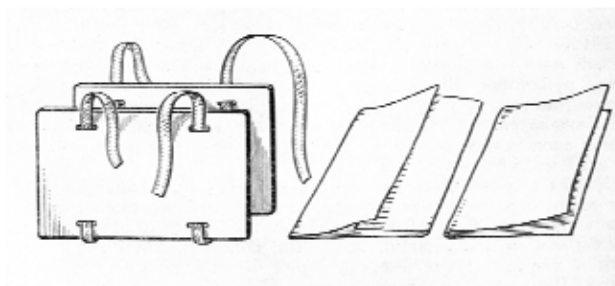


Рис. 6. Папка для сбора растений и бумажные «рубашки» [по: Скворцов, 1977]

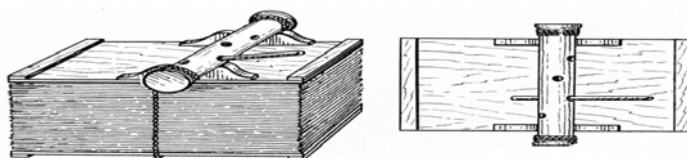


Рис. 7. Стационарный пресс шведского образца [по: Скворцов, 1977]

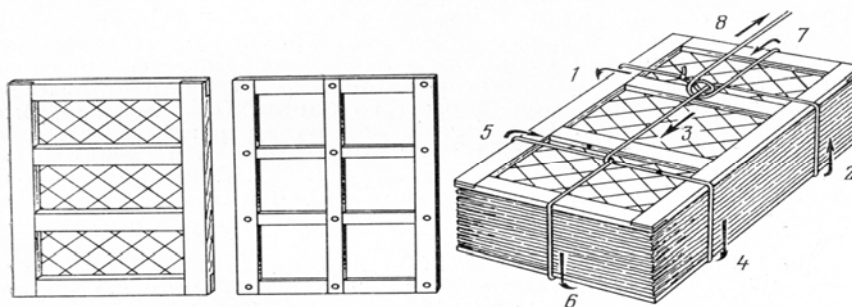


Рис. 8. Образцы гербарных сеток и способ их затягивания [по: Скворцов, 1977]

3. Значительную трудность представляет гербаризация растений, имеющих толстое, мясистое корневище и отличающихся большими размерами (кувшинки, кубышки, лотосы). При засушивании кувшинок и лотоса берут не все растение, а лишь несколько плавающих листьев с черешками. Кроме того, гербаризируются цветки и придонная розетка листьев с небольшим участком корневища. Остальные части растения удаляются. Корневище разрезается вдоль, а вся мясистая часть его выскребывается. Виды кувшинок отличаются основанием чашечек, поэтому надо закладывать не менее двух цветков, один из них расположив сверху чашечкой.

4. Сочные листья некоторых растений (водокрас, телорез) при сушке обычно сильно сморщиваются и нередко теряют свою первоначальную форму. При гербаризации таких растений между листьями прокладывают фильтровальную бумагу. При закладке цветков кувшинки, ирисов, некоторых видов сложноцветных и т.д. бумагу прокладывают между лепестками, тогда цветки не почернеют и сбор будет иметь надлежащий вид. Листочки бумаги можно предварительно замочить в насыщенном растворе силикагеля, квасцов, соли или сахара и высушить. В этом случае они из-за быстрого впитывания влаги позволят сохранить окраску венчика. Некоторые цветки, имеющие неправильный спайнолепестный венчик (виды семейств губоцветные и норичниковые), рекомендуется расчленить, высушить, вложить в пакетики и приклеить на гербарный лист. У некоторых видов таких родов, как пузырчатка, губастик, цветки очень нежные, распаренные они рвутся, и что-либо рассмотреть не удастся. Такие цветки лучше фиксировать в 70% растворе спирта или 0,8–2,0% растворе формалина [Лисицына, 2003].

5. Для определения каждый вид растения нужно собирать по возможности не в одном, а в нескольких экземплярах. Все органы гербаризируемого растения должны быть целыми, не поврежденными вредителями.

6. При сборе гербарных образцов следует учитывать особенности коллекционирования растений некоторых систематических групп:

– Для точного определения видов семейства капустные необходимы зрелые плоды, а также прикорневые листья, поэтому даже если они засохли, обрывать их не следует.

– У представителей семейства сытевые в гербарии должна присутствовать как надземная, так и подземная части растений; если дерновина крупная, берется только ее часть, тщательно очищенная от земли. Для определения видов осок в гербарном образце должны быть зрелые плоды. Виды семейства сытевых цветут рано, и ко времени сбора плоды часто уже осыпаются. В этом случае рекомендуется собрать плодики, особенно мешочки осок, в дернине, где их часто можно обнаружить, если осочки в это время не затоплены.

– Злаки рекомендуется собирать после распускания соцветий. Для определения нужны стебли, листья и подземные органы.

– У рдестов в гербарном образце должны присутствовать не только верхушки растений, но и нижние части, а лучше все растение. Для идентификации таксонов желательно иметь особи с плодами.

– В семействе лютиковые наиболее трудны в определении виды рода шелковник. Для точного определения необходимо иметь все части растений: листья, цветки, плодики на разной стадии развития.

– Для определения видов рода щавель, растения необходимо собирать с прикорневыми листьями, даже если они не в очень хорошем состоянии. Растения родов горец, персикария следует собирать так, чтобы можно было найти не разрушенные раструбы.

Существует нетрадиционный, новый запатентованный способ сушки растений для гербария, предложенный А.В. Славгородским [2010]. Он заключается в создании вокруг растения в гербарном прессе с помощью рубашек из воздухопроницаемого нетканого полимерного материала (так называемого «агротекса») тонкой воздушной прослойки. Благодаря свободному доступу воздуха объект быстро высыхает, приобретая плоскую форму. Растения сушат в гербарном прессе, вместо общепринятых газет применяя рубашки из агротекса черного цвета плотностью от 60 г/м² до 150 г/м². При этом нет необходимости во влаговпитывающих прокладках и в перекалывании рубашек. Растение один раз закладывается в гербарный пресс в рубашку из агротекса, стягивается ремнями с силовыми затяжками и выставляется до полного высыхания. В один гербарный пресс можно закладывать до 50 рубашек с образцами. Рубашки из агротекса черного цвета на солнце нагреваются, что ускоряет сушку образцов. Водные растения сохнут быстрее сухопутных, т. к. легче отдают влагу. Нежные части растений не прилипают к агротексу. После завершения сушки растения сохраняют естественный цвет. По сравнению с общепринятым [Гербарное дело..., 1995] предлагаемый способ позволяет значительно снизить трудозатраты при гербаризации при лучшем качестве получаемых образцов растений. Другим важным преимуществом нового метода является то, что вес полевого экспедиционного комплекта рубашек из агротекса легче, чем из бумаги, а рубашки из агротекса намного практичнее [Славгородский, 2010].

Л. И. Лисицына

Особенности гербаризации водных растений, работа с коллекциями

Гербарии создаются для того, чтобы ими пользовались. И каждый гербарий больше гордится числом посетителей, чем его увеличением, т.е. чем больше он востребован, тем он ценнее. Но, с другой стороны, с увеличением числа потребителей, если можно так сказать, ускоряется изнашивание коллекций. А так как каждый образец неповторим, полной замены изношенных и утраченных образцов осуществить нельзя. Выход один – более тщательное соблюдение правил пользования, большее чувство ответственности у тех, кто пользуется гербарием. Основные правила пользования следующие.

Образцы берут за боковые стороны, а не за низ, так как в этом случае лист может перегнуться и повредить растение.

Нельзя переворачивать образцы как листы книги; после просмотра их откладывают в сторону, потом возвращают обратно.

Нельзя выравнивать образцы в рубашке, держа их вертикально и постукивая по столу. Растения при этом будут рассыпаться. Выравнивать их надо в горизонтальном положении.

Не рекомендуется вынимать и вкладывать листы в середину пачки. Нужно вынуть всю пачку и найти нужный лист.

Нельзя удалять старые этикетки с определением. Новое название следует написать на небольшом ярлыке с датой и четкой подписью определившего. Он приклеивается рядом с этикеткой.

В том случае, когда в целях систематики нужны какие-то части растений, взять их можно только с разрешения куратора.

Обобщая выше изложенное, следует отметить, что методы техники и гербаризации растений изложены в ряде публикаций, а также в специальных отечественных и зарубежных руководствах [Рычин, 1948; Сюзев, 1949; Катанская, 1981; Скворцов, 1977; Васильченко, 1973]. Тем, кто собирается заниматься флористическими исследованиями серьезно, необходимо познакомиться с ними более подробно.

Каждое гербаризируемое растение снабжается чистой этикеткой, в которую вносятся следующие сведения:

- а) название растения (для неизвестных видов оставляется свободное место или указывается номер, соответствующий номеру в описаниях);
- б) местонахождение (географический пункт, район, название и тип водоема);
- в) местообитание (глубина, характер грунта, прозрачность воды, течение);
- г) время сбора (число, месяц, год);
- д) имя и фамилия исследователя, собравшего растение.

Иногда указывается дополнительная информация, например, об окраске венчика, так как ряд видов из семейства бурачниковые, губоцветные, зонтичные в высушенном состоянии изменяет окраску венчика, что затрудняет определение. Если растение заложено на 2–3 листах, этикетку заполняют на каждый.

Для чистовых этикеток нужно, по возможности, брать хорошие сорта бумаги, предпочтительно 10x7 или 14x9 см. Помещают этикетки в правом нижнем углу гербарного листа, но если это невозможно, то в другом месте. Приклеивают этикетку полностью, а в случае, если на обратной стороне есть какая-либо информация, ее приклеивают к внешней стороне гербарного листа одной стороной.

Гербарий обязательно должен быть смонтированным. Некоторые учреждения держат гербарий не смонтированным, но такая практика нежелательна, поскольку в таком виде он неудобен в работе и существует опасность потерять или перепутать что-либо. Смонтированные листы должны быть размещены на постоянное место хранения в специальные шкафы или коробки. При этом используют разные принципы раскладки материала, – исходя из запросов того или иного учреждения (географический, систематический и т.д.). Роды внутри семейств и виды внутри родов размещают по алфавиту.

Сбор гербарных коллекций очень длительный и трудоемкий процесс, на их создание уходят годы работы многих исследователей, поэтому важно соблюдать этику работы с ними, которая очень хорошо описана в работе куратора гербария ИБВВ РАН, кандидата биологических наук Людмилы Ивановны Лисицыной [2006].

Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидробиотаника 2005». – Рыбинск, 2006. С. 33.

1.3. Особенности изучения флоры водоемов и водотоков

Исследование флоры может иметь разные уровни, от экосистемного (конкретных водных объектов) до регионального, зонального и т.д. Итогом изучения флоры является составление списка таксонов, обитающих на той или иной территории (акватории), ее анализ и формулировка выводов по результатам исследований. Для этого флорист должен пройти три этапа: подготовительный, полевой и камеральный.

Подготовительный этап

В подготовительный этап входит знакомство с объектом и районом исследования, выбор методик, планирование маршрута полевых работ. Должны быть изучены и учтены системы районирования региона (естественно-географическое, геоморфологическое, геологическое, флористическое и геоботаническое). Знакомство с объектом исследования предполагает проведение обзора литературы с целью изучения природных условий территории и водных объектов. При анализе флористических сводок не следует ограничиваться только литературой по своему региону, надо знакомиться с данными и по сопредельным территориям, поскольку в процессе исследований могут быть встречены виды, новые для региона. На основании публикаций может быть составлен самый первый, приблизительный список видов, которые могут быть встречены на водоемах.

Важным подготовительным моментом к полевому сезону является знакомство с гербарными образцами растений и их диагностическими признаками. Иногда определение видов в периферийных гербариях не верно, поэтому целесообразно проверить точность их определения. Желательно до начала работ ознакомиться с достоверно определенными сборами интересующих таксонов в гербариях страны (БИНа РАН, МГУ, ГБС РАН, ИБВВ РАН). После знакомства с гербарными коллекциями составляется предварительный список видов по определенной системе, с размещением родов и видов в семействах по алфавиту.

Для успешного проведения экспедиций огромное значение имеет обеспеченность топографическими картами и планами. Желательно подобрать карты или атласы с разными масштабами (1:500000; 1:200000). Первая является обзорной и служит для перспективного планирования, а вторая – для текущего планирования и ориентирования на местности.

Для объективности полученных результатов необходимо обследование водоемов с достаточной степенью детальности, с этой целью практикуется изучение репрезентативной части объекта; полученные здесь выводы и результаты экстраполируются на весь объект. Для корректной экстраполяции требуется лишь, чтобы используемая выборка была достаточной и носила случайный характер. При изучении флоры водоемов какого-либо региона методом сеточного картографирования в качестве основы может быть использована сетка «Atlas Florae Europaeae», ячейки которой (размером 50×50 км) можно разбить на ячейки меньшего размера (10×10 км). С флористических позиций ячейки окажутся расположенными на территории региона случайным образом. Из опыта работы А.В. Щербакова: в каждой из ячеек «Атласа...» экспедиционными исследованиями должно быть охвачено не менее 55–60% десятикилометровых ячеек. При этом детальность обследования разных ячеек «Атласа...» в пределах региона не должна сильно различаться [Щербаков, 2003].

При планировании работ на реках в пределах одного водоема следует планировать маршруты так, чтобы чередовались участки, где обследование ведется точно (то есть изучается участок реки длиной 1–1,5 км), с линейными проходами по берегу (7–10 км). Если стоит задача полного выявления флоры региона, то необходимо вести учет встречаемости видов в разнотипных водоемах (озерах, прудах, водохранилищах, обводненных болотах, эфемерных водоемах) и водотоках (реках, каналах). Поэтому целесообразно заранее спланировать посещение разнообразных экосистем.

Перед экспедициями тщательно выверяется список необходимого полевого оборудования. Это резиновая лодка, болотные резиновые сапоги или резиновые штаны из комплекта химзащиты, приспособления для сбора растений (водяные грабельки, якоря-кошки, драги, сачки и др.). Для определения экологических параметров понадобятся диск Секки, лазерный дальномер, рулетка и т.п. В комплект снаряжения, кроме общего оборудования (карта, компас, GPS-навигатор и пр.), как у всех исследователей-полевиков, входят обязательные для флориста гербарные папки и сетки, запас фильтровальной и газетной бумаги для сушки, определители, лупа, карандаш, шариковая ручка, блокнот для этикеток, дневник. Список предметов снаряжения лучше иметь постоянно в записной книжке или дневнике, чтобы, собираясь в очередную экспедицию или на экскурсию, можно было быстро проверить, все ли взято с собой.

Необходимо заблаговременно определить необходимые финансовые затраты на полевые работы (включая непредвиденные расходы – 20% от сметы, а также расходы на питание и проживание) и уже с учетом этих цифр вести окончательное планирование программы полевых исследований на сезон.

Полевой этап

В средней полосе европейской части России рекомендуемые сроки для изучения флоры с 15 июня до конца августа, поскольку период цветения и плодоношения большинства сосудистых водных растений достаточно растянут. При популяционных исследованиях растения изучаются в течение всего вегетационного периода.

При маршрутных полевых методах в каждый полевой сезон целесообразно посещать водоемы, расположенные в различных естественно-географических районах, а для наиболее полного выявления флоры необходимо изучение одного и того же водоема в различные по водности годы. Стационарные исследования часто связаны с изучением динамических процессов, в этом случае водные экосистемы служат объектами постоянных наблюдений в течение всего вегетационного периода или нескольких лет на стационарах.

Основной задачей изучения флоры является инвентаризация видового состава. С этой целью проводят флористические описания. При изучении флоры различных водных объектов рекомендуется в описания включать как типично водные, так и берего-

вые растения, находящиеся в момент описания в условиях водопокрытого грунта, либо произрастание которых прямо зависит от водного объекта, например, виды ив. В списки также включаются некоторые не типичные, но закономерно (очень часто) встречающиеся на сыром побережье и обсыхающих мелководьях растения, например, представители семейства астровые. В таксономическом плане следует учитывать не только сосудистые растения, но и макроводоросли и мхи. Макроводоросли, за исключением харофитов, фиксируются 4-% раствором формалина. Следует помнить, что пик вегетационной активности водорослей и мхов, в отличие от сосудистых растений, приходится на более ранние или поздние сроки. Включение широкого экологического спектра растений (от гидрофитов до мезофитов) из разных систематических групп позволяет не только более полно выявить видовое богатство экосистемы, но и наиболее объективно выяснить их особенности.

Возможно как сплошное исследование водных объектов, так и фрагментарное, особенно на крупных водоемах и реках. В последнем случае для наиболее полного выявления флоры изучением должны быть охвачены самые разнообразные экологические ниши растений: избыточно увлажненные берега, урез воды (0–5 см), мелководья до глубины 3 м, участки с глубиной более 3 м, сплавины и т.д. Следует обращать внимание на разнообразие грунтовых условий обитания и делать описания на илистых, песчаных, каменистых и прочих субстратах. На реках это все характерные структуры русла: плесы, перекаты, стремнины, излуцины, протоки и др. Проводят сплошное обследование флоры рек [Папченков, 1982] либо на точечных участках длиной 1–1,5 км с линейными проходами по берегу в 7–10 км, при этом обследуется не менее 2 станций на ручьях и малых водотоках и от 3 до 10 станций для более крупных рек [Щербаков, 2003]. На водохранилищах обязательно изучаются верховье, озеровидный район, заливы, приплотинный участок и т.д. Для оценки степени антропогенного воздействия описания делают отдельно в нарушенных и ненарушенных экотопах.

Крупные реки изучаются с лодки или пешим маршрутом прохода по их береговой линии. При использовании байдарки следует помнить, что лесные реки в 20–30 км верхнего течения часто практически непроходимы из-за завалов. При обследовании рек следует уделять внимание также их пойменным водоемам и притокам. При изучении озер (как материковых, так и пойменных) и выработанных карьеров, а также водохранилищ обязательно понадобится резиновая лодка. На крупных озерах и на водохранилищах используют катера или моторные лодки. При обследовании озера следует двигаться зигзагами от береговой линии до границы водных растений и обратно и несколько раз пересечь водоем поперек.

Большие возможности перед исследователями погруженных макрофитов на больших глубинах открывает легководолазное снаряжение. Обычно применяется аппаратура двух типов – кислородная и воздушно-баллонная (акваланги). Кислородные аппараты имеют небольшую массу и создают возможность длительного пребывания под водой. Преимущество аквалангов состоит в том, что они предоставляют большую автономию исследователю. Подводные работы позволяют более полно выявить видовой состав и установить экологические особенности некоторых растений [Распопов, 1985].

Гербаризация флоры должна быть по возможности полной. Не следует пренебрегать сбором обычных, тривиальных видов, заранее считая их хорошо известными, и сосредотачивать все внимание на реде попадающихся растениях.

Принято подтверждать гербарными сборами встречи новых для региона или редких для этой территории видов, а также критических таксонов. Исключением из этого правила может служить находка очень редкого в регионе и хорошо диагностируемого в природе вида, популяция которого в данном местонахождении представлена считанными особями. Необходимо учитывать трудоемкость гербаризации водных растений и планировать тщательность сбора растений на ключевых участках в районе полустацио-

нарных работ в первые дни экспедиции, а сборы на дальних маршрутах свести к минимуму, проводя их по мере появления "новинок" или особенных экологических форм растений. Это сэкономит время на перекладку образцов и обеспечит качество гербария.

В полевых условиях нельзя пренебрегать указанием на каждой этикетке даты сбора, обязательно фиксируя число, месяц и год. Последнее нередко опускается из-за экономии времени, но отсутствие указания года сбора материала спустя время, при отсутствии чистовых этикеток приводит к затруднениям в работе с полевыми сборами.

Следует помнить, что во время полевых исследований нередко возникает необходимость в так называемых сборных листах с единичными и фрагментарными образцами растений, взятых с того или иного описания, но они могут быть лишь дополнением к опорному гербарию, представляющему собой полноценное (и в научном и техническом отношении) отображение состава флоры изучаемого объекта и района. В полевых условиях на сборных листах допустимо ограничение в этикетке номером описания, но только при условии, если имеются тщательные сборы этого вида в опорном гербарии.

Камеральный этап

Камеральная работа предполагает определение растений, составление окончательного списка и проведение анализа флоры.

Для идентификации таксонов используются определители и «Флоры...», статьи с новыми таксономическими обработками и определительными ключами. Наличие хороших и разнообразных ключей – одно из важнейших условий успешной работы с гербарием. После работы с определителями желательно сравнить материалы с уже имеющимися гербарными образцами, определение которых внушает доверие. В сложных случаях принято обращаться за консультацией к специалистам по тем или иным группам растений. При отсутствии достаточного опыта начинать работу лучше с использования региональных определителей, и только потом, для проверки своих определений, следует обращаться к крупным обобщающим сводкам. Для определения часто используют отечественные бинокляры МБС-1, МБС-2 или зарубежные оптические приборы. С помощью карманной лупы точное определение сделать можно не всегда, она пригодна в полевых условиях для предварительных определений. В лаборатории также необходимы препаровальные иглы, лезвия, тонкие пинцеты, линейка.

При определении сухих образцов лучше их размачивать. Узколистные рдесты, болотники, наяды и другие тонкие нежные растения можно просто положить в каплю воды на стекло, они быстро набирают воду, и все структуры становятся хорошо видны. В том случае, когда исследуется внутреннее строение цветков или плодов, их распаривают. Степень размягчения регулируют, добавляя глицерин или спирт. Глицерин делает структуру мягче, спирт уплотняет. Отчленять те или иные части растений для определения нужно очень осторожно. После исследования фрагменты растений не выбрасывают, а вкладывают в пакетик или наклеивают на бумагу, чтобы при повторном определении не делать эту работу заново [Лисицына, 2003].

Гербарные коллекции подвергают сортировке (на сборы, предназначенные только для проверки правильности определения видов в поле, и на сборы, передаваемые в фондовые коллекции) и этикетируют. На сборах для проверки определения уточняют полевые этикетки (если содержащиеся в них сведения недостаточны и в будущем могут быть забыты) и обновляют, если они плохо сохранились. Для образцов, предназначенных в фонды, делаются чистовые этикетки.

Невозможность автором диагностики качественно собранного образца автором не является препятствием передачи сбора в фондовые коллекции. После окончания обработки гербарных сборов образцы (и их дублиеты), имеющие удовлетворительное качество или связанные с интересными флористическими находками, передают в фондовые коллекции.

Сразу по возвращении из экспедиции в полевых дневниках подновляются плохо сделанные записи, исправляются замеченные ошибки, в дневники вносятся необходимые дополнения и т. п. Флористические описания в дальнейшем сортируются для последующей обработки (по типам водоемов, по флористическим районам и др.). В камеральный период списки описаний вносятся в сводные таблицы или каталожные карточки, формы которых определяются задачами и зависят от объектов исследований. Электронная форма хранения информации ускоряет процесс обработки данных. Информация может располагаться в систематическом, алфавитном или комбинированном порядке. Все данные заносят в картотеку или таблицы Excel, их перемещения внутри таблиц проводятся сразу после окончания полевого сезона. В межсезонье они дополняются сведениями из литературных источников, из работы с фондовыми гербарными коллекциями. В списках указываются полные научные названия растений (для гибридов также названия родительских видов), которые приводятся, как правило, по какому-либо одному источнику [Черапанов, 1995]. Флористические данные входят в научный оборот после их публикации в печати или размещения на интернет-сайтах. Информация может публиковаться в виде конспекта флоры или сводных таблиц, содержащих сведения о наборе видов (а также гибридов и внутривидовых таксонов), особенностях их распространения в регионе, и должна иметь некоторую аналитическую часть. Описание каждого вида (внутривидового таксона) включает научное название; частоту встречаемости вида в регионе в целом, а при неравномерной встречаемости – в разных его частях (для очень редких видов могут указываться конкретные местонахождения); экотопы, которые он предпочитает; сведения о жизненной форме, экологической группе, типе ареала, особенностях экологии и биологии и т. п.

Флористический список считается завершенным, если изучены основные литературные источники по флоре региона, особенно содержащие сведения о конкретных местонахождениях таксонов; изучены фонды основных гербарных коллекций, в которых хранятся сборы с изучаемой территории; проведены репрезентативные экспедиционные исследования; все данные систематизированы и занесены в картотеку или в электронные таблицы.

Резюме

Флора водных и прибрежно-водных местообитаний до настоящего времени остается менее изученной, чем наземная. Это объясняется труднодоступностью таких экотопов, особенностями сбора и гербаризации растений, сложностями их определения в связи с полиморфизмом, экологической изменчивостью, высокой гибридной активностью.

При сборе и гербаризации водных макрофитов соблюдаются общеизвестные правила коллекционирования растений и специальные, касающиеся только водных растений. Гербаризация растений – трудоемкий процесс, а создание фундаментальных гербарных коллекций занимает многие годы, поэтому при работе с гербарными образцами нужно соблюдать комплекс этических требований.

Организация гидрботанических исследований предполагает три этапа: подготовительный, полевой и камеральный. Каждый из них требует определенных знаний, умений и навыков в применении конкретных методик, приемов, имеет свои сложности.

Изучение флоры конкретных водных экосистем имеет свои особенности, которые отражены в специальных методических публикациях, где обобщен многолетний опыт гидрботаников.

Основная

Бобров А.А., Чемерис Е.В. Изучение растительного покрова ручьев и рек: методика, приемы, сложности // Гидрботаника: методология, методы: Материалы школы по гидрботанике. – Рыбинск, 2003. С. 181–203.

Васильченко И.Т. О рациональной организации гербариев // Ботанический журнал. 1973. Т. 58. № 12. С. 1723–1726.

Гербарное дело. Справочное руководство. Русское издание / Под ред. Д. Бридсон, Л. Формана. – Кью, 1995.

Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоёмов (методы исследования). – Л., 1981. С. 66–68.

Лисицына Л.И. Особенности гербаризации водных растений, работа с коллекциями // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2005». – Рыбинск, 2006. С. 27–33.

Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. – Ярославль, 2001.

Славгородский А.В. Использование нетканых полимерных материалов в гербарном деле // Материалы I (VII) Международной конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2010» (п. Борок, 9–13 октября 2010 г.). – Ярославль, 2010. С. 279–280.

Скворцов А.К. Гербарий. Пособие по методике и технике. – М., 1977.

Сюзев П.В. Гербарий. Руководство к собиранию и засушиванию растений для гербария. 7-е изд. – М., 1949.

Щербаков А.В. Изучение и анализ региональных флор водоемов // Гидрботаника: методология, методы: Материалы школы по гидрботанике. – Рыбинск, 2003. С. 56–69.

Дополнительная

Бобров А.А. Шелковники (*Batrachium* (DC) S.F. Gray, *Ranunculaceae*) европейской части России и их систематика // Гидрботаника: методология, методы: Материалы школы по гидрботанике. – Рыбинск, 2003. С. 70–81.

Лисицына Л.И. Гербаризация водных растений, оформление коллекций // Гидрботаника: методология, методы: Материалы школы по гидрботанике. – Рыбинск, 2003. С. 49–55.

Лисицына Л.И., Папченков В.Г. Флора водоемов России. Определитель сосудистых растений. – М., 2000.

Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артеменко В.И. Флора водоемов волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. – М., 2009.

Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н. Физиология высших водных растений. – Киев, 1988.

Папченков В.Г. К определению сложных групп водных растений и их гибридов // Гидрботаника: методология, методы: Материалы школы по гидрботанике. – Рыбинск, 2003. С. 82–91.

Папченков В.Г. Гибриды водных растений и особенности их определения // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2005». Рыбинск, 2006. С. 49–57.

Папченков В.Г. Гибриды и малоизвестные виды водных растений. – Ярославль, 2007.

Папченков В.Г., Щербаков А.В. Ключ для определения рдестов (*Potamogeton* L., *Potamogetonaceae*) средней полосы европейской части России // Гидрботаника: методология, методы: Материалы школы по гидрботанике. – Рыбинск, 2003. С. 929–927.

Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. – Ярославль, 2001.

Распопов И.М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л., 1985.

Рычин Ю.В. Флора гигрофитов. – М., 1948.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. – СПб., 1995.

Контрольные вопросы и задания

1. Какие экологические особенности водных растений надо учитывать при выборе особей для закладки в гербарий?

2. По каким внешним признакам можно отличить погруженные растения из родов «ежеголовник», «камыш»?

3. Какая техника закладки водных растений применяется для того, чтобы погруженные тонкие растения с нежными листьями сохранили свою форму на гербарном листе?

4. Какие особенности сбора растения надо учитывать при гербаризации растений из семейств гречишные, лютиковые, капустные, мятликовые, рдестовые?

5. Какая информация должна быть на этикетке гербарного образца с водным растением?

6. В чем заключается подготовительный этап работы гидрботаника?

7. Какие особенности надо учитывать во время полевых работ по изучению флоры водоемов и водотоков?

8. Какие задачи решают в камеральный период работы?

9. Когда начинается работа над списком флоры и по каким критериям можно оценить его завершенность?

10. Какое специальное оборудование используется для сбора водных растений?

Задания:

1. Заполните таблицу 1:

Таблица 1

Содержание и основные виды работ на разных этапах научных исследований

Этапы	Основные мероприятия	Работа с гербарием	Работа со списком	Работа с картами	Работа с литературой

2. Рассмотрите внимательно рисунки гербарных образцов. Какие из них оформлены верно. Проанализируйте на всех примерах недостатки и положительные моменты гербаризации.

№ 1



№ 2



№ 3



№ 4



1.4. Анализ флоры

*Все, чего нельзя выразить в цифрах, – не наука, а просто мнение.
Роберт Хайнлайн*

*Данные, не поддающиеся сравнению, бесполезны.
Василий Леонтьев*

Особенности анализа флоры определяются целью, задачами и границами районов исследований, а также зависят от объектов изучения. Поэтому в задачу этого раздела не входит описание методов, форм и способов анализа, поскольку они могут быть самыми разнообразными, его цель – показать на разных примерах, что это важный и сложный аспект теоретических исследований, вместе с тем очень интересный и творческий вид научной деятельности гидробиолога.

Изучение флоры может быть связано с познанием видового состава растений водных экосистем конкретного типа – прудов, озер или рек того или иного административного или физико-географического района. Объектом исследований были, например, флора прудов Самарской области [Соловьева, 1995], флора рек и ручьев Верхнего Поволжья [Бобров, 1999], флора копаней Ярославской области, флора озер Ульяновского Предволжья [Жуков, 2005] и др. Объектом может служить флора разных типов экосистем в пределах конкретного речного бассейна, или его части, как, например, в работе Е.В. Варгот «Флора сосудистых растений водоемов и водотоков бассейна Средней Суры» [2009]. Наконец, в качестве объекта исследований нередко выступает региональная водная и прибрежная флора в целом, либо на уровне одного административного региона – Московская область [Щербаков, 1991], либо в границах таких крупных физико-географических регионов, как Северный Казахстан [Свириденко, 2001] и Среднее Поволжье [Папченков, 2001], охватывающих несколько областей и регионов.

В каждом из приведенных примеров флористических работ предполагается анализ флоры, который может быть разнообразным по форме и методам, но при этом он всегда имеет общую методологическую базу, на которой мы остановимся в этом разделе.

В свете современных задач флористики и экологии под *флорой* понимается *система популяций всех видов растений, населяющих данную территорию* [Юрцев, 1982; Юрцев, Камелин, 1991]. Флора (как фауна и биота) – фундаментальное понятие биологии: за ним скрываются региональные сочетания видов, природные популяции которых на любой территории образуют исторически и экологически обусловленные системы с многосторонним взаимодействием элементов [Юрцев, 1998]. Одной из *задач изучения флоры* служит выявление этих взаимодействий, выяснение закономерностей изменения видового богатства от экологических условий изучаемых территорий (акваторий).

В системе иерархии естественных флор на внутриландшафтном уровне флора водоемов и водотоков является *парциальной флорой, под которой понимают полную территориальную совокупность видов растений естественного контура топологического уровня или полную естественную территориальную совокупность видов растений любого экологически и флористически своеобразного подразделения ландшафта* [Юрцев, Камелин, 1987a].

Анализ флоры предполагает изучение ее *структуры* (систематической, экологической, географической и т.д.), частоты встречаемости видов, в сравнении с разными показателями других флор он позволяет выявить уровень ее богатства и своеобразия.

Систематическая структура флоры показывает распределение видов между систематическими категориями высшего ранга [Толмачев, 1974]. В то же время число видов, родов и семейств является показателем флористического богатства [Шмидт, 1980].

К показателями систематического разнообразия относятся «пропорции флоры»: среднее число видов в семействе, среднее число родов в семействе, среднее число видов в роде. Все это характеризует систематический состав флоры, который имеет свою специфику для различных водных объектов и для флоры регионов разного уровня.

Следует отметить, что если достоверная флористическая информация имеется по сопредельным регионам, то особенности распространения видов, а также ботанико-географических границ целесообразно проследить и за пределами самостоятельно изученной территории или сравнить с таковыми.

К примеру, сравнение состава *сосудистых водных растений* России (без учета гибридных таксонов) показало, что наибольшее число родов и видов отмечено в европейской части России (табл. 4). Самое низкое значение показателя числа видов на семейство характерно для Арктики – 2,9 и Кавказа – 3,3 (табл. 2), что свидетельствует о гетерогенности флор. Меньше различается «родовой коэффициент» – отношение видов в роде колеблется от 2,0 на Кавказе до 3,1 в европейской части России. Наибольшую независимость от площади сравниваемых территорий демонстрирует число родов в семействе; этот показатель варьирует от 1,3 в Арктике, до 1,8 в европейской части России.

При *сравнительном анализе региональных флор* или флор конкретных водных объектов определяют сходство состава их флоры с использованием различных коэффициентов [Шмидт, 1984], чаще всего, вычисленных по формуле Жаккара. При определении сходства флор важным моментом является не число общих видов в сравниваемых флорах, а выявление специфических видов.

Таблица 2

Показатели богатства водной сосудистой флоры разных регионов России

Семейство	Арктика	Европ. часть	Кавказ	Запад. Сибирь	Вост. Сибирь	Дальний Восток	Россия
Число семейств	27	44	36	34	36	46	49
Число родов	35	78	58	59	60	77	95
Число видов	78	240	117	156	157	195	344
Видов на семейство	2,9	5,5	3,3	4,5	4,4	4,2	7
Видов на род	2,2	3,1	2,0	2,6	2,6	2,5	3,6
Родов на семейство	1,3	1,8	1,6	1,7	1,6	1,7	1,9
Число семейств, представленных одним видом	14	13	16	10	11	17	13
То же в % от общего числа семейств	51,8	28	46,4	29,4	63,8	36,9	65,3
Число родов, представленных одним видом	22	27	24	22	23	32	32
То же в % от общего числа родов	62,8	35	41,3	37,3	38,3	41,5	33,7

Особенности физико-географических и природных условий сравниваемых территорий отражаются на формировании их водной флоры, обуславливая видовую специфику. Так, сходство водных флор различных регионов России колеблется от 27,5 (Кавказ) – 27,7 (европейская часть) и 28,2% (Дальний Восток) до 39,3% (Западная Сибирь) и 42,4% (Восточная Сибирь) (табл. 3). Специфичным видом водной флоры, произрастающим только в Арктике является один вид – ежеголовник Пробатовой (*Sparganium probatovae* Tzvel.), только в европейской части России встречаются 48 видов, водная флора Кавказа имеет всего пять характерных видов. В Западной Сибири специфичным видом является повойничек сомнительный (*Elatine ambigua* Wight.), специфику водной

флоры Восточной Сибири подчеркивают рдесты килеватый и крупноплодный (*Potamogeton carinatus* (Kupff.) Graebn., *P. macrocarpus* Dobroch.), а также манник длинно-колосковый (*Glyceria spiculosa* (Fr. Schmidt) Roshev.). Наиболее уникальна водная флора Дальнего Востока, здесь наибольшее число характерных видов – 63 из 28 семейств.

Таблица 3

Сходство флор водных сосудистых растений разных регионов России (в %)

Районы	Арктика	Европейская часть	Кавказ	Западная Сибирь	Восточная Сибирь	Дальний Восток
Арктика		27,7	27,5	39,3	42,4	28,2
Европейская часть	26,7		41,6	54,0	43,2	31,8
Кавказ	23,9	34,6		44,2	38,4	23,8
Западная Сибирь	39,8	50,8	38,5		71,0	34,0
Восточная Сибирь	43,2	47,4	35,5	63,8		43,7
Дальний Восток	28,7	32,9	21,1	38,3	43,9	

Примечание: правая верхняя часть – водная флора, левая нижняя – гидрофиты.

Для сравнения флор и корректного сопоставления результатов исследований важно знать, в каком значении используется категория «вид»; учитываются ли гибридные таксоны; какая часть флоры включена в выборку: только водные растения или с учетом всех околоводных растений. Если методологические подходы при изучении флоры совпадают, тогда можно их сравнивать, если отличаются, то их перед сравнением приводят в единую систему. Только после этого можно делать обобщения, выявлять закономерности и формулировать выводы.

Целесообразно анализ флоры проводить отдельно для всей флоры водоемов и для водной флоры (табл. 4). Так, при изучении водоемов и водотоков Среднего Поволжья В.Г. Папченковым [2001] принято "узкое" или типологическое понимание вида [Комаров, 1944; Северцов, 1988 и др.]. При проведении анализа флоры учитывались гибриды, а также макрофиты из отделов *Charophyta* и *Briophyta*.

Важной составляющей структуры флоры является ее экологический и географический состав.

Таблица 4

Систематический состав флоры различных водных объектов Среднего Поволжья [по: Папченков, 2001]

Показатели	Типы водных объектов					
	реки	озера	старицы	водохранилища	пруды	все типы
	Вся флора водоемов и водотоков					
Число семейств	64	65	61	56	50	69
Число родов	145	125	115	124	93	159
Число видов	335	313	276	347	202	473
Видов на семейство	5,2	4,8	4,5	6,2	4,0	6,9
Видов на род	2,3	2,5	2,4	2,8	2,2	3,0
Родов на семейство	2,3	1,9	1,9	2,2	1,9	2,3
	Водная флора					
Число семейств	41	44	42	38	33	45
Число родов	71	72	67	61	48	78
Число видов	150	166	149	142	94	211
Видов на семейство	2,1	2,3	2,2	2,3	2,0	2,7
Видов на род	2,1	2,3	2,2	2,3	2,0	2,7
Родов на семейство	1,7	1,6	1,6	1,6	1,5	1,7

Под экологической структурой флоры понимается распределение видов, составляющих флору, по экологическим группам. Для экологического анализа флоры важным является выбор системы экологических понятий или классификации растений. Принимая те или иные понятия, исследователь должен уметь соотносить их с другими известными классификациями при сравнении флор. Сравнительный анализ флоры разных регионов следует проводить, придерживаясь единой классификации [Папченков, Соловьева, 1995], (табл. 5).

Таблица 5

Экологический спектр флоры прудов Среднего Поволжья (число видов %)

Экологические группы	Регионы				
	Самарская область	Татарстан	Чувашия	Марий-Эл	Среднее Поволжье в целом
гидрофиты	28/25	18/16,5	21/18,9	19/27,5	30/17,9
гелофиты	15/13	12/11	13/11,7	9/13	15/8,9
гигрогелофиты	13/12	14/12,8	19/17,1	12/17,4	25/14,9
гигрофиты и гигромезофиты	57/50	65/58,6	58/52,3	29/42	98/58,3
	113/100	109/100	111/100	69/100	168/100

Проведение экологического анализа флоры 255 прудов Среднего Поволжья: 116 речных, 97 овражных и 42 копанных – показало, что наибольшее число видов отмечено для флоры речных прудов (157 видов), преобладающими группами во всех типах водоемов являются гидрофиты и гигромезофиты, состав гидрофитов и гелофитов разнообразнее во флоре прудов Самарской области, состав гигрогелофитов – в Чувашии, а гидрофитов и мезофитов – в Татарстане [Папченков, Соловьева, 1993; 1995].

К проведению экологического анализа флоры надо подходить обоснованно. К примеру, это может быть сравнение экологического состава водных объектов в зависимости от их географического положения (табл. 6).

Таблица 6

Экологические условия и экологический состав флоры малых водохранилищ лесостепного и степного Поволжья (число видов)

Природная зона	Ср./макс. темп. воздуха в июле (°C)	Ср. кол-во осадков, мм	Кoeffиц. и условия увлажнения	Водохранилища (происхождение, год создания)	Гидрофиты	Гелофиты	Гигрогелофиты	Гигрофиты	Гигромезофиты и мезофиты	Всего видов
Лесостепная	19,5 33	>450	Нормальное k=0,9-1,2	Кондурчинское (речное, 1981)	11	8	12	30	50	112
				Чубовское (овражно-речное, 1979)	7	9	9	23	26	74
Переходная (буферная)	25 36	350-400	Умеренное с летним дефицитом k=0,7-0,9	Кутулукское (речное, 1941)	12	11	11	20	43	97
				Черновское (речное, 1953)	12	9	9	20	40	90
				Поволжской АГЛЮС (овражное, 1976)	6	9	9	18	26	68
Степная	25 37	300-350	Слабый годовой дефицит влажности	Ветлянское (речное, 1951)	13	10	6	22	24	85
				Большеглушицкое (речное, 1989)	8	12	10	22	30	82

			k=0,6-0,7	Таловское (речное, 1955)	12	9	9	26	33	89
				Корнеевское (овражное, 1993)	10	9	12	19	22	72
				Гавриловское (речное, 1988)	9	11	9	17	19	65
Сухо-степная	$\frac{\geq 23,5}{38}$	<300	Устойчивый годовой дефицит влажности $k < 0,6$	Поляковское (речное, 1962)	13	16	10	18	12	69
				Михайло-Овсянское (овражное, 1960)	14	12	7	22	29	84

Крайне важным для водных растений оказывается коэффициент увлажнения изучаемой территории, который в огромной степени определяет особенности режима водоемов во время вегетационного сезона. При $K_{увл} > 1$ режим большинства водоемов и чаще всего будет стабильным, а при $K_{увл} < 1$ – падающим, с образованием обсыхающих участков [Щербаков, 2003]. Изменение водного режима малых водохранилищ в разные годы является определяющим фактором формирования экологического спектра флоры [Соловьева, 1995, 2008]. Особый научный интерес представляет изучение динамических тенденций флоры в зависимости от влияния различных факторов среды, ярким отражением которых служит изменение доли каждой экологической группы растений в общем составе флоры водоемов (рис. 9).

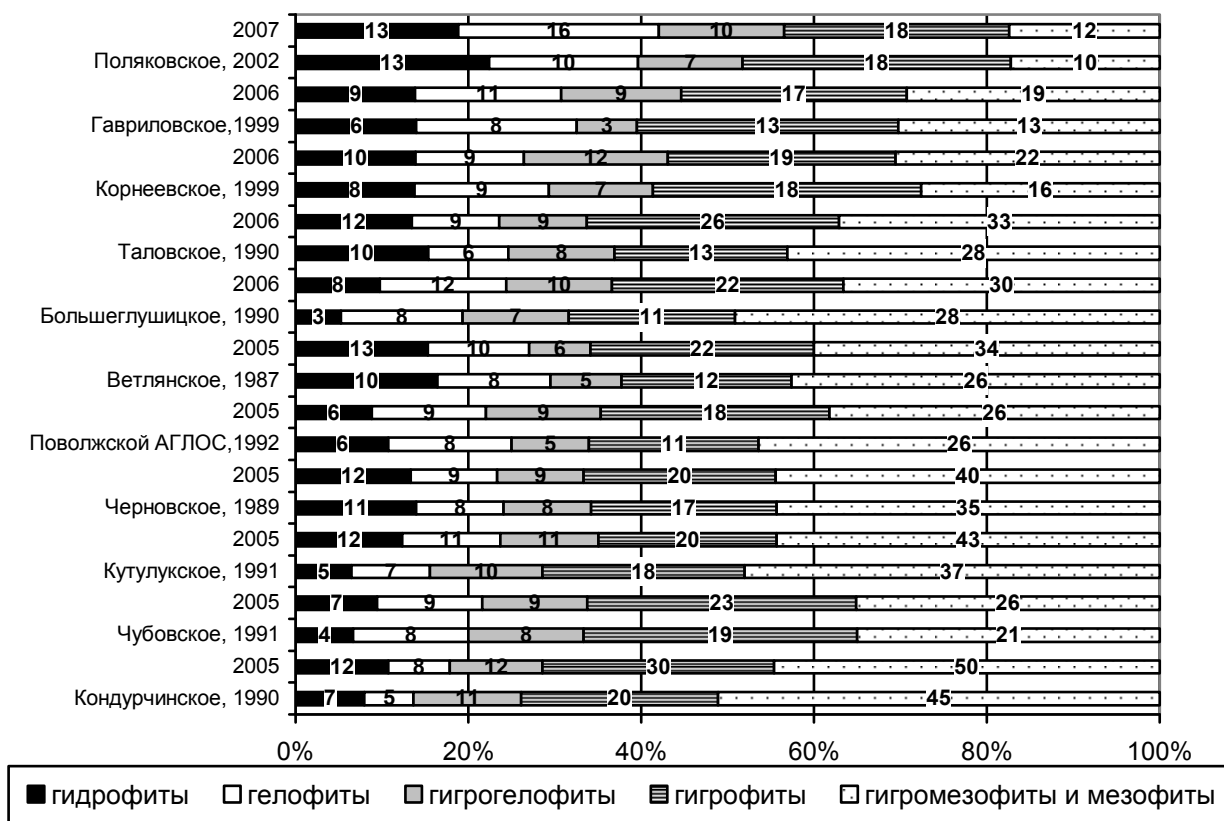


Рис. 9. Динамика экологических спектров флоры водохранилищ в разные годы (число видов)

Обработка данных может проводиться различными методами прикладной статистики. Кластерный анализ позволяет, например, для водной и прибрежно-водной флоры как системы парциальных флор раскрыть особенности ее экотопологической структуры и дифференциации. Так, для водоемов Удмуртии в соответствии с классификацией Б.А. Юрцева и Б.И. Семкина (1980) выделялись экотопы двух уровней: мезоэкотопы и микроэкотопы. Структура парциальных флор мезоэкотопов водохранилищ включает 200 видов

растений, крупных рек – 140, луж и канав – 171, малых рек – 147, прудов – 187, ручьёв – 144, средних рек – 141, стариц крупных рек – 186, стариц малых рек – 160, стариц средних рек – 171.

Для определения сходства ПФ мезоэкотопов использовался коэффициент Жаккара (K_j) и строилась дендрограмма сходства флоры (рис. 10). Выделенные мезоэкотопы отражают экологические особенности водоемов по отношению друг к другу, а выделение микроэкотопов (избыточно увлажненные берега; урез воды (0–5 см), мелководья до глубины 1 м, мелководья с глубинами от 1 м и глубже, сплавины) отражает экологические особенности водной и прибрежно-водной среды мезоэкотопов. Использованный подход дает возможность объективно оценить экологическое и ценогическое разнообразие флоры водоёмов.

Построение дендрограмм производится при помощи различных программ, в том числе пакета программ «Statistica».

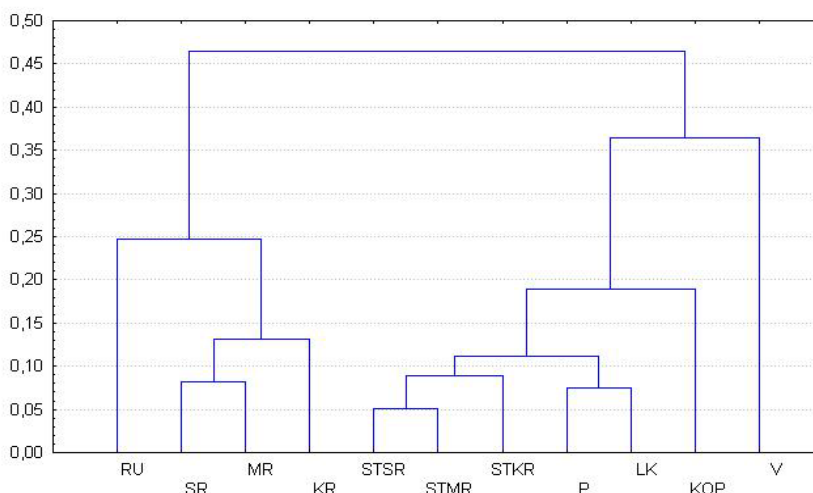


Рис. 10. Дендрограмма сходства флор мезоэкотопов УР

Условные обозначения: Ряд цифр – мера различий $1-K_j$ (K_j – коэффициент Жаккара). Ряд букв название мезоэкотопов: RU – ручьи, SR – средние реки, MR – малые реки, KR – крупные реки, STSR – старицы средних рек, STMR – старицы малых рек, STKR – старицы крупных рек, P – пруды, LK – лужи, канавы, KOP – копани, V – водохранилища.

Географический состав флоры определяется разнообразием ареалов слагающих его видов растений. Существуют разные подходы к классификации ареалов растений [Толмачев, 1974; Юрцев, 1982; Юрцев, Камелин, 1987б и др.]. Границы ареалов определяются крайними точками современного распространения вида. При проведении географического анализа флоры детализация ареалов нужна не всегда, если это делается, то важно понимать, с какой целью. Например, знание ареалов видов растений, заселяющих искусственные водоемы, необходимо чтобы определить, какие виды преобладают во флоре с эвритопными или узкими типами ареалов. Для этого проводится анализ по типам ареалов долготной и широтной групп, то есть с учетом распространения видов по регионам и по природно-климатическим зонам. К примеру, флора малых водохранилищ и прудов, созданных в условиях лесостепного и степного Поволжья, представлена 45 вариантами (сочетаниями групп долготного и широтного направлений) типов ареалов, из которых преобладают 4: голарктическая плюризональная – 58 видов (20 %), евразийская бореально-меридианальная – 48 (16,6 %), плюрирегиональная плюризональная – 30 (10,4 %) и евразийская плюризональная – 22 (7,6 %), (табл. 7).

Таблица 7

Спектр ареалов флоры малых искусственных водоемов (число видов %)

Долготные группы	Широтные группы					
	Плюризональная	Бореально-меридиональная	Бореально-субмеридиональная	Бореальная	Бореально-температная	Температно-меридиональная
Плюрирегиональная	30/10					
Голарктическая	58/20	13,8/4,8	10/3,5	5/1,7	11/3,8	4/1,3
Евразийская	22/7,6	48/16,6	7/2,4	9/3,1	8/2,8	12/4,1
Евросибирская	1/0,3	2/0,7	9/3,1	7/2,4	5/1,7	

Если климатические условия изменяются постепенно (например, как это происходит при глобальных изменениях климата), вероятно появление во флоре видов из соседних природных зон или мигрантов из других экотопов данной зоны. Так, типичный для водоемов степной зоны рогаз Лаксмана (*Typha laxmannii* Lerech.) в последние годы получил широкое распространение и в лесостепных районах; в 90-е гг. XX в. благодаря антропогенному воздействию тростник высочайший (*Phragmites altissimus* (Benth.) Nabile) начал активную экспансию в среднюю полосу европейской части России. При катастрофической смене условий (гидростроительство, водоемы-охладители, отстойники и т. п.) к процессам изменения флоры добавляются занос из отдаленных хорионов и природных зон (при наличии агентов такого заноса). Примером тому служит появление в составе водной флоры Европы заносного растения из тропической Африки пистии телорезовидной (*Pistia stratiotes* L.). Для таких видов важно детально уточнять географическое распространение с учетом современного расселения видов. Такой анализ важен для оценки тенденций обогащения региональной флоры новыми заносными видами.

Для оценки частоты встречаемости видов используют формализованные (балльные) шкалы.

При изучении флоры большого количества водных объектов конкретного типа (прудов, озер) анализ встречаемости можно вести по шкале, учитывающей общее число изученных водоемов [Соловьева, 1995]:

- очень редко – до 1 % изученных водоемов;
- редко – от 1 до 3%;
- нечасто – от 3 до 9%;
- часто – от 9 до 27%;
- очень часто – более 27%.

Шкала может быть построена по условной 5-балльной системе [Папченков, 2001]:

1) вид редкий, известный по единичным находкам или редко встречаемый в водной среде;

2) вид изредка (не часто) встречаемый, обычно известный в качестве редкого во многих районах или редко заходящий в воду на многих объектах;

- 3) вид с умеренной встречаемостью, обычно распространенный широко, но рассеянно, либо в одних районах встречается часто, а в других редко или отсутствует;
- 4) часто встречаемый вид, обычно широко распространенный, но не везде обильный;
- 5) обычный, очень часто, почти повсеместно встречающийся вид растений.

Такая информация позволит судить не только о наличии или отсутствии того или иного вида во флоре изучаемых объектов, но и о его роли в сложении растительного покрова. В региональном анализе редких видов водоемов и водотоков необходимо учитывать и категории редкости: 1) редкие в целом для данной территории, 2) редкие в водной среде, но при этом достаточно обычные вне ее, и 3) редкие в одних типах водных объектов, но нередкие в других.

При изучении и анализе водных флор методом сеточного картографирования для Московской и Тульской областей А.В. Щербаковым [2003] использовалась следующая шкала встречаемости:

- видимо исчез – за последние 30 лет таксон не обнаружен, несмотря на специальные его поиски в известных местонахождениях, а также в известных подходящих для него местообитаниях (для стенотопных видов);
- единично – таксон известен лишь в одном водоеме (на участке одного водотока), расположенном в пределах одного квадрата 10-километровой сетки;
- очень редко – за последние 30 лет таксон обнаружен менее чем в 1% от числа обследованных квадратов 10-километровой сетки или в нескольких водоемах (водотоках, на нескольких участках одного водотока) в пределах одного квадрата;
- редко – отмечен в 1–2,9% обследованных квадратов;
- изредка – в 3–14,9% квадратов;
- нечасто – в 15–29,9% квадратов;
- нередко – в 30–49,9% квадратов;
- часто – в 50–70% квадратов;
- очень часто – более чем в 70% квадратов.

Если исследованием охвачено менее 200 квадратов, категории «единично» и «очень редко» объединяются [Щербаков, 2003].

Проведение комплексного анализа флоры: систематического, экологического (по типам экосистем, экотопов, характеру распространения видов, набору экологических спектров в водоемах этого типа и др.), географического, частотного позволяет получить объективную информацию о взаимодействиях элементов флоры как экологически обусловленной системы. Наличие полной базы данных служит хорошей основой для мониторинга флоры.

Резюме

Флора – совокупность природных популяций, которые на любой территории образуют исторически и экологически обусловленные системы с многосторонним взаимодействием элементов [Юрцев, 1998]. Одной из задач изучения флоры служит выявление этих взаимодействий, выяснение закономерностей изменения видового богатства от экологических условий.

Анализ флоры предполагает изучение ее структуры (систематической, экологической, географической и т.д.), частоты встречаемости видов; в сравнении с разными показателями других флор он позволяет выявить уровень ее богатства и своеобразия.

Систематическая структура флоры показывает распределение видов между систематическими категориями высшего ранга и ее флористическое богатство. Состав флоры имеет свою специфику для различных водных объектов и для флоры регионов разного уровня.

Важной составляющей структуры флоры является ее эколого-географический спектр. Для раскрытия экотопологической структуры и дифференциации водной и прибрежно-водной флоры как системы парциальных флор используют метод кластерного анализа.

Для оценки встречаемости видов используют формализованные (балльные) шкалы.

При наличии достоверной флористической информации по сопредельным регионам целесообразно проследить особенности распространения видов и провести анализ флоры в сравнительном аспекте.

Рекомендуемая литература

Основная

Вульф Е.В. Историческая география растений. – М. ; Л. , 1936.

Комаров В.Л. Учение о виде у растений. – М.; Л., 1944.

Северцов А.С. Современные концепции вида // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 6. С. 3–15.

Соловьева В.В., Папченков В.Г., Распопов И.М. Водная флора России и мира в сравнительном аспекте // Материалы I (VII) Междунар. конф. по водным макрофитам «Гидророботаника 2010». – Ярославль, 2010. С. 43-47.

Толмачёв А.И. Введение в географию растений. – Л., 1974.

Шмидт В.М. Статистические методы в сравнительной флористике. – Л., 1980.

Щербаков А.В. Изучение и анализ региональных флор водоёмов // Гидророботаника: методология, методы: Матер. школы по гидророботанике (п. Борок, 8–12 апреля 2003 г.). – Рыбинск, 2003. С. 56–69.

Юрцев Б.А. Флора как природная система // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3-22.

Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики. – Пермь, 1991.

Дополнительная

Бобров А.А. Флора и растительность водотоков Верхнего Поволжья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 1999.

Варгот Е.В. Флора сосудистых растений водоемов и водотоков бассейна Средней Суры. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2009.

Гарин Э.В. Флора и растительность копаней Ярославской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2004.

Жуков К.П. Флора экосистем озер Ульяновского Предволжья, ее трансформация и охрана. Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Ульяновск, 2005.

Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. – Ярославль, 2001.

Папченков В.Г., Соловьева В.В. Анализ флоры прудов Среднего Поволжья // Ботанический журнал. 1995. Т. 80. № 7. С. 59–67.

Свириденко Б.Ф. Эколого-динамическая организация растительного покрова водоемов Северного Казахстана. Автореф. дис. докт. биол. наук. – Новосибирск, 2001.

Соловьева В.В. Закономерности формирования растительного покрова малых искусственных водоемов Самарской области под влиянием природных и антропогенных факторов. Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Самара, 1995.

Соловьева В.В. Структура и динамика растительного покрова экотонов природно-технических водоемов Среднего Поволжья. Автореф. дис. докт. биол. наук. – Тольятти, 2008.

Щербаков А. В. Флора водоёмов Московской области: Автореф. дис... канд. биол. наук. – М., 1991.

Щербаков А.В. Региональная водная флора как модельный объект для флористического анализа // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидробиотаника 2005». – Рыбинск, 2006. С. 34–47.

Юрцев Б.А. Некоторые перспективы развития сравнительной флористики на рубеже XXI века // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков. Тез. докл. II (X) съезда РБО. – СПб., 1998. Т. 2. С. 184–185.

Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Очерк системы основных понятий флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. – Л., 1987а. С. 242–266.

Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Программы флористических исследований разной степени детальности // Теоретические и методические проблемы современной флористики: Матер. II рабоч. совещ. по сравн. флористике. – Неринга, 1983. Л., 1987б. С. 219–241.

Юрцев Б.А., Семкин Б.И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Ботанический журнал. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706–1718.

Chambers P.L., Murphy K.J., Thomaz S.M. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater // Hydrobiologia. 2008. 595. P. 9–26.

Задания для самостоятельной работы

Задание 1. Используя Приложение №1 «Список водной флоры России», заполните таблицу, сделайте анализ систематической структуры и вывод.

Соотношение таксонов в классах Magnoliopsida и Liliopsida водной флоры России

Подклассы	Семейства	Роды	Виды
Класс Magnoliopsida: Magnoliidae			
	Ranunculidae		
	Cariophyllidae		
	Dilleniidae		
	Rosidae		
	Asteridae		
Класс Magnoliopsida: Alismatidae			
	Liliidae		
	Arecidae		

Задание 2. Рассмотрите таблицу, используя ее, сделайте анализ ведущих семейств водной флоры России и мира, выделив общие и отличительные особенности.

Число видов в ведущих семействах флоры водных растений России и мира

Семейства	В России	Семейства	В мире
<i>Potamogetonaceae</i>	51	<i>Podostemaceae</i>	330
<i>Cyperaceae</i>	50	<i>Cyperaceae</i>	276
<i>Ranunculaceae</i>	28	<i>Poaceae</i>	190
<i>Typhaceae</i>	18	<i>Araceae</i>	139
<i>Alismataceae</i>	17	<i>Potamogetonaceae</i>	117
<i>Sparganiaceae</i>	16	<i>Hydrocharitaceae</i>	108
<i>Poaceae</i>	15	<i>Alismataceae</i>	96
<i>Lemnaceae</i>	9	<i>Plantaginaceae</i>	91
<i>Hydrocharitaceae</i>	9	<i>Lythraceae</i>	78
<i>Nymphaeaceae</i>	8	<i>Lentibulariaceae</i>	70

Задание 3. Рассмотрите таблицу, сделайте анализ экологического спектра водной флоры регионов России, отметив особенности и общие закономерности.

Экологический спектр флоры водных сосудистых растений (число видов в %)

Экотипы	Арктика	Европ. часть	Кавказ	Западная Сибирь	Восточная Сибирь	Дальний Восток	Россия
гидрофиты	39/50	122/51	49/42	77/49	77/49	100/51	178/52
гелофиты	10/13	37/15	23/20	25/16	23/15	25/13	49/14
гигро– гелофиты	29/37	81/34	45/38	54/35	57/36	70/36	117/34
Всего	78/100	240/100	117/100	156/100	157/100	195/100	344/100

Глава 2. Методы изучения растительности водных экосистем

*Наука – это организованное знание.
Герберт Спенсер*

*Метод важнее открытия.
Лев Ландау*

2.1. Полевые методы изучения растительности

Основная идея

Заращение как состояние растительного покрова на современном этапе и как процесс появления, развития и трансформации растительности требует соответствующих общих и частных методов изучения. Изучение динамики растительных сообществ базируется на результатах исследования зарастания водоемов и водотоков в конкретные периоды развития экосистем.

Смысловые связи

Общие методы – частные методы – специальные методики – интеграция методов.

!

Ключевые слова

Метод, методика, описание, наблюдение, картирование, экологическое профилирование, растительность, заращение, динамика, сукцессия, флуктуация.

Гидрботаническое изучение различных водных объектов предполагает изучение не только их флоры (совокупности видов растений), но и растительности (совокупности фитоценозов, их состава, структуры, динамики). Различают общие и частные полевые методы изучения растительности. Первые подразделяют на рекогносцировочные, маршрутные, детально-маршрутные, полустационарные и стационарные [Воронов, 1973].

Целью *рекогносцировочного исследования* является общее предварительное знакомство с растительным покровом. Оно позволяет наметить места для будущих детальных работ, определить стационары, ключевые участки для геоботанических описаний, станции маршрутов и пр.

При *маршрутных исследованиях* проводят однократное выборочное детальное изучение типичных участков растительного покрова водных объектов, дают общую характеристику состава и структуры основных типов фитоценозов, ведут картографирование акваторий.

Детально-маршрутные исследования проводят на более ограниченных территориях, чем маршрутные, исследователь старается охватить самые разнообразные экологические условия фитоценозов конкретных водных объектов по характеру рельефа, условиям грунта и обводненности, закладывает ключевые участки для детального описания всех ассоциаций.

Полустационарные работы проводят в сочетании с маршрутными исследованиями, они направлены на изучение того, насколько явления, отмеченные на стационарах, типичны для всей территории. *Стационарные исследования* ведут непрерывно весь веге-

тационный период или неоднократно в течение нескольких полевых сезонов на ограниченных по площади акваториях или на конкретных водных объектах с целью выявления структурно-динамических особенностей растительности.

При гидрботаническом изучении водоемов и водотоков изучаются закономерности их зарастания. При этом понятие «зарастание» может использоваться в двух аспектах: во-первых, для характеристики состояния растительного покрова водных объектов на современном этапе; во-вторых, для описания процесса формирования растительного покрова в пространстве и времени [Корелякова, 1977].

Зарастание водных экосистем как состояние характеризуют такие показатели, как флористический состав растительности, интенсивность и степень зарастания, тип зарастания. Изучают эти показатели с помощью частных методов: закладки пробных площадей для описания фитоценозов, визуального наблюдения, картирования и т.д.

При исследовании растительных сообществ в поле широко используют *метод закладки пробных площадей или площадок*. Описание водной растительности производится на серии площадок, закладываемых во всех фитоценозах участка, охватывая от 10 (в обширных однородных сообществах) до 100 % (в сообществах с высокой мозаичностью или малыми размерами) их площади. Во время описания растительных сообществ выбирается характерный участок с однородными условиями площадью 100 м². Если размеры зарослей меньше, они описываются в пределах природного контура.

Флористический состав определяется по участию конкретных видов в сложении растительного покрова водоема. При описании фитоценозов составляется список макрофитов. Чтобы случайно ничего не пропустить, лучше вести запись по ярусам сообщества, начиная с воздушно-водных растений, если они имеются. Неизвестные виды обозначаются значком «sp.» и порядковым номером. Нумерацию таких видов лучше делать сквозной в пределах каждой экспедиции. Эти растения обязательно должны быть заложены для гербаризации с указанием номера, которым они помечены в описаниях. Для каждого вида отмечается фенофаза и проективное покрытие, максимальная высота, количество побегов и их сырая биомасса.

В водных фитоценозах выделяют следующие ярусы растений:

- 1) ярус воздушно-водных растений;
- 2) ярус растений с листьями, плавающими на поверхности воды (в том числе листцовые водные растения);
- 3) ярус погруженных в воду растений;
- 4) ярус низких придонных растений.

При изучении фитоценозов учитываются флористический состав, ярусность, обилие видов, общее проективное покрытие, характер зарастания, продукция. Обилие каждого вида на участке отмечается по шестибальной шкале Друде (табл. 8):

Таблица 8

Оценка обилия видов по шкале Друде [по: Шенников, 1964]

По Друде	По шестибальной системе	
	цифровой	словесной
sociales (soc)	6	обильно (очень много), явное преобладание по числу особей
copiosus (cop ³)	5	рассеянно (много)
(cop ²)	4	разбросаны (довольно много)
(cop ¹)	3	изредка
sparsus (sp)	2	редко (мало)
solitarius (sol)	1	единично (очень мало)
unicum (un)		встречается в единственном экземпляре

Для удобства и экономии времени в полевых условиях можно использовать бланк для изучения растительности водоемов, рекомендованный институтом озероведения РАН.

Бланк описания растительности водоёмов

(Институт озёроведения РАН)

Название сообщества _____

№ описания _____ дата _____ автор _____

Местоположение ассоциации в водоёме (у берега, в заливе и т.д.) _____

Экологические особенности местообитания:

Характер берега, уклон дна _____

Глубина (верхняя и нижняя граница) _____

Прозрачность воды _____

Цвет воды _____

Скорость течения _____

Степень защищённости от ветра и волнения _____

Донные отложения _____

Цвет _____

Консистенция _____

№ пробы воды _____ № образца грунта _____

Растительность

Размер описываемой площади _____

Общий характер и облик (однородность состава, характер распределения, общая сомкнутость и т.д.) _____

Подъярусы		Высота (от-до) (см)	Проективное покрытие, (%)	Доминанты
Наводные	1			
	2			
	3			
Плавающий (0)				
Погружённые	-1			
	-2			
	-3			

Видовой состав

Название растения, № п/п	Подъёрус	Высота	Обилие	Проективное покрытие	Фенофаза	Состояние (жизненность)

Влияние человека и животных _____

Воздействие загрязнений _____

Чертежи и рисунки (при необходимости изображаются на отдельных листах и вкладываются в бланк)

Примечание _____

Оценка *степени проективного покрытия* проводится глазомерно и выражается в процентах. Виды, образующие сплошной фон, отмечаются как имеющие 100%-ное проективное покрытие всей площади зарослей, сильное или почти сплошное покрытие (>75%, 3/4 площади), большое покрытие и умеренную разреженность (50–75%, 1/2–2/3 площади), умеренное покрытие и большую разреженность (<50–25%, 1/4–1/2 площади), слабое покрытие и очень большую разреженность (от 5 до 25%, 1/20–1/4 площади), очень слабое покрытие (меньше 5%, меньше 1/20 площади зарослей).

Для каждого вида указывается *степень жизненности*. Выделяют четыре градации жизненности:

- 1) растения проходят полный цикл своего развития;
- 2) растения проходят неполный цикл своего развития, но вегетативный рост их сильный;
- 3) растения проходят неполный цикл своего развития, вегетативный рост их слабый;
- 4) растения образуют проростки, в скором времени погибающие.

По мере возможности изучаются факторы абиотической среды водоема. На описываемом участке растительности измеряется глубина воды, по диску Секки определяется ее прозрачность, на водотоках с помощью вертушки или поплавков и секундомера, измеряется скорость течения и, если необходимо, отбираются пробы грунта и воды на общий химический анализ. Места описания сообществ помечаются на картосхемах. Важное значения имеют сведения о колебаниях уровня воды в вегетационный период, фиксируемых в водохозяйственных учреждениях.

Известны визуальные и инструментальные методы изучения распределения растительности и картирования водных объектов с берега, например, с использованием шнура или пикетажной съемки, когда картируемый участок с помощью буйков или вешек разбивается на пикеты-квадраты, в пределах которых затем наносится контур фитоценозов. Этот метод требует очень много времени и применим не при маршрутном обследовании водоемов, а на стационарных участках, заложенных с целью изучения динамики границ сообществ в течение нескольких полевых сезонов.

Методы визуального изучения водных объектов подробно описаны в работах В.М. Катанской [1981], И.М. Распопова [1985], В.Г. Папченкова [1985, 2001, 2006], А.А. Боброва и Е.В. Чемерис [2006]. При изучении рек и водоемов ученые используют разные подходы и методические приемы.

Изучение растительности рек проводится путем маршрутного обследования с картированием и описанием водных и прибрежно-водных фитоценозов [Папченков, 2003]. Обследование рек может быть сплошным и фрагментарным. В первом случае на лодке сверху вниз проходится вся река от истока до устья или ее основная часть. Во втором – русло реки картируется периодически на протяжении 3–5 км с последующим пропуском 10–15 км. При этом вдоль пропускаемого участка проезжают вблизи от реки, визуально оценивая характер ее долины, поймы и русла, таким образом определяя соответствие их подобным элементам закартированного участка. При обработке полевых материалов результаты подсчетов на картируемых участках интерполируются на пропущенные с учетом этих визуальных наблюдений.

В процессе маршрутного обследования на каждый километровый отрезок реки (при сплошном) или на 3–5-километровые ее участки (при фрагментарном обследовании) составляются схемы зарастания русла. Для такой работы предварительно готовят выкопировки с карты масштабом 1:100000, на которых русло реки делится на сантиметровые отрезки, равные 1 км в натуре. Километровые сегменты русла с характерными для них изгибами с выкопировки переносятся в альбом для рисования или в тетрадь в увеличенном виде. В поле в пределах этих участков уточняются контуры русла реки и расположение ее излучин. На них указывается ширина русла реки и наносятся контуры растительных сообществ с условным обозначением их доминантов и содоминантов. Густотой штриховки контура помечается обилие растений того или иного вида. Глазомерно оценивается ширина русла и размеры фитоценозов. Наибольшая точность достигается с помощью прямых измерений. Схемы зарастания выполняются с соблюдением разного масштаба по длине и ширине. Это позволяет отобразить на схеме все разнообразие растительных сообществ [Папченков, 2006].

Материалы картирования и данные по фитомассе, полученные с укосных площадок используются для определения запасов водных растений в русле реки. Подсчет площадей фитоценозов производится на схеме зарастания километрового участка реки с помощью палетки. Для перевода полученной величины площади контура сообщества на схему в соответствующую натуральную величину можно пользоваться формулой:

$$S = (1000/Дсх \cdot Шр/Шсх) / 25 \cdot n \cdot 1 \text{ см}^2, \text{ или:}$$

$$S = (Мд \cdot Мш) / 25 \cdot n \cdot 1 \text{ см}^2,$$

где S – реальная площадь измеряемого контура в м²; 1000 – реальная длина участка реки в м; Дсх – длина участка реки на схеме в см; Шр – реальная ширина реки в м; Шсх — ширина русла на схеме в см; 25 – число малых клеток палетки в 1 см²; n – число малых клеток палетки, закрывающих площадь измеряемого контура; 1 см² – площадь большой клетки палетки; Мд и Мш – соответственно масштабы по длине и ширине участка реки на схеме.

При обработке схем зарастания на каждый километр русла можно рассчитать показатель фитомассы (Пф). Для этого сумму фитомассы макрофитов на участке (ΣМ) надо разделить на площадь (S): Пф = ΣМ/S, кг/м². По этому показателю определяется интенсивность зарастания как рек в целом, так и их отдельных участков, производится разбивка рек на участки с разной интенсивностью зарастания. Для оценки интенсивности зарастания водотоков и их участков можно использовать шкалу (табл. 9), предложенную В.Г. Папченковым [1985]:

Шкала интенсивности зарастания водных водотоков и водоемов
[по: Папченков, 1985]

Баллы интенсивности зарастания	Интенсивность зарастания водотоков и водоемов	Показатель фитомассы в кг/м ²
0	Не зарастающие	0
1	Почти не зарастающие	менее 0,10
2	Очень слабо зарастающие	0,11 – 1,00
3	Слабо зарастающие	1,01 – 2,00
4	Умеренно зарастающие	2,01 – 3,00
5	Значительно зарастающие	3,01 – 4,00
6	Сильно зарастающие	4,01 – 5,00
7	Очень сильно зарастающие	более 5,00

Для общей характеристики речной сети региона по приведенным градациям составляют карты интенсивности зарастания рек.

При *картировании растительности водоемов* (озер, прудов и водохранилищ) тоже может применяться глазомерный способ. При картировании растительности водоемов топографическая основа применяется главным образом при камеральной обработке. В полевых же условиях она служит лишь для ориентировки и изображения контуров конкретного участка мелководий. Картирование, в отличие от рек, ведется в одном и том же масштабе как по длине, так и по ширине контура. Главная задача при работе в поле правильно отобразить на картосхеме в дневнике расположение пятен сообществ по отношению друг к другу и контурам берега. При камеральной обработке полевые материалы переносят на точную картографическую основу для водохранилищ и крупных озер в масштабе 1:5000 и для малых озер, стариц и прудов в масштабе 1:1000. По привязкам к береговым ориентирам и форме береговой линии изображенные контуры растительных сообществ должны иметь одинаковый масштаб и соответствовать картографической основе и реально занимаемым ими площадям. В дальнейшем это обеспечит достаточно точные подсчеты площадей зарастания и запасов фитомассы.

На крупных озерах картирование акватории делается по отдельным районам, как например при гидрботаническом изучении Ладожского озера в 1982 и 1983 гг. картировалась растительность конкретных заливов. Такие работы имеют большое значение для мониторинга растительности водоемов в разные годы (рис. 11)

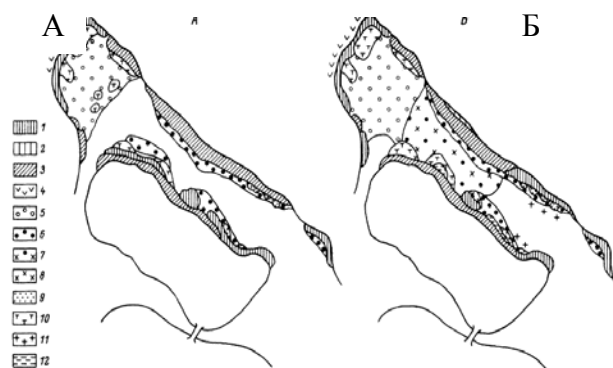


Рис. 11. Зарастание залива Янхинселькья в разные годы [по: Распопов, 1985]

А – 1982 г., Б – 1983 г. 1 – тростник обыкновенный; 2 – манник большой; 3 – хвощ приречный; 4 – осока острая; 5 – кувшинка чистобелая; 6 – кубышка желтая, 7 – кубышка желтая с ежеголовником узколистным; 8 – ежеголовник узколистный; 9 – горец земноводный; 10 – рдест плавающий; 11 – рдест длиннейший; 12 – уруть колосистая.

При картировании растительности небольших водоемов (малых прудов, копаней), топографические материалы на которые отсутствуют или недоступны, изображение контуров делается в поле с помощью шагомера или простого счета шагов длины его береговой линии. После составления картосхем в необходимом масштабе, дальнейшая работа с ними ведется так же, как и с картосхемами рек. Не используются лишь формулы для подсчета площадей, поскольку масштаб по длине и ширине схемы на водоемах обычно бывает одинаковым. Кроме того, в дополнение к показателям интенсивности зарастания для водоемов рассчитывается показатель степени зарастания (Пс), представляющий собой отношение площади зарослей на водоеме к площади его акватории, выраженное в процентах. По степени зарастания все водоемы (а при необходимости и водотоки) могут быть разбиты на 8 классов: 1) не заросшие или почти не заросшие – площадь зарослей менее 1 % от площади акватории; 2) очень слабо заросшие – 1–5 %; 3) слабо заросшие – 6–10 %; 4) умеренно заросшие – 11–25 %; 5) значительно заросшие – 26–40 %; 6) сильно заросшие – 41–65 %; 7) очень сильно заросшие – 66–95 % и 8) сплошь заросшие – 96–100 % [Папченков, 2001].

Хрестоматийный материал

В.М. Катанская

Распределение растительности в водоемах

Состав, степень развития и размещение растительности в водоеме обуславливается неоднородностью экологических условий различных его частей и подчиняются определенным закономерностям. Наиболее важными условиями (факторами), определяющими наличие, состав и существование растительности в естественных и искусственных озеровидных водоемах разных географических зон, можно считать следующие: морфологические особенности водоемов (размер, глубина, в водохранилищах – размер и глубина озеровидной части, изрезанность берегов – наличие заливов и защищенных мест, наличие мелководных участков с глубиной 2,5–3 м, крутизна уклонов дна), динамические факторы (ветер, волноприбойная деятельность течения), химические факторы (химический состав воды, как минеральный, так и биогенный, концентрация водородных ионов (рН), газовый режим, донные отложения (механический и химический состав, их активное богатство), температура воды, степень проточности водоема, затененность (облесенность), берегов и др. Для формирования растительности важное значение имеет наличие зачатков водной растительности на залитой водой территории, колебание уровня и времени сработки. Большое влияние на растительность водоемов оказывает также деятельность человека, в особенности загрязнение стоками различного рода производств, химизация лесной промышленности и сельского хозяйства, строительство животноводческих комплексов вблизи водоемов и на берегах. На указанные обстоятельства в настоящее время необходимо обращать самое пристальное внимание при исследованиях и стремиться выявить растения-индикаторы и сообщества-индикаторы, указывающие на ту или иную степень загрязнения или евтрофирования водоемов.

*Высшая водная растительность
континентальных водоемов СССР. Методы изучения. – Л., 1981. С. 69.*

При изучении растительности водоемов определяется тип или характер зарастания водоема и его участков. Тип зарастания, отражающий картину размещения растительности, определяется для различных участков и районов акватории. На водоемах выделяют такие типы зарастания, как рассеянно-пятнистый, или фрагментарный, бордюрный, сплошной, массивно-зарослевый [Корелякова, 1977].

Рассеянно-пятнистый тип отмечается на начальных этапах зарастания водоемов, например, в первые годы после заполнения пруда (рис. 12).

Бордюрный тип образуют заросли, окаймляющие водоем иногда довольно широкой полосой. Они размещаются вдоль линии берега и вокруг островов, при этом центральная часть поверхности водного зеркала свободна от прибрежно-водной растительности (рис. 13).

При сплошом зарастании растительные сообщества или их комплексы занимают всю площадь какого-либо участка водоема, например, заросшее верховье. Нередко отмечается сплошное зарастание всей поверхности водного зеркала, чаще всего это небольшие заросшие пруды или озера (рис. 14).

Массивно-зарослевый тип зарастания занимает промежуточное положение между сплошным и фрагментарным и обычно выделяется на озерах и водохранилищах (рис. 15).

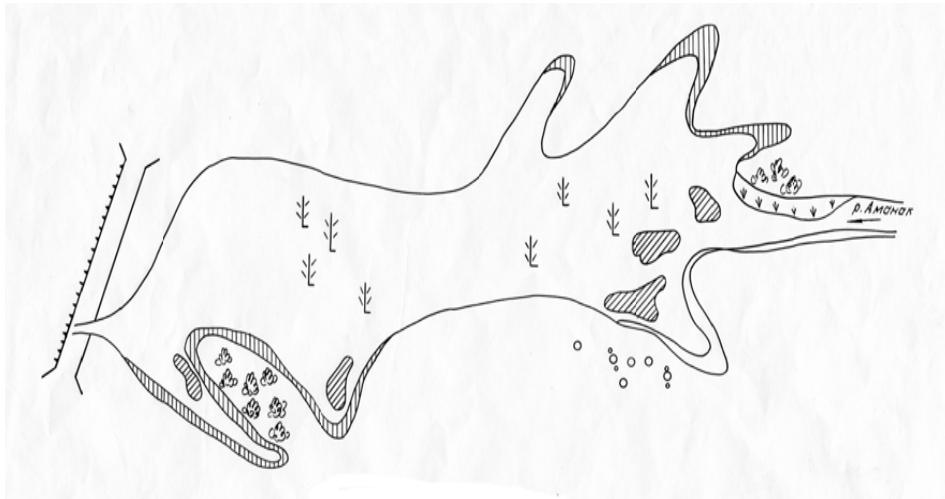


Рис. 12. Рассеянно-пятнистый и бордюрный типы зарастания пруда

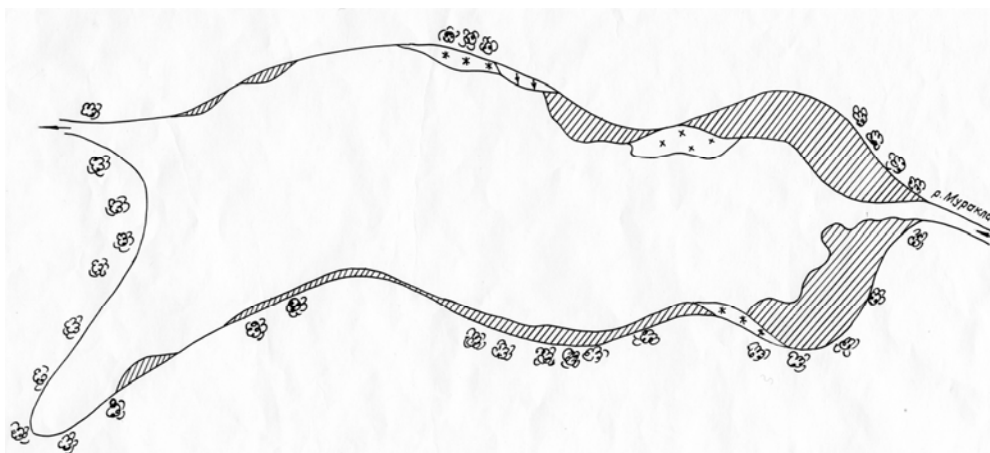


Рис. 13. Бордюрный тип зарастания водоема

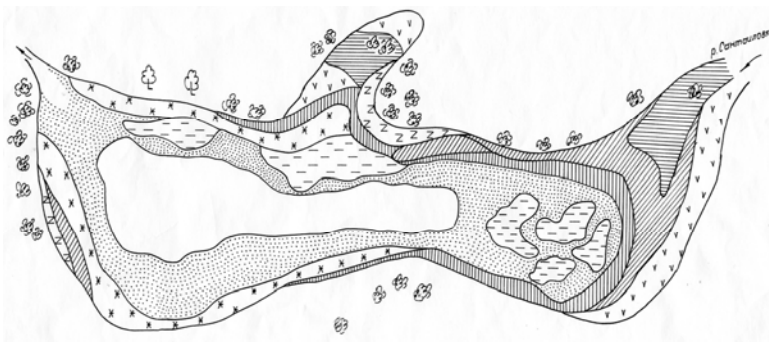


Рис. 14. Сплошной тип зарастания водоема

Зарастание водоемов как процесс появления, развития и трансформации растительного покрова характеризуется признаками стабильности или неустойчивости фитоценозов, скоростью зарастания, разными типами смен фитоценозов, динамикой продукционных характеристик. Признаки стабильности проявляются в поясном или зональном размещении фитоценозов; она приобретает в результате *сукцессий* – естественного необратимого направленного развития процессов зарастания, протекающих во времени и пространстве. Часто пояса растительности представляют собой не сукцессионный ряд, а результат распределения растений разных экологических групп по оптимальным для них глубинам (рис 15).

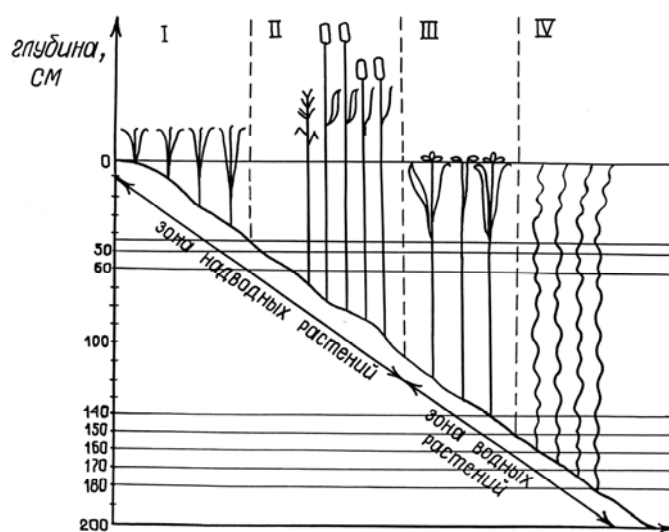


Рис. 15. Обобщенный экологический ряд водной растительности

I – пояс надводных растений кратковременного затопления; *II* – пояс надводных растений длительного затопления; *III* – пояс укореняющихся растений с плавающими листьями; *IV* – пояс укореняющихся растений, погруженных в воду.

Признаки неустойчивости являются результатом совокупного действия эндогенных и экзогенных факторов, тормозящих эти процессы (неустойчивость водного режима, интенсивное ветро-волновое и антропогенное воздействие и др.) и выражаются в циклических сезонных и разногодичных изменениях растительных сообществ – *флуктуациях*. Изучение динамических явлений достигается благодаря мониторингу экосистем посредством прокладывания экологических профилей, многолетних визуальных наблюдений

виде схемы экологических рядов, на которую наносятся условные обозначения доминирующих видов на уровне формаций или ассоциаций (рис. 17, 18). При этом названия ассоциаций даются по видам, господствующим в фитоценозе, – эдификаторам, субэдификаторам или доминантам одного или нескольких ярусов, например: сообщество рогозово-тростниковое с ряской малой; ассоциация тростника с рогозом и ряской малой.

Существует два способа составления латинских названий ассоциаций:

1. Если ассимиляция состоит из доминирующего вида и второстепенного вида, то указывают родовое название содоминанта и полное название ценозообразователя, или эдификатора, с добавлением к существительным окончания “*etum*”, например: *Nuphar-to-Typhetum angustifoliae* (асс. рогоза узколистного с кубышкой). Если ассоциация складывается только одним видом, то при составлении ее названия берется родовое название растения (корень) с окончанием “*etum*” и к нему прибавляется его видовое название, например, асс. *Phragmitetum australis* (ассоциация тростниковая), или асс. *Phragmitetum australis purum* (асс. тростника южного чистая). Нередко в образовании фитоценоза наряду с эдификатором участвуют другие экологически разнородные виды, тогда, к примеру, асс. разнотравно-рогозовая будет называться так: *Heteroherboso-Typhetum angustifoliae*.

2. Название ассоциации состоит из полных наименований (рода и вида) доминирующих видов. Доминанты одного яруса соединяются знаком “+”, а разных ярусов – знаком “-”, при этом эдификатор всегда стоит на первом месте: асс. *Typha angustifolia + Scirpus lacustris – Nuphar lutea* (асс. рогоза узколистного с камышом озерным и кубышкой желтой). Недостатками этого способа является то, что названия ассоциаций получаются длинными, а также в случае одноярусных сообществ (асс. *Phragmites australis*) отмечается совпадение названия таксонов растительности и флоры, поэтому названия видовых таксонов всегда принято выделять курсивом, в отличие от названий ассоциаций.

Следует заметить, что при любом способе составления наименования в тексте латинские названия ассоциаций никогда не выделяют курсивом.

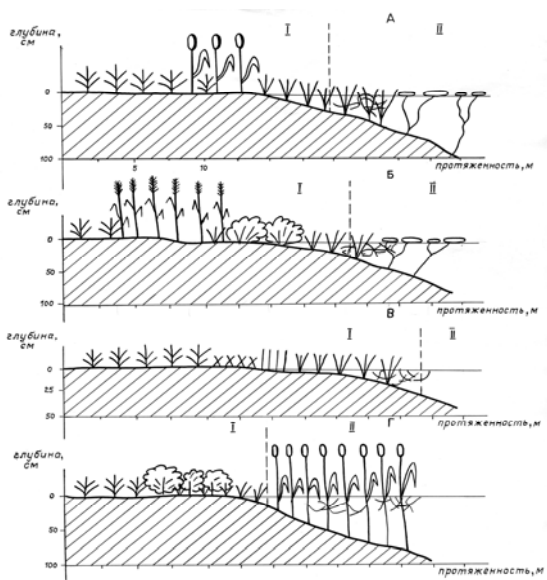
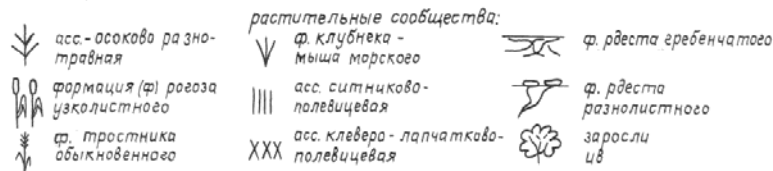


Рис. 17. Схемы экологических рядов растительности Черновского водохранилища

Условные обозначения: I – зона временного затопления; II – зона длительного и постоянного затопления; А–Г – экологические профили, соответствуют их положению на рис. 16.



По отношению сообществ в экологических рядах можно судить о направлении смен растительного покрова в разные периоды времени – от формирования первичных сообществ до направленных смены фитоценозов. Так, согласно исследованиям В.Г. Папченкова [2001], на начальном этапе зарастания прибрежных мелководий русла реки Сок (левобереженный приток в среднем течении р. Волги, профиль А, рис. 18) это короткие (неполночленные), чистые заросли, представленные двувидами контактными сообществами или мало видовыми монодоминантными ценозами (сообщества левого берега: *Potametum lucentis* → *Potameto lucentis-Nupharetum luteae* → *Nupharetum luteae* (погруженный вариант); правого берега – *Phragmitetum australis* → *Nupharetum luteae*).

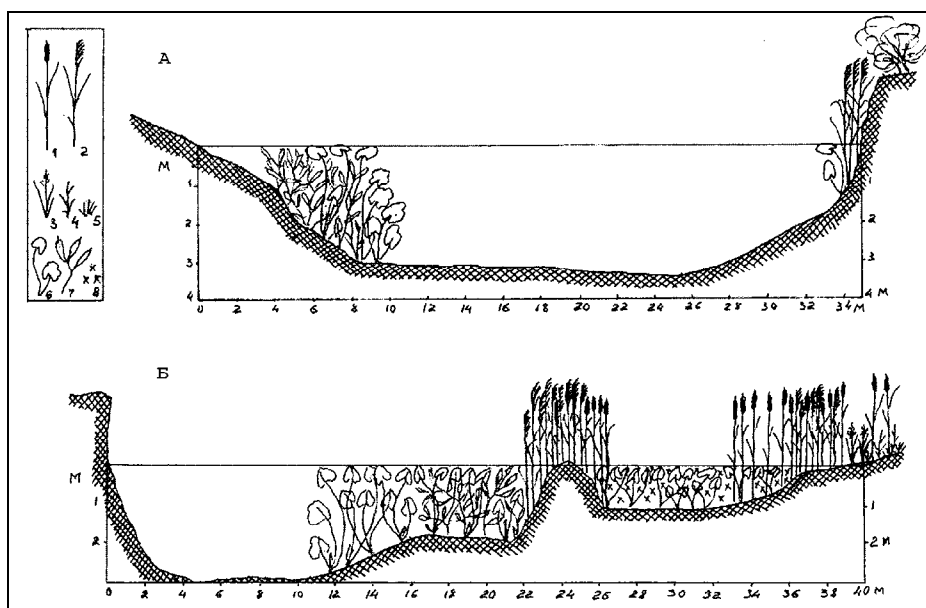


Рис. 18. Экологические профили на р. Сок [по: Папченков, 2001].

1 – рогоз узколистный, 2 – тростник южный, 3 – ежеголовник прямой, 4 – разнотравье, 5 – осоки, 6 – кубышка жёлтая (плавающий и погруженный лист), 7 – рдест блестящий, 8 – роголистник тёмно-зелёный.

На профиле Б экологический ряд сформирован многовидовыми сообществами, он иллюстрирует фазу направленных смен фитоценозов (*Heteroherboso-Typhetum angustifoliae* → *Sparganietum erecti* → *Typheto angustifoliae-Phragmitetum australis* → *Typhetum angustifoliae* → *Ceratophyllo-Nupharetum luteae* → *Nuphareto-Typhetum angustifoliae* → *Phragmitetum australis* → *Potameto lucentis-Nupharetum luteae* → *Nupharetum luteae*).

Метод экологических рядов применяется для изучения флуктуаций фитоценозов, т.е. их разногодичной изменчивости. Среди известных типов флуктуаций (экологических, фитоциклических, антропогенных, зоогенных, фитопаразитных [Роботнов, 1978]) на водных объектах чаще всего встречаются два первых типа цикличности [Папченков, 2006]. По степени выраженности флуктуаций в динамике прибрежно-водных сообществ различают малозаметные скрытые; краткосрочные, осцилляторные (проявляются

в 1–2-летних изменениях структурных и продукционных компонентов) и дигрессионно-демутационные, продолжительностью 3–10 лет.

Описанные визуальные методы изучения растительности наиболее пригодны для небольших водоемов. На крупных водоемах оценить зарастание можно лишь при отсутствии на них слишком обширных площадей высокотравных гелофитов, недоступных к глазомерному охвату с лодки. В этих случаях незаменимы аэрометоды и геоинформационный метод (космическая съемка).

Аэрометоды незаменимы при изучении распределения обширных зарослей акваторий крупных озер, водохранилищ, лиманов. Часто аэрофотосъемка используется при картировании и рекогносцировочных исследованиях, перед планированием основных маршрутов или мест стационарной работы. Аэровизуальные наблюдения позволяют выделять формации гидрофитов. С воздуха хорошо видны закономерности распределения сообществ макрофитов по всей площади акватории (поясное или мозаичное распространение), границы формаций и структура зарослей. Аэрометоды удобны для выявления общих контуров зарослей относительно всей акватории, знание о которых необходимо при составлении картосхемы зарастания литоральной зоны озер. Их дальнейшая обработка позволяет вычислить площади, занятые макрофитами. Благодаря облету с помощью самолета намечаются типичные ключевые участки для более детального изучения и описания группировок макрофитов с лодок. Кроме того, облеты дают возможность установить морфологические особенности береговой линии и степень антропогенного влияния на водную растительность. Например, перед изучением Ладожского и Онежского озер на катерах и моторных лодках на самолетах ЯК-12, обладавших небольшой скоростью и небольшой минимально допустимой высотой полета, проводились аэровизуальные наблюдения и аэрофотосъемка [Распопов, 1962, 1965]. Хорошая маневренность самолета и возможность широкого обзора объекта исследования из его кабины позволяют проводить подробное картирование группировок и, при необходимости, их фотографирование. Облеты крупных северо-западных озер России (Кубенского, Воже, Лача, Белого и Ильмень) осуществлялись на самолетах АН-2 [Распопов, 1985]. Удобен для аэровизуальных гидробиотических наблюдений и вертолет, который может зависать над интересующим исследователя объектом, что позволяет детально рассмотреть особенности водной растительности в данном месте.

Геоинформационный метод исследования растительного покрова водоемов применяется с помощью дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ) из космоса. Преимущество метода в том, что он позволяет собирать, хранить, распространять и анализировать пространственно-распределенную информацию, вести мониторинг и моделировать, а значит, и прогнозировать процессы и явления. Для осознанного выбора источников космической информации исследователь должен иметь представление об основных характеристиках существующих на настоящий момент систем ДЗЗ, а также об отражательных и излучательных параметрах исследуемых объектов в различных частях спектра. Наиболее значимыми, с точки зрения ДЗЗ, являются следующие параметры: пространственное разрешение, полоса обзора, диапазон принимаемых частот, а также временные параметры – степень оперативности и регулярности съемки. Выбор рабочего диапазона определяется объектом исследования. Под временными параметрами обычно понимают оперативность и регулярность съемки. Параметры для основных «открытых» систем ДЗЗ доступны на коммерческой или бесплатной основе. Следует заметить, что оценка дифференциации акваторий, занятых гелофитными (надводными) группировками водного и болотного типов растительности, и степень зарастания озер удается при совмещении полевых методов и глазомерного дешифрирования космических снимков. Опыт использования материалов космической съемки при изучении растительного покрова озер Омской области (Ик, Салтаим и Тенис) показал, что он многократно повышает точность оценки пространственного размещения и некоторых количественных

характеристик различных составляющих компонентов водной растительности на ценоотическом и гиперценоотическом уровнях [Свириденко, Дмитриева, Дмитриев, 2006].

К сожалению, аэрометоды и геоинформационный метод не всегда доступны из-за высокой стоимости съемки и дешифровки полученных снимков. Кроме того, они нуждаются в проведении экспедиций для идентификации отснятых контуров на местности. Другим существенным недостатком названных методов является то, что с их помощью распознаются не все сообщества погруженных растений, они не позволяют отличить чистые заросли высокотравных гелофитов от многоярусных фитоценозов с доминированием этих же видов. Этот метод непригоден для картирования малых и средних рек и небольших водоемов с мозаичной растительностью, часто скрытой за пойменными лесами.

Подводные работы с помощью легководолазного снаряжения и аквалангов применяются при гидрботаническом изучении глубоководных экосистем. Они позволяют уточнить видовой состав глубоководных фитоценозов, выявить характер распределения гидрофитов по площади, установить экологические особенности некоторых растений [Распопов, 1962]. Установлено, что при исследованиях под водой за один час при глубине распространения растений до 7–8 м можно обследовать около 2000 м² площади. Данные подводного учета качественного и количественного состава фитоценозов точнее, чем поверхностного. Большое значение приобретают подводные работы при проведении продукционных исследований, так как позволяют полностью собрать фитомассу всех групп макрофитов (в особенности придонных) с пробной площади даже на глубинах более 2 м, что практически невозможно сделать другими инструментами для сбора фитомассы водных растений.

В перспективе при изучении растительности водных экосистем желательно интегрированное использование визуальных и инструментальных полевых методов в сочетании с современными геоинформационными технологиями, однако это потребует дополнительных средств и профессиональной подготовки исследователей, а также тесного научного сотрудничества с учеными других специальностей.

Резюме

Заращение водоемов может изучаться в двух аспектах: для характеристики состояния растительного покрова водных объектов на современном этапе; для описания динамики процессов формирования растительности.

Состояние зарастания водных экосистем в данный момент времени характеризуют такие показатели, как флористический состав растительности, интенсивность и степень зарастания, тип зарастания. Изучают эти показатели с помощью частных методов: закладки пробных площадей для описания фитоценозов, визуального наблюдения, картирования и т.д.

Исследование динамических явлений достигается благодаря мониторингу экосистем посредством прокладывания экологических профилей, многолетних визуальных наблюдений на стационарных участках, изучению сезонных изменений фитопродукции.

В перспективе при изучении растительности водных экосистем желательно интегрированное использование разнообразных методов.

Рекомендуемая литература

Основная

Бобров А.А., Чемерис Е.В. Изучение растительного покрова ручьев и рек: методика, приемы, сложности // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидробиотаника 2005». – Рыбинск, 2006. С. 181–203.

Воронов А.Г. Геоботаника. – М., 1973.

Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. – Л., 1981.

Корелякова И.Л. Растительность Кременчугского водохранилища. – Киев, 1977.

Работнов Т.А. Фитоценология. – М., 1978.

Распопов И.М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. – Л., 1985.

Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. – Ярославль, 2001.

Шенников А.П. Введение в геоботанику. – Л., 1964.

Дополнительная

Папченков В.Г. Зарастание рек Среднего Поволжья и связь его с условиями среды // Экология, 1985. № 3. С. 20–27.

Папченков В.Г. Картирование растительного покрова водоемов и водотоков // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидробиотаника 2005». – Рыбинск, 2006. С. 135–142.

Папченков В.Г. О закономерностях зарастания водотоков и водоемов и продукции водных растений // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидробиотаника 2005». – Рыбинск, 2006. С. 143–152.

Распопов И.М. О применении водолазной аппаратуры при изучении высшей водной растительности заливов северной Ладоги // Биология внутренних водоемов Прибалтики. Петрозаводск, 1962. С. 241–244.

Распопов И.М. Аэровизуальные наблюдения над зарастанием литорали Онежского озера // Предварительные результаты работ комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера. – Петрозаводск. Карельское кн. издательство. 1965. Вып. 1. С. 20–21.

Свириденко Б.Ф., Дмитриев В.В., Дмитриев А.В. Возможности использования материалов космической съемки для изучения водной и болотной растительности в озерах Омской области (на примере Ик-Салтаим-Тенисской озерно-речной системы) // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидробиотаника 2005». – Рыбинск, 2006. С. 167–180.

Соловьева В.В. Структура и динамика растительного покрова экотонов природно-технических водоемов. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Тольятти, 2008.

Контрольные вопросы

1. Перечислите общие методы изучения растительности.
2. В чем заключается метод закладки пробных площадей?
3. Какие ярусы выделяют при изучении водной растительности?
4. В чем заключаются особенности изучения растительности рек от водоемов?
5. Каковы показатели фитомассы для слабозарастающих и сильнозарастающих водоемов согласно шкалы интенсивности зарастания В.Г. Папченкова [1985]?
6. Какие типы зарастания растительных сообществ выделяют при изучении водоемов и водотоков?
7. В каких случаях при изучении растительности применяют метод экологических рядов?

8. Каковы сложности в использовании геоинформационных методов исследования растительного покрова с помощью зондирования Земли из космоса?

2.2. Методы классификации растительности

*Лишь иерархическая упорядоченность мира
позволяет обозреть все многообразие.*

Б.С. Флейшман

Основная идея

Классификация нередко выступает как самоцель.
Но это прежде всего средство хранения
и поиска информации об объектах классификации.

В.И. Василевич

Смысловые связи

Методы классификации – классификация эколого-флористическая – классификация эколого-фитоценотическая – в связи с низкой видовой насыщенностью сообществ водных растений, синтаксоны, выделенные по флористическому принципу, по существу перерастают в эколого-фитоценотическую систему – доминантная система синтаксонов наиболее физиономична, удобна для картирования и мониторинга.



Ключевые слова

Растительность, континуум, дискретность, доминант, детерминант, классификация, синтаксон, ассоциация, формация, группа формаций, класс формаций, группа классов формаций, тип растительности.

После открытия принципа экологической индивидуальности видов растений Л.Г. Раменского и Г. Глизона и принципа многомерного варьирования растительности Л.Г. Раменского некоторые ученые стали отрицать возможность классификации растений, так как она противоречит природе непрерывности растительности, где изначально не могло быть заложено никаких классов. Но со временем было общепризнано, что без классификации не могут развиваться ни наука о растительности, ни практика рационального использования и охраны растительных ресурсов [Ипатов, Кирикова, 1997]. Парадигма современной науки о растительности – «это континуальный взгляд на природу всех элементов растительности (от популяции до фитосферы) и прагматический редукционизм, т. е. сведение континуальных явлений к системе дискретных единиц» [Миркин, Наумова, 1998, с. 12], которые определяются использованием того или иного метода классификации, необходимого для систематизации информации. В качестве основной единицы растительного покрова принята ассоциация, под которой

в соответствии с решением III Международного ботанического конгресса в Брюсселе понимается объединение растительных сообществ с общей флористической композицией, отражающей сходство условий среды [Миркин, Розенберг, 1983].

В последние годы наибольшего развития получило два метода классификации растительных сообществ: эколого-флористический (метод Браун-Бланке) и эколого-фитоценологический (доминантный). В каждой из этих классификационных систем выделяются иерархические единицы: в первой – класс, порядок, подсоюз, ассоциация, субассоциация, вариант, фация (табл. 10); во второй – тип растительности, группа классов, класс формаций, группа формаций; формация, ассоциация. При этом способы выделения ассоциаций различны. В одних случаях фитоценозы выделяются как объективно существующие единицы (метод Браун-Бланке), имеющие общность экологических и географических условий, в других – условно.

При *эколого-флористической классификации* основными диагностическими критериями выделения синтаксонов на всех уровнях (исключая низший) являются флористические критерии [Миркин, Розенберг, 1983]. Каждый синтаксон имеет группу характерных, диагностических или, по крайней мере, дифференциальных видов. В эколого-флористической классификации выработана интуитивно-статистическая процедура обработки описаний с использованием метода фитоценологических таблиц. Новые синтаксоны публикуются строго в соответствии с разработанными номенклатурными правилами с указанием приоритета их описания [Миркин, Наумова, Соломещ, 2001].

Таблица 10

Номенклатура синтаксонов эколого-флористической классификации

Синтаксономический ранг	Окончание	
Класс	-etea	Potametea Klika in Klika et Novak, 1947
Порядок	-etalia	Potametalia W. Koch, 1926
Союз	-ion	Potamion (W. Koch, 1926) Oderd., 1957
Подсоюз	-enion	(выделяется редко)
Ассоциация	-etum	Potametum lucentis Hueck, 1931
Субассоциация	-etosum	(выделяется редко)
Вариант		(выделяется редко)
Фация	-osum	(выделяется редко)

В качестве примера эколого-флористической классификационной системы введем список высших единиц водной и прибрежно-водной растительности России [Миркин, Наумова, Соломещ, 2001].

Классы и порядки водной и прибрежно-водной растительности России в эколого-флористической классификационной системе

LEMNETEA R.Тх. 1955 – сообщества свободно плавающих на поверхности и в толще воды неукореняющихся растений (плейстофитов). *Д. в. (диагностические виды) – Hydrocharis morsus-ranae, Lemna minor, L. trisulca, Salvinia natans, Spirodela polyrhiza.*

Lemnetalia R.Тх. 1955 – сообщества мелких плейстофитов. *Д.в. – Lemna minor, L. trisulca, L.gibba, Spirodela polyrhiza, Riccia fluitans.*

Hydrocharitetalia Rubel 1933 – сообщества более крупных плейстофитов. *Д.в. – Ceratophyllum demersum, Hydrocharis morsus-ranae, Stratiotes aloides.*

Lemno-Utricularietalia Passarge 1978 – плавающие в толще воды сообщества пузырчаток. *Д.в. – Utricularia vulgaris, U. minor.*

CHARETEA FRAGILIS Fukarek ex Krausch 1964 - сообщества харовых водорослей. Д. в. – *Chara aculeolata*, *Ch. deliculata*, *Ch. fragilis*, *Ch. tomentosa*, *Nitella hyalina*, *N. graceless*, *Nitellopsis obtusa*.

Charetalia hispidae Sauer ex Krausch 1964 – сообщества богатых кальцием вод с доминированием харовых водорослей. Д. в. – *Chara tomentosa*, *Ch. contraria*, *Ch. rudis*, *Ch. crinita*, *Ch. intermedia*, *Ch. ceratophylla*.

Nitelletalia flexilis Krause 1969 – сообщества более бедных кислых вод с доминированием водорослей родов *Nitella* и *Chara*. Д. в. – *Nitella flexilis*, *N. hyalina*, *N. gracilis*.

POTAMETEА Klika in Klika et Novak 1941 – сообщества прикрепленных ко дну растений с плавающими на поверхности или погруженными в толщу воды листьями (гидатофитов). Д. в. – *Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*, *Potamogeton compressus*, *P. lucens*, *P. perfoliatus*.

Potametalia Koch 1926 – сообщества укореняющихся водных растений с погруженными или плавающими на поверхности воды листьями. Д. в. порядка = Д. в. класса.

Callitricho-Batrachietalia Passarge 1978 – сообщества мелких водоемов с доминированием видов родов *Batrachium* и *Callitriche*. Д. в. – *Batrachium circinatum*, *B. trichophyllum*, *Callitriche cophocarpa*, *C. hermaphroditica*.

UTRICULARIETEА INTERMEDIO-MINORIS Pietsch 1965 – пузырчатково-моховые сообщества дистрофных вод, обычно в мочажинах и озерах на верховых и переходных болотах. Д. в. – *Utricularia intermedia*, *U. minor*, *Scorpidium scorpidioides*, *Sparganium emersum*, *S. minimum*, *Pseudocalliergon trifarium*.

Utricularietalia intermedio-minoris Pietsch 1965. Д. в. порядка = Д. в. класса.

PHRAGMITI-MAGNOCARICETEА Klika in Klika et Novak 1941 – водные и околоводные сообщества прикрепленных ко дну и возвышающихся над водой растений (гелофитов). Д. в. – *Alisma plantago-aquatica*, *Cladium mariscus*, *Equisetum fluviatile*, *Galium palustre*, *Lycopus europaeus*, *Lythrum salicaria*, *Phragmites australis*, *Polygonum amphibium*, *Rorippa amphibia*, *Rumex hydrolapathum*, *Scutellaria galericulata*, *Sium latifolium*, *Stachys palustris*.

Phragmitetalia Koch 1926 – сообщества достаточно глубоководных водоемов со стоячей или медленно текущей водой. Д. в. – *Butomus umbellatus*, *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, *Scirpus lacustris*, *Sparganium erectum*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia*.

Magnocaricetalia Pignatti 1953 – крупноосоковые сообщества на торфянистых почвах болотистой местности, по берегам рек и озер. Д. в. – *Carex acuta*, *C. acutiformis*, *C. riparia*, *C. rostrata*, *C. vesicaria*, *Galium palustre*, *Mentha arvensis*, *Phalaroides arundinacea*, *Poa palustris*, *Scutellaria galericulata*.

Nasturtio-Glycerietalia Pignatti 1953 – сообщества с доминированием мелких злаков рода *Glyceria* по берегам ручьев. Д. в. – *Glyceria fluitans*, *G. plicata*, *Veronica anagallis-aquatica*, *V. beccabunga*.

Oenanthetalia aquaticae Hejny in Kopecky et Hejny 1965 – прибрежные сообщества стоячих водоемов с илистым дном. Д. в. – *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Eleocharis palustris*, *Hippuris vulgaris*, *Oenanthe aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium emersum*.

Bolboschoenetalia maritimum Hejny in Holub et al. 1967 – сообщества водоемов с солоноватой водой, а также засоленных периодически переувлажняемых почв. Д. в. – *Bolboschoenus maritimum*, *Scirpus tabernaemontani*.

LITTORELLETEA R.Tx. 1947 – произрастающие под водой сообщества мелководных пресноводных озер на песчаных, галечниковых или торфянистых субстратах. Д. в. – *Callitriche palustris*, *Elatine hydropiper*, *E. triandra*, *Eleocharis acicularis*, *Juncus bulbosus*, *Littorella uniflora*, *Pilularia globulifera*, *Ranunculus flammula*.

Littorelletalia Koch ex R.Tx 1937. Д. в. порядка = Д. в. класса.

ISOETO-NANOJUNCETEA Br. – Bl. et R.Tx. ex Westhoff et al. 1946 – сообщества эфемерных растений на песчано-илистых отмелях и пересыхающих участках дна пресноводных водоемов. Д. в. – *Limosella aquatica*, *Cyperus fuscus*, *Juncus bufonius*, *J. nastanthus*, *Gnaphalium uliginosum*, *Alisma lanceolatum*, *Peplis portula*, *Pulicaria vulgaris*, *Psammophiliella muralis*, *Plantago major ssp. intermedia*, *Potentilla supina*, *Riccia cavernosa*.

Nanocyperetalia Klika 1935. Д. в. порядка = Д. в. класса.

EQUISETETEA ARVENSIS Mirkin et Naumova in Kononov et al. 1989 – монодоминантные сообщества хвоща на прибрежных отложениях песка в поймах рек Сибири и Дальнего Востока. Д. в. – *Equisetum arvense (dom.)*.

Equisetetalia arvensis Mirkin et Naumova in Kononov et al. 1989. Д. в. порядка = Д. в. класса.

К сожалению, эколого-флористическая классификация, широко используемая в Западной Европе и нашедшая немало приверженцев в России, при работе с водной растительностью дает слишком общую картину и не отражает ряда особенностей растительного покрова водоемов. Флористические классификации водных сообществ в настоящее время разработаны для территории Украины, Башкирии, бассейна р. Вятки, Волжского бассейна и др. У данного подхода есть как преимущества, так и недостатки [Папченков, 2003; Василевич, 2003, 2006; Миркин и др., 2004]. Нередко в связи с низкой видовой насыщенностью сообществ водных макрофитов синтаксоны, выделенные по флористическому принципу, по существу перерастают в эколого-фитоценологическую или доминантную систему.

При доминантном подходе в основу выделения ассоциаций положено наличие тех или иных преобладающих видов, в том числе видов-эдификаторов, определяющих основные черты структуры сообщества и создающие в нем специфические условия среды. В эколого-фитоценологической классификации растительности выделяемые таксоны обосновываются не только соотношением обилия видов, но и связью с оптимальными экологическими условиями ценозообразователей [Марков, 1955; Миркин, 1965, 1968]. Эта связь настолько прочна и постоянна, что выделяемые фитоценозы при достаточном навыке и опыте геоботанических исследований легко распознаются по присутствию этих видов. Доминантная система синтаксонов наиболее физиономична, поэтому выделение ассоциаций или других единиц классификации по доминантным видам удобно, они легко распознаются в поле. Их можно картировать, достаточно точно проводить границы между ними на местности, относительно легко проследить динамику. Но нужно различать признаки, по которым выделяются единицы классификации (критерии деления), и признаки, которые являются следствием деления. Синтаксоны, полученные по признаку доминирования какого-то одного вида, только тогда заслуживают названия естественных, когда они отличаются не только по критерию деления, но имеют значительное число характеризующих их признаков (не обязательно флористических).

Все ассоциации, характеризующиеся общим доминантом-эдификатором (или, реже, парой общих эдификаторов), объединяются в одну *формацію*. Последняя может объединять и сообщества сходных по экологии близкородственных таксонов.

К одной *группе* относятся *формації*, в сообществах которых эдификаторы принадлежат к одной и той же экогруппе макрофитов.

В один *класс формацій* объединяются фитоценозы с эдификаторами одного экотипа.

В группу классов формаций входят сообщества с эдификаторами одной группы экотипов.

Все синтаксоны растительного покрова водоемов и водотоков относятся к одному типу – *водной растительности*. Однако необходимо отметить, что выделение ассоциаций только на доминантной основе во многом механистично и применение этого принципа в чистом виде ставит в один ряд реально существующие типы сообществ и их погодичные и даже сезонные вариации [Папченков, 2003].

Доминантно-детерминантный подход позволяет избежать этого, поскольку при его использовании основное внимание уделяется не только растениям, представленным наибольшим числом или большой величиной их проективного покрытия (последнее экологически более важно), но и видам, определяющим структуру и экологическую сущность сообщества, маркирующим его; эти виды ставятся в основу названия ассоциации. Так, фитоценоз, состоящее из рогоза узколистного с 10–20-% проективным покрытием и сплошного ковра рясок будет не рясковым с рогозом, а рогозовым с ряской, поскольку именно рогоз структурирует данный ценоз и определяет его суть. И в целом название дву-многоярусных водных сообществ дается прежде всего с учетом растений, образующих самый верхний ярус. «Нередко встречаются переходные сообщества, в которых верхний ярус представлен единичными экземплярами макрофитов, еще только начинающих проникать в существовавший ранее без них фитоценоз; либо ситуации, когда явным эдификатором является доминант не верхнего, а ниже расположенного яруса. Поскольку одним из наиболее важных признаков природных сообществ является их продуктивность, то такие переходные фитоценозы, наверное, логичнее относить к формации вида, наиболее обильного в этом ценозе и чаще всего дающего в нем максимальную биомассу» [Папченков, 2001, с. 112–113]. Из приведенного примера следует, что под термином «детерминант» в данном случае понимается и эдификатор и индикатор условий среды.

Преимуществом доминантно-детерминантного подхода является то, что он позволяет классифицировать сообщества, четко отражая их зональное распределение, зависящее от глубины воды, которое, в свою очередь, являет собой сукцессионный ряд ценозов, сменяющих друг друга в процессе зарастания водоема.

Доминантно-детерминантный метод во многом сходен с *доминантно-флористическим подходом* к выделению ассоциаций, предложенным как компромисс между полностью субъективными методами классификации и методами количественной классификации.

Указанные выше доминантно-детерминантные принципы были использованы В.Г. Папченковым [2001] при изучении растительного покрова водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ученым выделено 142 ассоциации, относящиеся к 50 формациям.

Классификационная система растительности водоемов и водотоков бассейна Средней Волги

Тип. Водная растительность – *Aquiphytosa*

А. Группа классов и I. Класс формаций. Настоящая водная (гидрофитная) растительность – *Aquiphytosa genuina*.

1. Группа формаций макроводорослей и водных мхов –
Aquiphytosa macroalgacea et muscosa.

1. *Формация харовых водорослей* – *Charophyteta*.

Ассоциации: 1) *Charetum asperae*, 2) *Charetum fragilis*, 3) *Charetum hispidae*, 4) *Charetum tomentosae*, 5) *Charetum vulgaris*, 6) *Nitellopsidetum obtusa*, 7) *Nitelletum hyalinae*, 8) *Nitelletum opaca*.

2. *Формация фонтиналиса противопожарного* — *Fontinalieta antipyreticae*.

- Ассоциация: 9) *Fontinalietum antipyreticae*.
2. Группа формаций гидрофитов, свободно плавающих в толще воды, –
– *Aquiherbosa genuina demersa natans*.
3. *Формация ряски трехдольной* – *Lemneta trisulcae*.
- Ассоциация: 10) *Lemnetum trisulcae*.
4. *Формация роголистника темно-зеленого* – *Ceratophylleta demersi*.
- Ассоциации: 11) *Ceratophylletum demersi*, 12) *Lemno-Ceratophylletum demersi*, 13) *Hydrocharito-Ceratophylletum demersi*, 14) *Hydroherboso-Ceratophylletum demersi*.
5. *Формация пузырчатки обыкновенной* – *Utricularieta vulgaris*.
- Ассоциации: 15) *Utricularietum vulgaris*, 16) *Lemno-Utricularietum vulgaris*.
3. Группа формаций погруженных укореняющихся гидрофитов –
– *Aquiherbosa genuina submersa radicans*.
6. *Формация рдеста блестящего* – *Potameta lucentis*.
- Ассоциации: 17) *Potametum lucentis*, 18) *Lemno-Potametum lucentis*, 19) *Ceratophyllo-Potametum lucentis*, 20) *Charophyto-Potametum lucentis*, 21) *Agrostio stoloniferae-Potametum lucentis*.
7. *Формация рдеста длиннейшего* – *Potameta praelongi*.
- Ассоциация: 22) *Potametum praelongi*, 23) *Charophyto-Potametum praelongi*.
8. *Формация рдеста Бабингтона* – *Potameta babingtonii*.
- Ассоциация: 24) *Potametum babingtonii*.
9. *Формация рдеста пронзеннолистного* – *Potameta perfoliati*.
- Ассоциации: 25) *Potametum perfoliati*, 26) *Lemno-Potametum perfoliati*, 27) *Ceratophyllo-Potametum perfoliati*, 28) *Myriophyllo-Potametum perfoliati*, 29) *Potametum lucentis-perfoliati*, 30) *Potametum pectinati-perfoliati*.
10. *Формация рдеста курчавого* – *Potameta crispi*.
- Ассоциация: 31) *Potametum crispi*.
11. *Формация рдеста гребенчатого* – *Potameta pectinati*.
- Ассоциации: 32) *Potametum pectinati*, 33) *Lemno-Potametum pectinati*, 34) *Potametum compressi-pectinati*.
12. *Формация мелколистных рдестов* – *Potameta pusilli*.
- Ассоциации: 35) *Potametum berchtoldii*, 36) *Potametum pusilli*, 37) *Potametum trichoides*, 38) *Potametum friesii*, 39) *Potametum lacunati*, 40) *Potametum panormitani*.
13. *Формация рдеста остролистного* – *Potameta acutifolii*.
- Ассоциации: 41) *Potametum acutifolii*.
14. *Формация урути мутовчатой* – *Myriophylleta verticillati*.
- Ассоциация: 42) *Hydroherboso-Myriophylletum verticillati*.
15. *Формация урути колосистой* – *Myriophylleta spicati*.
- Ассоциации: 43) *Myriophylletum spicati*, 44) *Spirodelo-Myriophylletum spicati*, 45) *Charophyto-Myriophylletum spicati*.
16. *Формация шелковников* – *Batrachieta*.
- Ассоциации: 46) *Myriophyllo spicati-Batrachietum circinati*, 47) *Lemno-Batrachietum divaricati*, 48) *Batrachietum kauffmannii*, 49) *Batrachietum trichophylli*.
17. *Формация элодеи канадской* – *Elodeeta canadensis*.
- Ассоциации: 50) *Elodeetum canadensis*, 51) *Lemno-Elodeetum canadensis*, 52) *Ceratophyllo-Elodeetum canadensis*.
18. *Формация телореза алоэвидного* – *Stratioteta aloidis*.
- Ассоциации: 53) *Stratiotetum aloidis*, 54) *Lemno-Stratiotetum aloidis*, 55) *Hydroherboso-Stratiotetum aloidis*.
4. Группа формаций укореняющихся гидрофитов с плавающими на воде листьями
– *Aquiherbosa genuina radicans foliis natantibus*.
19. *Формация водяного ореха плавающего* – *Trapaeta natantis*.

Ассоциации: 56) *Trapetum natantis*, 57) *Lemno-Trapetum natantis*, 58) *Stratioto-Trapetum natantis*.

20. *Формация горца земноводного* – *Persicarieta amphibii*.

Ассоциации: 59) *Persicarietum amphibii*, 60) *Potameto-Persicarietum amphibii*, 61) *Lemno-Persicarietum amphibii*.

21. *Формация кубышки желтой* – *Nupharetum luteae*.

Ассоциации: 62) *Nupharetum luteae*, 63) *Lemno-Nupharetum luteae*, 64) *Ceratophyllo-Nupharetum luteae*, 65) *Utriculo-Nupharetum luteae*, 66) *Stratioto-Nupharetum luteae*, 67) *Myriophyllo spicati-Nupharetum luteae*, 68) *Potameto lucentis-Nupharetum luteae*, 69) *Potameto pectinati-Nupharetum luteae*, 70) *Potameto natanti-Nupharetum luteae*, 71) *Nyphaeto-Nupharetum luteae*, 72) *Butomo-Nupharetum luteae*, 73) *Sagittarietum-Nupharetum luteae*, 74) *Sparganietum emersi-Nupharetum luteae*.

22. *Формация кубышки Спеннера* – *Nupharetum spenneriana*.

Ассоциация: 75) *Nupharetum spenneriana*.

23. *Формация кувшинки чисто-белой* – *Nymphaeeta candida*.

Ассоциации: 76) *Nymphaeetum candida*, 77) *Ceratophyllo-Nymphaeetum candida*, 78) *Potameto lucentis-Nymphaeetum candida*.

24. *Формация рдеста альпийского* – *Potameta alpini*.

Ассоциация: 79) *Potameta alpini*.

25. *Формация рдеста двуморфного* – *Potameta biformis*.

Ассоциация: 80) *Potametum biformis*.

26. *Формация рдеста плавающего* – *Potameta natantis*.

Ассоциация: 81) *Potametum natantis*.

27. *Формация рдеста узловатого* – *Potameta nodosi*.

Ассоциация: 82) *Potameta nodosi*.

5. Группа формаций гидрофитов, свободно плавающих на поверхности воды,
– *Aquiherbosa genuina natans*.

28. *Формация ряски горбатой* – *Lemneta gibbae*.

Ассоциация: 83) *Lemnetum gibbae*.

29. *Формация ряски маленькой и многокоренника* – *Lemno minori-Spirodeleta*.

Ассоциация: 84) *Lemno minori-Spirodeletum*.

30. *Формация водокраса лягушачьего* – *Hydrochaieta morsus-ranae*.

Ассоциация: 85) *Lemno-Hydrochaietum morsus-ranae*.

31. *Формация сальвинии плавающей* – *Salvinieta natantis*.

Ассоциация: 86) *Lemno-Salvinietum natantis*.

Б. Группа классов. Прибрежно-водная растительность – *Aquiherbosa vadosa*.

II. Класс формаций. Воздушно-водная (гелофитная) растительность
– *Aquiherbosa helophyta*.

6. Группа формаций низкотравных гелофитов – *Aquiherbosa helophyta humilis*.

32. *Формация частухи подорожниковой* – *Alismateta plantago-aquaticae*.

Ассоциация: 87) *Alismatetum plantago-aquaticae*.

33. *Формация сусака зонтичного* – *Butometum umbellati*.

Ассоциации: 88) *Butometum umbellati*, 89) *Lemno-Butometum umbellati*, 90) *Sparganietum emersi-Butometum umbellati*, 91) *Heteroherboso-Butometum umbellati*.

34. *Формация стрелолыста обыкновенного* – *Sagittarieta sagittifoliae*.

Ассоциации: 92) *Sagittarietum sagittifoliae*, 93) *Potameto-Sagittarietum sagittifoliae*, 94) *Butomo-Sagittarietum sagittifoliae*, 95) *Heteroherboso-Sagittarietum sagittifoliae*.

35. *Формация ежеголовника всплывшего* – *Sparganieta emersi*.

Ассоциации: 96) *Sparganietum emersi*, 97) *Hydroherboso-Sparganietum emersi*.

36. *Формация ежеголовника прямого* – *Sparganieta erecti*.

Ассоциации: 98) Sparganietum erecti, 99) Lemno-Sparganietum erecti, 100) Hydroherboso-Sparganietum erecti, 101) Agrostio stoloniferae-Sparganietum erecti.

37. *Формация хвоща приречного* – Equiseteta fluviatilis.

Ассоциации: 102) Equisetetum fluviatilis, 103) Hydroherboso-Equisetetum fluviatilis, 104) Heteroherboso-Equisetetum fluviatilis.

7. Группа формаций высокотравных гелофитов – Aquiherbosa helophyta procera.

38. *Формация камыша озерного* – Scirpeta lacustris.

Ассоциации: 105) Scirpetum lacustris, 106) Nuphareto-Scirpetum lacustris, 107) Heteroherboso-Scirpetum lacustris.

39. *Формация рогоза узколистного* – Typheta angustifoliae.

Ассоциации: 108) Typhetum angustifoliae, 109) Lemno-Typhetum angustifoliae, 110) Ceratophyllo-Typhetum angustifoliae, 111) Stratioto-Typhetum angustifoliae, 112) Potameto-Typhetum angustifoliae, 113) Persicarieto amphibiae-Typhetum angustifoliae, 114) Nuphareto-Typhetum angustifoliae, 115) Sparganieto erecti-Typhetum angustifoliae, 116) Typhetum latifoliae-angustifoliae, 117) Scirpeto lacustris-Typhetum angustifoliae, 118) Glycerieto max-
imae-Typhetum angustifoliae, 119) Heteroherboso-Typhetum angustifoliae.

40. *Формация рогоза широколистного* – Typheta latifoliae.

Ассоциации: 120) Typhetum latifoliae, 121) Heteroherboso-Typhetum latifoliae.

41. *Формация рогоза Лаксмана* – Typheta laxmannii.

Ассоциации: 122) Typhetum laxmannii, 123) Cariceto acutae-Typhetum laxmannii.

42. *Формация манника большого* – Glycerieta maximae.

Ассоциации: 124) Glycerietum maximae, 125) Lemno trisulcae-Glycerietum maximae, 126) Equiseto fluviatilis-Glycerietum maximae, 127) Typheto latifoliae-Glycerietum maximae.

43. *Формация тростника южного* – Phragmiteta australis.

Ассоциации: 128) Phragmitetum australis, 129) Spirodelo-Phragmitetum australis, 130) Ceratophyllo-Phragmitetum australis, 131) Nuphareto-Phragmitetum australis, 132) Equiseto fluviatilis-Phragmitetum australis, 133) Scirpeto lacustris-Phragmitetum australis, 134) Typheto angustifoliae-Phragmitetum australis.

III. Класс формаций. Гигрогелофитная растительность – Aquiherbosa hygrophelophyta.

44. *Формация осоки острой* – Cariceta acutae.

Ассоциации: 135) Caricetum acutae, 136) Equiseto fluviatilis-Caricetum acutae.

45. *Формация осоки пузырьчатой* – Cariceta vesicariae

Ассоциация: 137) Caricetum vesicariae heteroherbosa.

46. *Формация ситняга болотного* – Eleocharieta palustris.

Ассоциация: 138) Eleocharietum palustris.

47. *Формация сабельника болотного* – Comareta palustris.

Ассоциация: 139) Comaretum palustris.

48. *Формация омежника водного* – Oenantheta aquaticae.

Ассоциация: 140) Oenanthetum aquaticae.

49. *Формация жерушника земноводного* – Rorippeta amphibiae.

Ассоциация: 141) Rorippeta amphibiae.

50. *Формация полевницы побегообразующей* – Agrosteta stoloniferae.

Ассоциация: 142) Agrostetum stoloniferae.

И эколого-флористическая классификация (метод Браун-Бланке), и эколого-фитоценотическая классификация (доминантный, доминантно-детерминантный и доминантно-флористический методы) в своей основе иерархичные, включающие значительное число уровней синтаксонов. Но любая иерархическая классификация в общем

противоречит континуальной природе растительности, поэтому далека от естественной. Варьирование растительности не только непрерывно, но и многомерно, идет во многих направлениях [Раменский, 1925]. Вследствие этого любой синтаксон связан в отношении флористического состава с большим числом синтаксонов этого же ранга по разным экологическим параметрам, в условиях водоемов по отношению к воде, влажности грунта и воздуха. Поэтому мы согласны с мнением о том, что классификационная система растительности водных объектов «должна опираться на классификацию экотипов растений вод» [Папченков, 2003, с. 126]. В итоге, за конкретными таксонами эколого-фитоценотической классификации стоят данные об условиях среды фитоценозов, что придает ей большую естественность.

При выделении конкретных синтаксонов получается общая картина распределения растительности в определенный момент времени. Выбор метода – это право исследователя, который должен подходить к этому не формально, в угоду каким-либо научным тенденциям, а исходя из конкретных условий изучаемого объекта. Не всегда оправдана «мода» на использование в синтаксаномических работах не прямой многомерной ординации в связи с появлением компьютеров и стандартных программ [Миркин, Мартыненко, Наумова, 2004].

Очень серьезный недостаток многих работ по классификации растительности, независимо от используемых принципов, состоит в том, что выделяемые синтаксоны недостаточно глубоко обосновываются [Василевич, 2006]. Недостаточно перечислить доминирующие виды в каждом ярусе или указать 2–3 дифференциальных вида. Нередко при проведении доминантной классификации возводят в ранг особых синтаксонов группы сообществ, отличающиеся только соотношением обилия видов. Такие группы могут определяться лишь случайным варьированием. Формальное проведение классификации, увлечение вопросами терминологии, отсутствие сравнения единиц друг с другом, с материалами, опубликованными по другим районам, делает такую классификацию неудовлетворительной.

В условиях водных экосистем преобладают фитоценозы с явным доминированием одного вида и очень бедным видовым составом. Причина существования монодоминантных сообществ водных растений заключается в том, что у многих видов водных растений преобладает вегетативное размножение [Василевич, 2006]. В результате образуются достаточно большие по площади и плотные клоны, которые описываются как отдельные растительные сообщества. Какой вид будет доминировать в каждом конкретном месте, определяется случайностями в распространении вегетативных зачатков этих видов при заселении голого субстрата или при сукцессиях, связанных с изменениями среды. Победителем оказывается тот вид, который появляется там первым. Большое число доминирующих видов позволяет выделить значительное число ассоциаций. При этом разные ассоциации водных растений могут встречаться в одинаковых местообитаниях, и весьма высока фитоценотическая замещаемость среди водных растений, например, в условиях обсыхающих мелководий водохранилищ с переменным уровнем затопления [Папченков, 2001]. Фитоценотическая замещаемость изучена слабо. Это понятие ввел Б.М. Миркин [1968]. Фитоценотически замещающие виды доминируют в одинаковых условиях среды, оказывают равное средообразующее воздействие и поэтому имеют одинаковый набор спутников. Вследствие экологической индивидуальности видов замещаемость имеет место лишь в области перекрывания фитоценотических оптимумов [Василевич, 2010].

Приверженность исследователей тому или иному методу в значительной степени объясняется целями и задачами исследований, а также объектами, которые они изучают. Построению обоснованной классификации растительности мешает недостаточная изученность экологии и биологических особенностей многих видов растений. Специальных работ в этом направлении ведется довольно мало, но только такие работы по-

могут оценить специфику средообразующей роли вида, его индикаторное значение, место в сукцессионных сменах.

Резюме

В последние годы наибольшее развитие получили два метода классификации растительных сообществ: эколого-флористический (метод Браун-Бланке) и эколого-фитоценотический (доминантный).

В каждой из классификаций выделяются иерархические единицы: в первой это – класс, порядок, союз, ассоциация, редко: субассоциация, вариант, фация; во второй это – тип растительности, класс формаций, группа формаций, формация, ассоциация.

В связи с низкой видовой насыщенностью сообществ водных макрофитов синтаксоны, выделенные по флористическому принципу, по существу «перерастают» в эколого-фитоценотическую или доминантную систему.

Доминантная система синтаксонов наиболее физиономична, поэтому выделение ассоциаций или других единиц классификации по доминантным видам удобно, они легко распознаются в поле. Их можно картировать, достаточно точно проводить границы между ними на местности, относительно легко проследить динамику.

Очень серьезный недостаток многих работ по классификации растительности, независимо от используемых принципов, состоит в том, что выделяемые синтаксоны недостаточно глубоко обосновываются.

Построению обоснованной классификации растительности мешает недостаточная изученность экологии и биологических особенностей многих видов растений.

Рекомендуемая литература

Основная

Василевич В.И. Эколого-фитоценотическая или флористическая классификация растительности? // Гидрботаника: методология, методы: Материалы школы по гидрботанике. Рыбинск, 2003. С. 118–125.

Воронов А.Г. Геоботаника. – М., 1973.

Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. – СПб., 1997.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности: Учебное пособие для студ. вузов. – М., 2001.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. – М., 1983.

Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. – Ярославль, 2001.

Папченков В.Г. Доминантно-детерминантная классификация водной растительности // Гидрботаника: методология, методы: Материалы школы по гидрботанике. – Рыбинск, 2003. С. 126–132.

Раменский Л.Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение. – Воронеж, 1925.

Дополнительная

Василевич В.И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Ботанический журнал. 1995. Т. 80. № 6. С. 28–39.

Василевич В.И. Трудности использования флористического состава при классификации растительности // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидробиотаника 2005». – Рыбинск, 2006. С. 106–115.

Василевич В.И. Фитоценотическая замещаемость видов и классификация растительности // Материалы I (VII) Международной конференции по водным макрофитам «Гидробиотаника 2010» (п. Борок, 9–13 октября 2010 г.). – Ярославль, 2010. С. 5–9

Марков М.В. Флора и растительность пойм Волги и Камы в пределах Татарской АССР. – Казань, 1955.

Миркин Б.М. Об экологической классификации пойменных лугов // Ботанический журнал. 1965. Т. 50. № 3. С. 324–334.

Миркин Б.М. Критерии доминантов и детерминантов при классификации фитоценозов // Ботанический журнал. 1968. Т. 53. № 6. С. 767–778.

Миркин Б.М. Специфика доминантов и экологическая классификация фитоценозов // Ученые зап. Пермского пед. ин-та, 1968. Т. 64. С. 27–30.

Миркин Б.М., Мартыненко В.Б., Наумова Л.Г. Значение классификации растительности для современной экологии // Журнал общей биологии, 2004. Т. 65. С. 167–177.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). – Уфа, 1998.

Контрольные вопросы

1. С какой целью проводят классификацию растительных сообществ?
2. Чем отличается метод классификации растительности Браун-Бланке и доминантный метод?
3. Каковы преимущества доминантно-детерминантного метода классификации растительных сообществ?
4. По каким критериям, согласно доминантно-детерминантному методу, фитоценозы объединяются в одну группу формаций и в один класс формаций?
5. С чем связано нередкое перерастание и сходство фитоценозов, выделенных по эколого-флористическим и доминантным принципам классификации растительности?
6. В чем причина монодоминантности сообществ водных растений?

2.3. Продукция и деструкция макрофитов

Основная идея

Водные макрофиты играют значительную роль в круговороте биогенных веществ, продуцировании органического вещества и в общем энергетическом балансе экосистем. В процессе деструкции макрофитов идет высвобождение и возвращение в водную среду и донные отложения биогенных веществ и некоторых органических соединений. Продукты распада водных растений участвуют в заилении водоемов.

Смысловые связи

Биомасса макрофитов – фитомасса растительных сообществ – годовая фитопродукция – запасы фитомассы – запасы органического вещества – энергетические запасы – первичная продукция водных экосистем.

! Ключевые слова

Биомаса, фитомасса, общая продукция, первичная продукция, чистая первичная продукция, абсолютно чистая первичная продукция, продуцирование, продуктивность, деструкция макрофитов.

2.3.1. Основные понятия продукционной гидробиологии

Заращение водоемов и водотоков – это прежде всего процесс продукционный. По оценкам специалистов, водная растительность является наиболее продуктивным типом растительных сообществ Земли, при этом самыми значительными продуцентами служат высокотравные гелофиты. Несмотря на то, что к настоящему времени накоплен значительный материал, касающийся продукции макрофитов континентальных водоемов, степень и характер участия высших водных растений в создании первичной продукции пресноводных озер, водохранилищ и рек в разных регионах России изучены еще недостаточно. Тормозом для развития продукционных исследований макрофитов служит прежде всего большая трудоемкость таких работ, отсутствие специальной аппаратуры для исследований и единого понимания терминов и количественного выражения полученных различными учеными данных, пригодных для сравнения и обобщения [Распов, 2003].

В 60–70-е годы с успехом была осуществлена Международная биологическая программа (МБП). Она выполнялась по многим разделам, и в ряде случаев возникали сложности в трактовке объема и содержания некоторых понятий. В этой связи был создан Международный терминологический комитет в системе организаций, выполнявших исследования по МБП (The International Committee for Terminology and Notation in Productivity Studies), который утвердил следующее содержание понятий, относящихся к первичной продукции:

– *Фитомасса* (phytomass, standing crop) – общее количество живого вещества в растениях, накопленное на определенной площади к данному моменту.

– *Первичная продукция* (primary production) – количество органического вещества, вносимого автотрофами в биогеоценоз на определенной площади за определенный отрезок времени.

– *Общая (валовая) первичная продукция* (gross primary production) – количество органического вещества, создаваемого автотрофами в процессе общего фотосинтеза на определенной площади за определенный отрезок времени.

– *Чистая первичная продукция* (net primary production) – количество органического вещества, создаваемого автотрофами в процессе видимого фотосинтеза на определенной площади за определенный отрезок времени. Оно не включает в себя некоторого количества вещества, потраченного за это время продуцентами на рост и дыхание.

– *Абсолютно чистая первичная продукция* (absolutely net primary production) – количество органического вещества, созданного автотрофами на определенной площади за определенное время, за вычетом как потерь, связанных с жизнедеятельностью продуцентов, так и с частичным опадом и с потреблением растений гетеротрофами.

Процесс создания фитомассы называется *продуцированием*, а итогом этого процесса является *продукция*. Свойство популяции, сообщества или водоема, выражающееся в определенной величине продукции, называется *продуктивностью*.

При проведении современных исследований продуктивности водоемов не следует отступать от выше указанной терминологии. Методические аспекты продукционной гидробиологии изложены в «Руководстве по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем» [Семин, Хромов, 1992], в учебном пособии "Гидробиология: прибрежно-водная растительность [Садчиков, Кудряшов, 2005], в Материалах школы по гидробиологии [Папченков, 2003; Распопов, 2003] и школы-конференции по водным макрофитам «Гидробиология 2005» [Папченков, 2006; Распопов, 2006].

В отечественной науке термин «первичная продукция» в 30-х годах прошлого века был введен Георгием Георгиевичем Винбергом. Ему же принадлежит приоритет в энергетическом подходе к изучению процесса биологического продуцирования [Винберг, 1960]. Следует отметить выдающуюся роль Г.Г. Винберга в успешной организации и проведении гидробиологических исследований по МБП в СССР и его активное участие в международных комиссиях и комитетах, координировавших работу по МБП в мировом масштабе [Распопов, 2003].

Хрестоматийный материал

Г.Г. Винберг

Общие представления о первичной продукции

Первичная продукция водоемов – результат жизнедеятельности населяющих его растительных организмов – существенно отличается от всех других видов биологической продукции тем, что представляет собой новообразование органических веществ из минеральных, требующее затраты определенного количества энергии. Первичная продукция наряду с поступающими в водоем аллохтонными органическими веществами составляет материальную и энергетическую основу всех последующих этапов продукционного процесса в водоеме. В этом смысле все последующие стадии продукционного процесса, или звенья пищевых цепей гетеротрофных организмов, представляют собой этапы разрушения, минерализации или деструкции органических веществ, сопровождающиеся потреблением кислорода и рассеянием энергии <...>

По отношению к внутренним водоемам насущная необходимость количественных исследований первичной продукции выступает особенно отчетливо. Прежде всего, как выяснилось в последние годы, количественные данные по первичной продукции пред-

ставляют собой одну из важнейших основ трофической классификации водоемов, которая в свою очередь дает естественноисторическую базу для разработки рыбохозяйственной типизации водоемов. Эти вопросы оживленно обсуждаются в последнее время, в частности, в связи с прогнозами рыбопродуктивности проектируемых водохранилищ.

Несмотря на сложность связи между первичной и рыбохозяйственной продуктивностями водоемов, существование общей зависимости между ними может быть прослежено на многих примерах. Напомним низкую рыбопродуктивность первично-олиготрофных вод, где при слаборазвитом планктоне первичная продукция очень низка. Закономерная зависимость рыбопродуктивности от первичной продукции особенно наглядна в прудовом хозяйстве, где практика издавна выработала многие приемы повышения рыбопродуктивности путем воздействия на первые звенья пищевой цепи с помощью удобрения, летования и т. д.

Все это не означает, что положительная зависимость между первичной продукцией и рыбопродуктивностью легко обнаруживается в каждом частном случае. Дело обстоит далеко не так просто. Утилизация первичной продукции может идти различными путями и с разной эффективностью в зависимости от совокупности абиотических и биотических условий в водоеме. При всей сложности этих явлений можно согласиться с Россоном, что величина первичной продукции озер определяется главным образом эдафическими факторами, а утилизация ее – морфометрией водоема и климатическими факторами. Следовательно, соотношения первичной, промежуточной и конечной продукции в разных водоемах не могут быть одинаковыми. Хорошо известно, например, что с возрастанием первичной продукции рыбопродуктивность водоемов растет только до известных пределов, а водоемы с избыточной первичной продукцией малопригодны или вовсе непригодны для обитания рыб. Изученным примером водоема такого типа может служить оз. Черное в Косино.

В зависимости от условий утилизации первичной продукции в водоемах разного характера закономерные соотношения между первичной и другими видами биологической продукции могут в сильной степени различаться. Поэтому было бы неправильно и бесплодно пытаться судить о биологической продуктивности водоемов только по величине первичной продукции <...>.

При изучении причин и условий, обеспечивающих ту или иную продуктивность водоемов, первичная продукция подлежит специальному внимательному исследованию, результаты которого необходимы не только для решения многих вопросов, непосредственно связанных с интересами рыбного хозяйства, но в не меньшей степени и для решения основных проблем санитарно-технического использования природных вод.

Первичная продукция водоемов. – Минск, 1960. С. 5–8.

2.3.2. Методика изучения фитомассы

Несмотря на индивидуальные особенности вегетационного развития растений, наиболее оптимальным временем для изучения фитомассы растительных сообществ считается период цветения и плодоношения (июль – первая половина августа), когда основная часть растений достигает наибольшей биомассы и подходит к пику своего сезонного развития; при этом в июле максимально развиты сообщества гидрофитов, а в августе – гелофитов. Некоторые сообщества (жерушниковые, осоковые и хвощевые) в этом отношении надо изучать в июне.

Биомасса водных растений определяется на укосных площадках, которые закладывают в разных частях фитоценозов, распределяя площадки так, чтобы охватить все раз-

нообразии густоты травостоя в нем. Размер укосной площадки может быть различным: в разреженных ценозах – большим, в густых – меньшим. В условиях равномерного травостоя для учета биомассы макрофитов в пределах описываемой площади закладываются 4 регулярно размещенные укосные площадки по 0,25 м² каждая. Небольшой размер укосных площадок позволяет взять большее число проб, необходимых для статистической обработки данных, облегчает их транспортировку в лабораторию, а также дальнейшую сушку, что проблематично при объемности укосов с площадок размером 1 м². В случаях, когда травостой в пределах площади описания неравномерный, укосные площадки закладывают так, чтобы они максимально отражали характер варьирования биомассы растений в пределах контура изучаемого фитоценоза [Папченков, 2003, 2006].

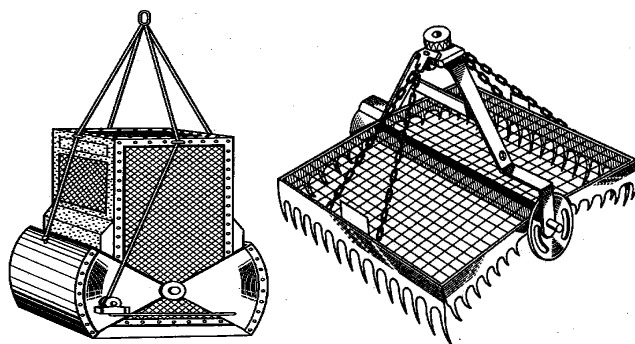


Рис. 19. Зарослечерпатели разных конструкций [по: Катанская, 1981].

Для ограничения площади группировки для взятия укосов или подсчета количества стеблей в сообществах используют веревки с колышками или складные разъемные рамы размером 0,5×0,5 м, которые изготавливаются из легких материалов, способных держаться на воде – дерева, пластмассовых или алюминиевых трубок и т.д. Вместо рамы можно использовать вилку, т.е. раму с тремя сторонами, что позволяет легче ограничить укосную площадку высокотравных гелофитов. Для взятия проб глубоководных зарослей применяются и тяжелые вилки, которые опускаются на дно и ограничивают площадь, с которой будет произведен укос погруженных растений. Чтобы рама была лучше видна сквозь толщу воды ее окрашивают в белый цвет [Распопов, 2006]. С глубины более 2 м пробы фитомассы погруженных неукореняющихся гидрофитов отбирают с помощью зарослечерпателей различных конструкций (рис. 19). В пределах ограниченной рамой столба воды гелофиты срезаются у самого дна, а погруженные гидрофиты полностью, если возможно, выкапываются подземные органы и учитывается их биомасса для наиболее точного расчета чистой продукции макрофитов.

Таблица 11

**Сырая надземная биомасса макрофитов рек
при различном проективном покрытии, в кг/м² [по: Папченков, 2001]**

Виды растений	Число укосов	Классы проективного покрытия, в %				Средняя по виду
		до 30	31—60	61—90	91—100	
Гидрофиты						
<i>Batrachium circinatum</i>	2	—	2,4	6,0	—	4,2
<i>Ceratophyllum demersum</i>	33	0,4	1,1	2,6	6,5	3,7 ± 0,62
<i>Elodea canadensis</i>	6	0,2	1	1,5	4,6	3,2 ± 0,94
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	10	0,4	1,3	2,5	—	1,8 ± 0,34
<i>Myriophyllum spicatum</i>	4	—	0,8	3,0	10,5	6,2

<i>Nuphar lutea</i>	23	0,6	1,9	3,5	13,1	3,3 ± 0,52
<i>Nymphaea candida</i>	10	0,9	2,2	2,8	16,2	2,3 ± 0,15
<i>Persicaria amphibia</i>	15	0,5	1,2	4,5	—	1,7 ± 0,42
<i>Potamogeton compressus</i>	2	—	—	2,8	—	2,8
<i>P. crispus</i>	6	0,2	—	2,5	8,9	3,4
<i>P. friesii</i>	2	—	—	4,1	—	4,1
<i>P. lucens</i>	24	0,5	2,2	6,3	11,7	6,2 ± 0,87
<i>P. natans</i>	10	1,0	1,4	4,6	—	3,2 ± 0,75
<i>P. pectinatus</i>	15	0,2	1,0	2,0	3,8	1,6 ± 0,29
<i>P. perfoliatus</i>	11	—	1,8	4,7	8,5	3,7 ± 0,67
<i>Utricularia vulgaris</i>	2	—	1,0	1,2	—	1,1
Гелофиты						
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	5	0,7	1,7	—	—	0,9 ± 0,13
<i>Butomus umbellatus</i>	27	0,7	3,4	6,9	—	4,1 ± 0,32
<i>Equisetum fluviatile</i>	8	0,1	0,9	2,0	6,2	3,0 ± 0,70
<i>Glyceria maxima</i>	31	0,6	2,4	3,6	10,3	5,2 ± 0,63
<i>Phragmites australis</i>	54	0,7	1,5	2,8	12,0	4,9 ± 0,72
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	16	0,8	3,4	6,6	10,1	5,0 ± 0,81
<i>Scirpus lacustris</i>	31	0,8	2,6	4,3	10,2	4,5 ± 0,52
<i>Sparganium emersum</i>	12	0,4	0,8	3,8	7,5	3,9 ± 0,76
<i>S. erectum</i>	32	1,3	2,9	4,8	8,7	4,6 ± 0,37
<i>Typha angustifolia</i>	66	1,0	4,0	7,5	14,1	6,8 ± 0,39
<i>T. latifolia</i>	2	—	3,2	7,8	—	5,5
Гигрогелофиты						
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	10	0,2	0,7	2,2	4,9	2,9 ± 0,77
<i>Carex acuta</i>	2	—	—	1,0	2,8	1,9
<i>Eleocharis palustris</i>	3	—	0,3	1,0	2,0	1,1

На мелководье (до 2 м) можно пользоваться серпом или секатором. Коса с укороченным лезвием – это самое простое и надежное орудие для срезания растений. Она изготавливается из косы-литовки средних размеров, у которой обрезается заостренный конец лезвия. Наиболее рациональная длина режущей части косы составляет 20, 25 или 40 см.

Таблица 12

Сырая надземная биомасса макрофитов водоемов Среднего Поволжья при различном проективном покрытии, в кг/м² [по: Папченков, 2001]

Виды растений	Число укосов	Классы проективного покрытия, в %				Средняя по виду
		до 30	31—60	61—90	91—100	
Гидрофиты						
<i>Ceratophyllum demersum</i>	19	—	1,2	2,7	4,7	3,8 ± 0,41
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	4	—	1,3	2,2	—	1,5 ± 0,33
<i>Lemna trisulca</i>	11	—	0,4	0,8	3,4	1,7 ± 0,30
<i>Lemna + Spirodela</i>	6	—	—	0,9	1,6	1,0 ± 0,11
<i>Myriophyllum spicatum</i>	2	—	—	—	8,4	8,4
<i>M. verticillatum</i>	3	—	—	1,7	10,0	7,6

<i>Persicaria amphibia</i>	25	0,4	1,4	2,4	3,9	1,4 ± 0,24
<i>Potamogeton biformis</i>	7	—	0,7	—	6,3	3,1
<i>P. lucens</i>	15	0,4	1,6	2,6	5,8	4,5 ± 0,57
<i>P. pectinatus</i>	15	—	0,6	1,5	3,1	2,0 ± 0,25
<i>P. perfoliatus</i>	3	—	—	2,8	4,6	4,0 ± 0,60
<i>Stratiotes aloides</i>	5	—	—	3,6	5,8	4,6 ± 0,56
<i>Utricularia vulgaris</i>	2	—	—	1,7	9,4	5,6
Гелофиты						
<i>Butomus umbellatus</i>	8	0,4	1,7	3,6	6,8	3,3 ± 0,93
<i>Equisetum fluviatile</i>	6	0,2	0,6	—	7,6	1,5
<i>Glyceria maxima</i>	20	0,5	2,5	3,8	6,8	4,7 ± 0,51
<i>Phragmites australis</i>	40	—	0,8	1,9	3,7	2,8 ± 0,10
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	7	0,4	1,3	2,1	—	1,5 ± 0,25
<i>Scirpus lacustris</i>	23	1,1	3,6	5,8	11	5,6 ± 0,61
<i>Sparganium erectum</i>	15	—	3,7	5,2	7,5	5,2 ± 0,34
<i>Typha angustifolia</i>	83	2,6	4,9	8,2	13,5	7,0 ± 0,20
Гигрогелофиты						
<i>Agrostis stolonifera</i>	1	—	—	0,8	—	0,8
<i>Alopecurus aequalis</i>	18	0,1	0,3	0,5	—	0,4 ± 0,05
<i>Carex acuta</i>	9	—	0,8	2,4	4,9	2,5 ± 0,67
<i>C. riparia</i>	3	—	—	3	5,4	3,8 ± 0,86
<i>Oenanthe aquatica</i>	10	—	1,4	2,6	3,3	2,5 ± 0,22
<i>Rorippa amphibia</i>	15	0,7	1,9	4,5	5,2	2,3 ± 0,46

При отборе укосов надо следить, чтобы в пробу не попали части растений, выходящие за пределы внутреннего контура рамки, ограничивающей площадь укоса. При взятии укосов укореняющихся водных растений (кувшинок, кубышек, горца земноводного, рдеста плавающего, длиннопобеговых рдестов, особенно в условиях течения), основная масса которых сосредоточена у поверхности или на воде, начинать срезать побеги нужно не со дна, а сверху, отсекая все, что выходит за пределы плавающей на воде рамки, иначе велик риск заметно (иногда в несколько раз) увеличить объем пробы за счет побегов, уходящих далеко за пределы укосной площади. Если срезать побеги, черешки плавающих листьев и цветоносы непосредственно на дне, ограниченном контуром рамки, срезанная масса может быть не с 0,25 м², а с 1, а то и 2 м². С поверхности воды массу растений надо забирать не всю (то есть не все, что тянется с верхними частями побегов за пределами рамки), а только то, что входит в пределы столба воды, ограниченного рамкой [Папченков, 2006].

При наличии на схеме зарастания контуров фитоценозов, в которых какой-либо вид имеет значительно различающиеся величины проективного покрытия, его необходимо занести в таблицу дважды или более и при подсчете фитомассы пользоваться данными по биомассе, усредненными по классам проективного покрытия растений (табл. 11, 12).

Приведенные данные, при наличии геоботанических описаний водной растительности с указанием проективных покрытий видов, позволяют рассчитывать биомассу фитоценозов без взятия в них укосов. Еще с большей точностью можно определить биомассу сообществ, если при описании подсчитывалось число побегов вида на учетной площади.

Каждый укос в отдельности разбирается по видам растений, подсчитывается число побегов (для кувшинковых и стрелолиста – число листьев и цветоносов), с точностью до 10 г взвешивается их сырая масса, измеряется высота наиболее развитых побегов. Все данные заносятся в бланк описания, где также отмечается глубина воды и тип грунта на месте описания. Для подсчета фитомассы макрофитов удобно пользоваться таблицей со следующими графами:

Виды растений	$S, м^2$	$M, кг/м^2$	$M = mS, кг$ или t
---------------	----------	-------------	----------------------

Где S – площадь, занимаемая фитоценозами, в сложении которых принимает участие данный вид, в $м^2$; m – фитомасса вида на $1 м^2$, усредненная по данным с укосных площадок, в $кг/м^2$; $M = mS$ – фитомасса данного вида на данном участке реки или водоеме, в $кг$ или $г$. В конце 4-го столбца приводится сумма фитомассы всех видов макрофитов на участке (ΣM , в t).

2.3.3. Способы расчета фитопродукции

После завершения отбора проб фитомассы переходят к оценке уровня чистой первичной продукции растительных сообществ. С этой целью для каждого вида макрофитов рассчитываются средние величины абсолютно-сухой массы и ее валовой энергии на $1 м^2$ сообществ. Это требует лабораторных исследований отобранных укосов: определения сырого вещества (СВ), воздушно-сухого вещества (ВСВ), связанной влаги, абсолютно-сухого вещества (АСВ), %-го содержания золы и др. [Распопов, 1985; 2006].

После сушки проб на воздухе в лаборатории определяется воздушно-сухой вес. Для этого пробы досушиваются в сушильном шкафу при $65^{\circ}C$ до постоянного веса и взвешиваются с точностью до 0,1 г. По разнице между весом пробы с естественной влажностью и весом в воздушно-сухом состоянии высчитывается процент свободной влаги в растениях. Затем каждая из проб измельчается, перемешивается и из нее берется навеска, величина которой определяется на аналитических весах с точностью до 0,01 мг. Эти навески высушиваются до постоянного веса при температуре $105^{\circ}C$ [Папченков, 2003], но известно мнение, что для высушивания достаточно и $80^{\circ}C$ [Распопов, 2003]. По разнице веса до и после сушки определяется содержание связанной влаги. Это позволяет определить общую влажность образцов растений и подсчитать их абсолютно-сухую массу. Отобранный в качестве навесок материал сжигается в муфельной печи для определения в нем процентного содержания золы и органического вещества.

При проведении балансовых исследований на водоемах и для расчета потоков энергии, проходящих через различные экосистемы, необходимое вычисление годовой продукции высших водных растений надо вести в следующей последовательности:

- установление величины средней фитомассы (СВ, ВСВ, АСВ), $г/м^2$;
- определение площадей зарослей, $м^2$, га;
- подсчет общей фитомассы (СВ, ВСВ, АСВ), кг, ц или т;
- подсчет чистой годовой продукции в тех же единицах;
- подсчет фитопродукции в органическом веществе, кг, ц или т;
- подсчет фитопродукции в энергетических единицах, кДж, ккал;
- вычисление чистой первичной продукции (ВСВ, АСВ, органическое вещество, органический углерод) на единицу площади водоема, выраженную в весовых ($г/м^2$) и энергетических единицах ($кДж/м^2$), (Распопов, 2006).

Такие же вычисления могут быть выполнены на единицу площади мелководий, на единицу площади зарослей высших водных растений, а также на единицу объема водоема – $мг/л$, $г/м^3$, $Дж/л$, $кДж/м^3$.

Следует отметить, что при изучении годовой продукции по описанной выше методике биомасса растений определяется в период цветения, без учета осеннего прироста,

который у ряда макрофитов может быть весьма значительным; не принимается в расчет, что разные растения в различных условиях достигают максимальной биомассы в разное время. Следовательно, при оценке фитопродукции необходимо применять поправочные коэффициенты, учитывающие все это. Для их расчета требуются данные по сезонной динамике фитомассы и опада. Методика ее изучения длительна и достаточно трудоемка, требует периодического взятия в изучаемых сообществах укоса на протяжении всего сезона вегетации, либо закладки постоянных учетных площадок для периодического измерения высоты побегов изучаемого вида и отбора модельных побегов [Папченков, 1985]. Полученные в результате применения этих методик данные позволяют более точно рассчитать чистую продукцию макрофитов.

Часто масса опада признается величиной незначительной и годовая надземная чистая продукция водных макрофитов, как было сказано выше, принимается равной их максимальной биомассе. Если все-таки делается поправка на опад, то обычно используется коэффициент 1,2 [Корелякова, 1977; Катанская, 1981, Распопов, 1985 и др.]. Его учитывают при расчете годовой продукции на основе фитомассы. Были предложены формулы для расчета чистой годовой продукции (P) летнезеленых макрофитов. Для гелофитов и гидатофитов формула имеет вид:

$$P = 1,2B_{\max},$$

где B_{\max} – максимальная надземная фитомасса.

Продукция нейстофитов рассчитывается по формуле:

$$P = 1,2B + wn,$$

где w – средняя масса плавающего неповрежденного листа; n – число мутовок, лишенных листьев (Распопов, 2006).

Однако результаты ряда наблюдений за сезонной динамикой биомассы макрофитов показали, что коэффициент 1,2 может быть принят не для всех водных макрофитов, а лишь для ряда высокотравных гелофитов, для расчета продукции манника и осок лучше использовать коэффициент 2,0; для низкотравных гелофитов – 2,3; для гидрофитов – 2,5. Но последний коэффициент очевидно пригоден лишь для стабильных озерных местобитаний, тогда как в условиях водотоков и водохранилищ его, по-видимому, следует увеличить до 4,0 [Папченков, 2001].

Гораздо реже в литературе приводятся сведения о чистой продукции подземных органов макрофитов водоемов. До настоящего времени проведено ограниченное количество исследований фитомассы корневых систем макрофитов. Такие полевые работы возможны главным образом на прудах и водохранилищах, из которых можно спустить воду. Известно, что в молодых зарослях и краевых участках зрелых сообществ гелофитов их подземная продукция близка или равна весу биомассы корней и корневищ, в средневозрастных сообществах она равна 1/2 биомассы, в старых – 1/4–1/5. Это же соотношение характерно и для кубышки и кувшинки. У многолетних корневищных гидрофитов (кроме кувшинковых) данный коэффициент будет соответственно равен 1,2 – 0,8–0,5 [Папченков, 2006]. На практике при расчетах продукции, наверное, лучше пользоваться средними величинами этих значений, то есть принять соответственно коэффициенты 0,5 и 0,8.

Выражение фитомассы в энергетических единицах можно проводить по-разному. Это способы прямого калориметрирования растений и по углероду, на основе балансового уравнения фотосинтеза при условии, что первым его стабильным продуктом является глюкоза:



Из этого равенства следует, что 1 мг углерода соответствует 9,36 кал [Винберг, 1960]. Например, общее количество энергии в растениях Онежского озера, рассчитанное по данным калориметрии, составляет $2,23 \times 10^{10}$ ккал, по углероду – $2,1 \times 10^{10}$ ккал. Величины отличаются друг от друга на 6%, это различие связано с тем, что глюкоза под влиянием биохимических реакций, протекающих в организме растений, преобразуется в другие органические соединения, на что неизбежно тратится энергия. Вероятно запас энергии, подсчитанный по данным калориметрии, ближе у истинному.

В этой связи для энергетических расчетов удобно пользоваться коэффициентом, предложенным Х. Литом, который приравнивает 1 г углерода к 10 ккал, что на 6% выше, чем величина, выведенная из балансового уравнения фотосинтеза (табл. 13). Это соответствует разнице в подсчетах количества энергии двумя приводимыми выше способами [Распопов, 2006].

Таблица 13

Перевод органического вещества в энергетические единицы
[по: Распопов, 2006]

Воздушно-сухое вещество, г	Углерод, г	Тепловая энергия, ккал / кДж
1,0	0,4	4,0 / 16,8
2,5	1,0	10,0 / 41,9

Энергетическую ценность макрофитов можно рассчитывать и по формуле Э.Т. Хабибулина [1977]:

$$Y = 0,0422 \cdot X,$$

где Y – калорийность сухого вещества в ккал/г, X – процент органического вещества в пробе.

Исследователь сам решает, каким образом определить фитопroduкцию в энергетическом выражении, какую величину энергетического эквивалента принять для того или иного вида макрофитов при составлении энергетического или продукционного баланса экосистемы.

Таблица 14

**Фитомасса и первичная продукция водных объектов
Среднего Поволжья [по: Папченков, 2001]**

Водные объекты	Фитомасса, в тыс. т. и в 10^{12} кал				Продукция, в тыс. т/год и в 10^{12} кал/год			
	сырая	абс. сухая	орг. в-во	энергия	сырая	абс. сухая	орг. в-во	энергия
Реки	231,5	31,8	28,4	119,7	312,9	39,5	34,6	146,0
Озера	221,6	28,6	24,9	105,0	298,1	34,6	29,6	124,7
Старицы	708,2	80,5	68,8	290,0	1636,0	186,0	159,0	670,0
Водохранилища	1894,9	250,3	223,9	944,8	2319,9	280,4	242,5	1023,5
Пруды	603,1	82,8	72,9	307,6	898,6	109,8	95,1	401,3
Всего	3659,4	474,0	418,9	1767,1	5465,5	650,3	560,8	2365,5

Продуктивность водоемов зависит от типов и размеров водных объектов, стадий развития, степени зарастания и природных условий, в которых они расположены. Чи-

стая продукция некоторых малых водохранилищ, расположенных в лесостепной и степной зонах Поволжья, представлена в табл. 15.

Таблица 15

**Степень зарастания и продуктивность малых водохранилищ
лесостепного и степного Поволжья**

Название водохранилищ	Площадь водоема, га	Площадь мелководий с глубиной до 2 м, га	Площадь зарастающих мелководий, га	Степень зарастания, %	Чистая продукция по абс.-сух. в-вут в год	Чистая продукция на площадь зарослей в энергетическом выражении, МДж в год
Кондурчинское	693	200	117	17	576	1907
Кутулукское	2150	490	225	10	2029	3637
Черновское	455	157	145	32	1254	2290
Ветлянское	833	345	230	27	388	3767
Таловское	172	37	37	21	205	581

Все данные чистой первичной продукции (табл. 14-15) основаны на материалах картирования растительности водоемов и водотоков.

2.3.4. Методы изучения деструкции макрофитов

Деструкция органического вещества, созданного в процессе первичного продуцирования, является необходимым условием динамического равновесия в биосфере. Наряду с фитопланктоном, высшие водные растения, создавая первичную продукцию водоема, обеспечивают биотический круговорот веществ и энергии и функционирование водных экосистем. Надземные части большинства видов высших водных растений отмирают в конце вегетационного периода, подвергаются разложению, или деструкции, в процессе чего идет высвобождение и возвращение в водную среду и донные отложения биогенных веществ и некоторых органических соединений. Например, в водохранилищах разной степени зарастания в иле содержится от 1 до 13% органического вещества. При степени зарастания 60-80% содержание органического вещества увеличивается до 23-26%, что значительно ускоряет процесс осадконакопления в водоемах, поэтому сведения о деструкции макрофитов имеют не только теоретическую, но и практическую значимость.

Однако следует учесть, что «реально в природе существует (продуцируется, потребляется или как-то иначе трансформируется) все же биомасса в естественном сыром виде. И в процессах зарастания участвует она, а не органическое вещество или абсолютно-сухое вещество, и тем более, не его энергия» [Папченков, 2001, с. 149]. В результате водоем «съедает» отмершая и неразложившаяся, не потребленная животными часть растений, заполняющая его котловину. Большую долю в них составляет зола, а растительные остатки неопределенно долгое время пребывают в сыром состоянии. В связи с этим научно-практический интерес представляет изучение скорости разложения растительного детрита. Остается дискуссионной проблема выяснения соотношения продукции и деструкции органического вещества в водоемах.

Соотношение деструкции и продукции зависит от степени участия фитопланктона, макрофитов и аллохтонного вещества в поступлении органических соединений, от типа водоема и водообмена. В очень больших озерах, где водообмен происходит десятки и сотни лет, возможно, продукция будет равна деструкции или слегка превысит ее. Для

таких водоемов этот вопрос требует уточнения. Как правило, продукция и деструкция зависят от доли участия фитопланктона, макрофитов или аллохтонных поступлений в синтезе органического вещества. Исследования продукции и деструкции в глубоких олиготрофных водоемах дают большие погрешности. Таким образом, каждому водоему присущи свои особенности продуцирования и разрушения органического вещества.

Изучение процессов разложения высших водных растений в водоемах становятся все более актуальными.

Не считая исследований по анализу физико-химических и биохимических процессов, протекающих при разложении макрофитов, публикации о скорости разложения растительных остатков наиболее активно стали появляться только в конце 1970-х годов [Распопов, 1985]. Около 40 лет назад редко в каких водоемах были проанализированы продукция и деструкция органического вещества в течение вегетационного периода. В настоящее время по многим озерам и водохранилищам имеются сезонные наблюдения. Остановимся на работах, отражающих различные методические подходы в изучении деструкции макрофитов.

Исследования деструкции водных растений можно проводить как непосредственно на водоемах, так и в лабораторных условиях. Для эксперимента отбираются растения на различной стадии вегетации, вплоть до перезимовавших остатков. Длительность наблюдений может быть различной. Изучались водные объекты различного географического положения и по разным методикам, поэтому результаты разных авторов нередко сильно отличаются друг от друга, но все они позволяют выявить общие закономерности.

На водоемах России исследования деструкции макрофитов проводились И.Л. Кореляковой. В результате было установлено, что срезанные в начале лета и помещенные в воду в Рыбинском водохранилище побеги тростника южного за 2,5 месяца (июнь-август) потеряли 63% массы, а горца земноводного и осоки стройной – по 55%, причем 40% потерь массы приходилось на первые 3 недели опыта. Медленнее всех разлагается рдест пронзеннолистный. Заложённые в капроновые мешочки и помещенные в воду на 3,5 месяца (май-август) перезимовавшие остатки тростника южного, горца земноводного и ежеголовника прямого потеряли к концу опыта соответственно 53 и 38% первоначальной массы, а ежеголовник разложился полностью [Корелякова, 1958].

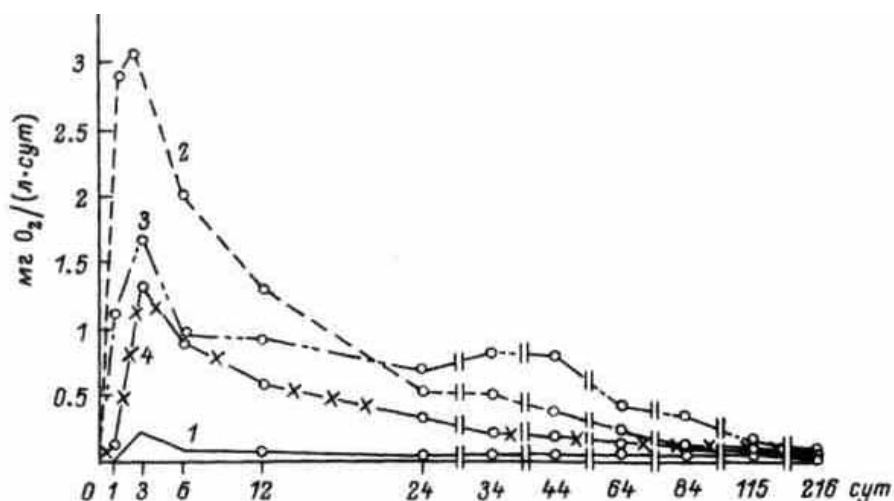


Рис. 20. Динамика потребления кислорода при разложении макрофитов [по: Кудрявцев, 1981]

1 – контроль; опыт: 2 – кувшинкой, 3 – камышом, 4 – рдестом. По оси абсцисс – продолжительность опыта; по оси ординат – потребление кислорода.

Лабораторные опыты по разложению макрофитов проводились В.М. Кудрявцевым [1981]. Собранные в Рыбинском водохранилище растения (камыш озерный, кувшинка чистобелая и рдест блестящий) высушивались, затем их навески помещались в 20-литровые бутылки с водой из этого водоема. Опыты длились 216 суток. За это время разложилось 94% остатков камыша, 80% кувшинки и 58% рдеста блестящего. Динамика потребления кислорода при деструкции макрофитов изображена на рис. 20. Видно, что процессы разложения макрофитов интенсивно происходят в начале опытов, и в течение первых 24 суток разлагается 50% навески кувшинки, 32% камыша и 28% рдеста блестящего.

Опыты по разложению шести видов макрофитов проводились также в разнотипных озерах южной Карелии [Фрейндлинг, 1982]. Небольшие снопики остатков растений помещались в просторные металлические сетки, которые погружались в воду среди зарослей водных растений. Наблюдения велись с сентября 1978 по август 1980 г. Периодически снопики извлекались и взвешивались, а затем вновь погружались в воду. Скорость разложения тростника южного и камыша озерного была примерно одинаковой, потеря массы за два года у этих растений была соответственно 60,3 и 62,6% от первоначальной. За первые 10 месяцев (сентябрь 1978 – июнь 1979 г.) тростник потерял 26,8%, в течение июля – октября 1979 г. – еще 21%. В осенне-зимнее время процесс разложения тростника замедлился, и с октября 1979 по март 1980 г. потеря массы составила лишь 4,8% от первоначальной, а затем интенсивность деструкции вновь возросла (до 7,7%). Навески хвоща приречного и кубышки желтой экспонировались 13 мес. К концу этого периода осталось соответственно 6,0 и 6,7% от первоначальной массы этих растений. Наконец, опыт с горцем земноводным и рдестом плавающим длился 10 месяцев. За это время убыль массы у горца составила 30%, а у рдеста плавающего – 78%.

Сравнение данных разных авторов показало, что время взятия укуса макрофитов для опытов на разложение, а также географическое положение водоема, на котором проводится исследование, существенно влияют на скорость распада растений. Так, в Карелии интенсивность разложения тканей тростника и камыша, собранных в конце вегетационного периода, значительно ниже, чем в Рыбинском водохранилище. В то же время можно отметить и общие тенденции – медленно разлагаются остатки горца земноводного и погруженных видов рдеста (пронзеннолистного, блестящего). Следует заметить, что навески плавающих листьев, как высушенные, так и в сыром состоянии, помещенные на время опыта в воду, разлагались медленно, тогда как плавающие на поверхности воды листья этих же гидрофитов в естественных группировках разрушаются довольно быстро и сменяются, по наблюдениям на Ладожском и Онежском озерах, 2–3 раза за вегетационный период.

Таким образом, большинство макрофитов интенсивно разлагается в первые 3-4 недели после отмирания. В дальнейшем темп распада замедляется.

По наблюдениям И.М. Распопова [1985], даже через два года около 40% остатков тростника и камыша остаются неразложившимися, и содержащиеся в них органическое вещество и биогенные элементы на длительный срок исключаются из круговорота веществ в воде. Кроме того, часть отмерших стеблей воздушно-водных растений, в особенности тростника, не поступает в водоем: мертвые стебли могут находиться в стоячем положении более года, во время волнения они обламываются и частично выносятся на берег. Другая часть отмерших стеблей может длительное время находиться в плавучем состоянии. Затонувшие стебли тростника движением озерной воды перемещаются по дну в затишные места или отлагаются на глубине, превышающей глубину волнового воздействия, где образуется зона аккумуляции, в которой скапливаются остатки мертвых стеблей разных лет. С учетом выноса части отмерших воздушно-водных растений из водоема подсчитана чистая годовая продукция макрофитов в крупных озерах Северо-Запада России (табл. 16).

**Чистая годовая продукция макрофитов
крупных озер Северо-запада России [по: Распопов, 1985]**

Озеро	Абсолютно сухая масса, тыс. т	Углерод	
		тыс. т	г/м ² площади озера
Ладожское	39,30	17,75	1,00
Онежское	4,34	2,08	0,21
Ильмень	15,07	6,06	5,10
Белое	6,81	2,73	2,13
Кубенское	12,55	5,00	12,54
Воже	26,60	10,62	26,30
Лача	40,91	16,40	51,42
Псковско-Чудское	30,00	12,00	3,35

Как и всякий биологический процесс, деструкция макрофитов подвержена влиянию ряда биотических и абиотических факторов [Белова, Распопов, 1987]. Все биохимические преобразования, происходящие в процессе разложения растительных остатков, нельзя рассматривать в отрыве от изучения микроорганизмов, обуславливающих тот или иной процесс. Большинство авторов придает большое значение в деструкции макрофитов сложному трофическому взаимодействию беспозвоночных и микроорганизмов: развивающиеся в процессе разложения микроорганизмы определяют ценность детрита как источника пищи для мелких гидробионтов.

К числу наиболее существенных факторов следует отнести также химический и структурный состав тканей растений, температуру среды, наличие достаточного количества биогенных элементов, особенно азота и фосфора, кислородный режим и структуру сообщества. В значительной мере скорость распада определяется составом органического вещества растительного материала. Наиболее быстрой деструкции из числа компонентов органического вещества высшей водной растительности подвергаются легкоокисляемые углеводы – полисахариды, декстрины, затем азотистые вещества – аминокислоты, протеины. С наименьшей скоростью распадаются лигнины, причем их деструкция возможна лишь в аэробных условиях. Так, при разложении водного гиацинта в экспериментальных условиях за 90 дней разложению подверглось лишь 10% исходного содержания лигнина. В ходе разложения растительных тканей высвобождаются различные минеральные компоненты.

Значительное влияние на разложение высших водных растений оказывает температура. Экспериментально доказано, что максимальный уровень распада отмечается при 28⁰ С, после чего наступает резкое снижение скорости распада. Другие факторы, например, освещенность и перемешиваемость, существенного влияния на ход процесса разложения не оказывают.

Поступление в водоемы больших количеств растворенных органических веществ и биогенных элементов часто является результатом выноса отмирающей водной растительности. Интенсивно развивающиеся в процессе ее деструкции микроорганизмы непосредственно или вместе с детритом потребляются животными зоопланктона и бентоса, которые, в свою очередь, являются источником пищи для многих промысловых рыб.

Резюме

Заращение водоемов и водотоков – это прежде всего процесс продукционный. По оценкам специалистов, водная растительность является наиболее продуктивным типом растительных сообществ Земли, при этом самыми значительными продуцентами служат высокотравные гелофиты.

Обычно определяется чистая первичная продукция водных экосистем – количество органического вещества, создаваемого автотрофами в процессе видимого фотосинтеза на определенной площади за определенный отрезок времени. Оно не включает в себя некоторого количества вещества, потраченного за это время продуцентами на рост и дыхание.

Фитомасса определяется по специальной методике на укосных площадках, которые закладываются в разных частях растительного сообщества в период максимального развития макрофитов.

С целью оценки уровня чистой первичной продукции растительных сообществ для каждого вида макрофитов рассчитываются средние величины абсолютно-сухой массы и ее валовой энергии на 1 м² сообществ. Это требует лабораторных исследований отобранных проб: определения сырого вещества, воздушно-сухого вещества, связанной влаги, абсолютно-сухого вещества, %-го содержания золы и др.

Существуют разные способы и формулы для расчета первичной фитопродукции. Исследователь сам решает, каким образом определить фитопродукцию в энергетическом выражении, какую величину энергетического эквивалента принять для того или иного вида макрофитов при составлении энергетического или продукционного баланса водоема.

Надземные части большинства видов высших водных растений отмирают в конце вегетационного периода и подвергаются разложению, или деструкции, в процессе чего идет высвобождение и возвращение в водную среду и донные отложения биогенных веществ и некоторых органических соединений.

Рекомендуемая литература

Основная

Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. – Минск, 1960.

Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. – Л., 1981.

Корелякова И.Л. Растительность Кременчугского водохранилища. – Киев, 1977.

Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. – Ярославль, 2001.

Папченков В.Г. Продукция макрофитов и методы ее изучения // Гидрботаника: методология, методы: Материалы Школы по гидрботанике. – Рыбинск, 2003. С. 137–145

Распопов И.М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. – Л., 1985.

Распопов И.М. Продукция макрофитов водоемов с замедленным водообменом: основные понятия, методы изучения // Гидрботаника: методология, методы: Материалы Школы по гидрботанике. – Рыбинск, 2003. С. 146–150.

Садчиков А.П., Кудряшов М.А. Гидрботаника: Прибрежно-водная растительность: Учеб. пособие для студ. вузов. – М., 2005.

Дополнительная

Белова М.А., Распопов И.М. Макрофиты и их бактериальная деструкция в континентальных водоемах // Гидробиологический журнал. 1987. Т. 23. № 3. С. 3–9.

Корелякова И.Л. Некоторые наблюдения над распадом перезимовавшей прибрежно-водной растительности Рыбинского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. 1958. № 1. С. 22–25.

Кудрявцев В.М. Деструкция органического вещества высшей водной растительности в экспериментальных условиях // Гидробиол. журнал. 1981. Т. 17, № 2. С. 58–62.

Папченков В.Г. К изучению сезонной динамики накопления растительной массы гелофитов // Ботанический журнал. 1985. Т. 70. № 2. С. 208–214.

Папченков В.Г. О закономерностях зарастания водотоков и водоемов и продукции водных растений // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2005». – Рыбинск, 2006. С. 143–152.

Распопов И.М. Основные понятия продукционной гидробиологии применительно к макрофитам // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2005». – Рыбинск, 2006. С. 153–158.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. – СПб., 1992.

Саплюков Ф.В., Шнип С.А. Зарастание водохранилищ и борьба с ним // Мелиорация и водное хозяйство. № 3. – Минск, 1979. С. 19–22.

Сёмин В.А., Хромов В.Н. Методы определения первичной продукции и деструкции органического вещества // Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. – СПб., 1992. С. 245–265.

Соловьева В.В. Структура и динамика растительного покрова экотонов природно-технических водоемов. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Тольятти, 2008.

Фрейндлинг А.В. Зарастание разнотипных озер Карелии (продукционный и динамический аспекты): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1982.

Хабибулин Э.Г. Энергетическая ценность макрофитов и содержание в них фосфора и азота // Первая Всес. конф. по высш. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. – Борок, 1977. С. 148–150.

Контрольные вопросы

1. Чем отличается содержание понятий «первичная продукция» и «чистая первичная продукция»?
2. В чем заключается определение фитомассы методом уксоных площадок?
3. Какие известны способы пересчета фитопродукции в энергетическом выражении?
4. Какие коэффициенты используют для расчета продукции гидрофитов, низкотравных и высокотравных макрофитов?
5. Как влияет на скорость распада растений время взятия уксов и географическое положение водных объектов?
6. Какие биотические и абиотические факторы влияют на деструкционные процессы макрофитов?

Глава 3. Жизненные формы водных растений

3.1. Жизненная форма и связанные с ней понятия

Основная идея

Сравнивая водную флору – обитателей морей и пресных вод с флорой сухопутной, мы прежде всего поразимся многотипностью и разнообразием первой и однотипностью и однообразием второй.

К.И. Мейер

Смысловые связи

Жизненная форма (биоморфа) – критерии выделения – сходство и различия – алгоритм описания жизненных форм растений вод.

Ключевые слова

Жизненная форма (биоморфа), онтобиоморфа, экоморфа, экобиоморфа, форма роста, фенобиоморфа, морфотип.

В предисловии к своей книге «Экологическая морфология растений» Иван Григорьевич Серебряков писал о необходимости отдельной работы по жизненным формам «амфибий и водных растений» [Серебряков, 1962, с. 4]. Эту работу он намечал, но, к сожалению, осуществить не успел. Акцент на данную группу растений был сделан не случайно, поскольку традиционно наибольшее внимание уделялось наземным растениям, растения водоемов выпадали из поля зрения исследователей. Можно выделить две основные причины этого: 1) слабое знание многими флористами водных растений и отсутствие интереса к ним у многих ботаников и 2) наличие методических трудностей, связанных с извлечением, хранением и идентификацией растений, а также сложности, обусловленные их полиморфизмом, высокой гибридогенной активностью, сезонной и экологической изменчивостью.

Вопрос определения жизненной формы (биоморфы) растений вод достаточно сложен и неоднозначен. Усугубляется он еще и тем, что до сих пор биологические особенности растений различных водных объектов изучены очень слабо. Поэтому отнесение одного и того же вида к той или иной жизненной форме базируется либо на умозрительных заключениях, либо на более ранних работах различных авторов, которые подчас не подкреплены наблюдениями в природе. Именно поэтому биоморфология растений водоемов и водотоков оставалась практически невостребованной вплоть до начала этого века. Исключение составили работы Н.П. Савиных по вероникам секции *Veccabunga* Hill и А.Г. Лапирова по рдесту гребенчатому и сусаку зонтичному. Лишь в последнее время под руководством этих исследователей началось детальное биоморфологическое исследование растений вод, которое уже дало очень интересные результаты. В обобщенной форме они отражены в главе IV «Биоморфология водных и при-

брежно-водных растений» коллективной монографии «Современные подходы к описанию структуры растений».

У исследователей жизненных форм растений вод неизбежно возникает вопрос: возможно ли при изучении биоморф водных и прибрежно-водных растений использовать методические подходы и терминологию, применяемую при работе с наземными растениями? Несмотря на специфику растений вод на этот вопрос можно дать утвердительный ответ. При этом, как и для наземных растений, при характеристике и классификации жизненных форм растений вод используются разнообразные подходы и большое число различных понятий, так или иначе связанных с изучением внешнего вида растений: биоморфа, онтобиоморфа, экоморфа, экобиоморфа, форма роста, фенобиоморфа, морфотип и др. Аналитический обзор этих понятий представлен в лекции Н.П. Савиных [2003] «О жизненных формах водных растений», опубликованной в материалах Школы по гидрботанике (п. Борок, 8–12 апреля 2003 г.); извлечения из лекции представлены ниже.

Хрестоматийный материал

Н.П. Савиных

О жизненных формах водных растений

В истории изучения жизненных форм выделяются три эпохи: физиономическая, экологическая, сравнительно-морфологическая. В этом направлении работали многочисленные отечественные и зарубежные ботаники. Наиболее значительный вклад в учение о жизненных формах внесли И.Г. и Т.И. Серебряковы и их последователи. Они разработали эколого-физиономическое (зависимость жизненных форм от климата), сравнительно-морфологическое (зависимость жизненных форм от типа роста и других биологических признаков) и эволюционное направления в изучении биоморф. Во многом благодаря этим исследованиям в последней четверти прошлого века возникла и окончательно оформилась особая отрасль биологической науки – биоморфология. Термин «биоморфа» был введен Б.М. Козо-Полянским и долгое время употреблялся для обозначения биолого-морфологических особенностей таксонов, главным образом. Позднее этот термин стали использовать как синоним понятия «жизненная форма».

Впервые термин «биоморфология» (*Biomorphologia*, от греч. *bios* – жизнь, *morphe* – тело, *logos* – учение; англ.: *biomorphology*) применил А.П. Хохряков. Биоморфология – учение о жизненных формах (биоморфах) организмов, их строении, развитии в онтогенезе, распространении, экологии и эволюции. В системе биологических наук биоморфология находится на стыке экологии, морфологии, систематики, биологии развития, физиологии, биоценологии, биогеографии, эволюционного учения. Часто биоморфология рассматривается как синоним экологической морфологии, экобиоморфологии, эпиморфологии <...>.

Жизненная форма, биоморфа (*Biomorpha*, от греч. *bios* – жизнь, *morpha* – форма, образ; англ.: *biomorph*, *life form*, *growth form*, *biological form*, *dormancy form*) – общий облик (габитус) растения, обусловленный своеобразием системы его надземных и подземных вегетативных органов, формирующихся в онтогенезе в результате роста и развития растения в определенных условиях среды [Серебряков, 1962]. В последнее время все чаще в характеристику жизненной формы включают тип соцветия, особенно в понимании цветорасположения [Troll, 1964].

В зависимости от условий обитания жизненная форма может меняться, что справедливо было замечено еще Теофрастом. Изменяется жизненная форма и в онтогенезе растения, как у деревьев. У многих вегетативно-подвижных трав (*Veronica chamaedrys*)

растение меняется в течение жизни от моноцентрического через неявнополицентрическое к явнополицентрическому, поэтому жизненную форму определяют по внешнему виду растений зрелого генеративного возрастного состояния. Эту жизненную форму А.П. Хохряков предложил считать **основной**. Габитус растений отдельных возрастных состояний предложено называть **онтобиоморфой**.

В отличие от экологических групп, жизненная форма отражает приспособленность растений ко всему комплексу факторов внешней среды. Иногда все же при описании растений дополнительно к морфологическим признакам используют и некоторые экологические характеристики. В этом случае используют уточняющие понятия, такие, как **экоморфа** и **экобиоморфа**. Жизненные формы часто формируются у неблизкородственных растений, обитающих в сходных условиях среды. Поэтому они представляют собой аналоги на уровне организмов и используются как таксономические категории разного ранга при классификациях биоморф.

Форма роста – внешний вид растения, выделяемый по структуре побегов: длине междоузлий или положению их в пространстве. Выделяются такие формы роста, как «растение с побегами полурозеточными», «растение ползучее» или «растение стелющееся». Часто под формой роста понимают способ разрастания особи. У растений длиннокорневищных форма роста геофильная, у растений обильноветвящихся с небольшими годичными приростами – подушковидная.

Очевидно, что в широком смысле понятия «жизненная форма» и «форма роста» являются синонимами (как в последнем случае), а в узком смысле форма роста представляет собой, как в первом варианте, одну из характеристик жизненных форм. Иногда в связи с различиями в подходах и целях исследования в понятие «жизненная форма» вкладывается дополнительный смысл. Так, для обозначения биоморф, сходных по ценотическим свойствам, Б.А. Юрцев ввел понятие ценобиоморфа и определил группы как лесные, степные и т.п. Очевидно, что в этом случае выделяется совсем не жизненная форма в обычном понимании, а группа растений, обитающих в одном фитоценозе. Эти группы в последнее время определяют как эколого-ценотические.

Характеризуя ритм развития и габитус высокогорных растений и растений Крайнего Севера, А.П. Хохряков отметил у них интересную особенность: во время цветения особи имеют вид подушки, а ко времени плодоношения междоузлия цветоносных побегов вытягиваются. Эту особую стратегию роста с удлинением междоузлий в период плодоношения он назвал **фенобиоморфой**.

Экобиоморфа (*Oecobiotomorpha*, от греч. *oecos* – дом и форма жизненная) – совокупность видов (иногда и внутривидовых таксонов), имеющих сходные форму роста, биологические ритмы, а также эколого-физиологические, в том числе приспособительные и средообразовательные особенности. При выделении экобиоморф учитывается жизненная форма и характер местообитания (напр.: травы корневищные мезофильные). Часто экобиоморфы рассматривают как «типичные адаптационные организменные системы, существующие в определенных условиях среды» и выделяют по морфологическим, биологическим, анатомическим, экологическим, физиолого-биохимическим признакам. В самом широком смысле понятие экобиоморфы используют как синоним жизненных форм. Хотя совершенно очевидно, что экобиоморфа представляет собой характеристику с использованием значительно большего числа разнообразных, и не только структурных, признаков растения.

Экоморфа (*Oecomorpha*, от греч. *oecos* – дом, *morpha* – форма, образ) – группа видов, выделяемых по их сходному отношению к фитоценозу (ценобиоморфы), освещению (гелиоморфы), температуре (термоморфы), почвенному плодородию (трофоморфы), увлажнению (гигроморфы). Понятие «экоморфа» представляет собой синоним «экологической группы», так как отражает особенности растений по отношению к одному из факторов биотопа. Этот термин иногда используют для характеристики жиз-

ненной формы, обусловленной влиянием условий среды (бук на равнине – дерево, в высокогорьях – кустарник). Только в этом случае понятия «экоморфа» и «жизненная форма» являются синонимами.

Жизненная форма – понятие общебиологическое. В связи с работами И.Х. Шаровой его все больше используют зоологи для характеристики приспособительных типов организмов с внешним сходством. Совершенно справедливо И.Х. Шарова и В.А. Свешников предлагают различать понятия «жизненная форма» и «морфологический тип». По их представлению, **морфотип** – внешнее строение организма без учета экологических критериев, совокупность признаков, характеризующих тот или иной таксон в систематике животных. Морфологические типы могут не совпадать с жизненными формами. Так, жизненная форма «уплощенные обитатели трещин в почве» включает жуков из разных семейств с разным обликом, отражающим принадлежность к определенной систематической группе. В этом случае к одной жизненной форме – уплощенные трещинные обитатели – относится несколько морфотипов: жужелицы, чернотелки, почвенные клопы. Все они темные, плоские, со слабым зрением. Но в них всегда можно узнать представителей разных отрядов.

В других случаях один морфотип включает несколько жизненных форм. Так, морфотип «лягвообразные амфибии» (особый, не повторяющийся в других систематических группах) образует широкий спектр жизненных форм: плавающие (лягушки), сухопутные (жабы), лазающие (квакши). У них имеются особые приспособления к плаванию, зарыванию в почву, лазанию по деревьям. Все это свидетельствует о том, что жизненные формы обладают определенными чертами габитуса, отражающими сходные приспособления видов к определенному образу жизни в конкретных экологических системах. Эти авторы определяют жизненную форму как сходную морфоэкологическую организацию группы организмов на любой фазе жизненного цикла с разной степенью родства, отражающую характерные черты их образа жизни в определенной экосистеме.

Очевидно, что жизненная форма отражает приспособления организма ко всему комплексу внешних условий биогеоценоза. Экологическая группа – это совокупность организмов, обладающих сходными приспособлениями лишь к одному фактору среды. Одну экологическую группу обычно представляют разные жизненные формы. Так, экологическая группа «планктон» представлена такими жизненными формами: шаровидной (трохофора и икринка рыб), зонтиковидной (медуза, пелагическая голотурия из иглокожих), формами, парящими на перистых придатках (многощетинковый червь и веслоногий рачок). То же самое можно наблюдать и у растений: группа ксерофитов представлена деревьями (эвкалипты, сосны), кустарниками (кустарниковый дуб), многочисленными травами (ковыли). Необычайно важно при исследованиях растений с рассматриваемых позиций различать особенно два последних понятия: жизненная форма и экологическая группа.

*Гидрботаника: методология, методы:
Материалы школы по гидрботанике (п. Борок, 8–12 апреля 2003 г.)*

Учитывая все вышеизложенное, заметим, что понятие жизненная форма используется в современной литературе в узком и широком смысле. Здесь мы употребляем его в узком смысле [по И.Г. Серебрякову, 1962].

Анализ ряда растений водоемов и водотоков (из различных экологических групп) умеренных широт с биоморфологических позиций, проведенный доктором биологических наук, профессором Н.П. Савиных (Киров) и ее учениками [Лелекова, 2006; Петухова, 2008; Вишницкая, 2009; Мальцева, 2009], позволил ей создать и апробировать для характеристики жизненных форм водных растений следующий алгоритм [Савиных, 2003], включающий 17 основных показателей:

1. Число плодоношений (монокарпики, поликарпики).
2. Длительность жизни особей (однолетники, вегетативные одно-малолетники, двулетники, многолетники).
3. Степень вегетативной подвижности (вегетативно подвижные, вегетативно неподвижные).
4. Степень воздействия особи на среду обитания (моноцентрические, явнополицентрические, неявнополицентрические, ацентрические).
5. Длительность жизни надземных осей (травы, древесные растения).
6. Тип морфологической дезинтеграции (специализированная, неспециализированная).
7. Время морфологической дезинтеграции (ранняя, поздняя, нормальная).
8. Степень морфологической дезинтеграции (частичная, полная).
9. Характеристика растения по типу подземных органов (стержнекорневые, кистекорневые, корневищные, в том числе – длиннокорневищные или короткорневищные, с корневищами гипогенными или эпигенными, столонообразующие, клубневые) и ряду других коммуникационных структур, в том числе – укореняющихся в грунте водных побегов.
10. Длительность жизни листьев (летнезеленые, летнезимнезеленые).
11. Количество генераций листьев и их тип.
12. Тип побега по длине междоузлий (длиннопобеговые, розеточные, полурозеточные).
13. Тип побега по положению в пространстве (ортотропные, плагиотропные, восходящие).
14. Тип побега по отношению к водной поверхности.
15. Тип соцветия с позиций синфлоресценции.
16. Модель побегообразования (моноподиальная розеточная, моноподиальная длиннопобеговая, симподиальная полурозеточная, симподиальная длиннопобеговая симподиальная розеточная) (рис. 21). Для некоторых видов (например, вероника ложноключевая) целесообразно указывать и варианты побегообразования.
17. Жизненные формы по С. Raunkiaer [1934], то есть в связи с положением почек возобновления (геофиты, гидрофиты).

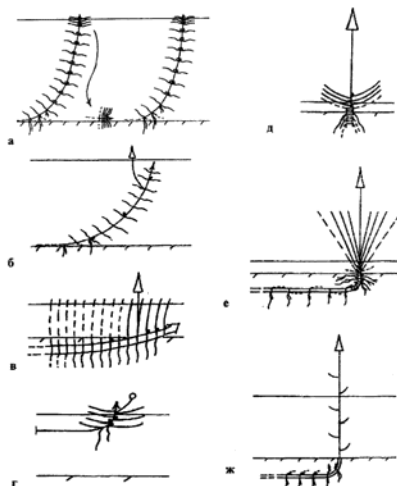


Рис. 21. Модели побегообразования и некоторые типы побегов гидро- и гелофитов [по: Лелекова, 2006],

где **а-в** моноподиальные модели (побеги поликарпические): **а** – полурозеточная (болотник болотный), **б** – длиннопобеговая (побеги плагиотропные всплывающие; элодея); **в** – розеточная (побеги плагиотропные; сусак); **г-ж** – симподиальные модели (побеги монокарпические): **г** – верхнерозеточная (побеги анизотропные; телорез); **д** – полурозеточная (побеги ортотропные; частуха); **е** – среднерозеточная (побеги анизотропные; ежеголовник); **ж** – длиннопобеговая (по-

беги анизотропные; тростник). Почки возобновления затушеваны. У моноподиально нарастающих трав верхушечные почки также являются почками возобновления.

При этом при создании схематических изображений побеговых систем различных растений водоемов и водотоков возможно использование следующих условных обозначений (рис. 22):

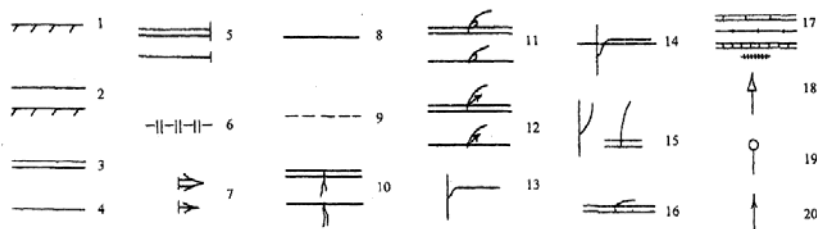


Рис. 22. Условные обозначения для схематических изображений жизненных форм [по: Лелекова, 2006],

Где 1 – уровень грунта, 2 – уровень воды, 3 – многолетние части побегов, 4 – однолетние части побегов, 5 – обрыв, 6 – повторение элементов строения побеговых систем, 7 – верхушечные почки побегов, 8 – живые части побегов, 9 – отмершие части побегов, 10 – придаточные корни, 11 – пазушные почки возобновления, 12 – боковые побеги, 13 – погруженный лист, 14 – плавающий лист, 15 – воздушный лист (либо частично или полностью погруженный лист, не отличающийся по строению от остальных листьев срединной формации данного побега), 16 – чешуевидный лист, 17 – метамеры побегов с короткими и длинными междоузлиями, 18 – соцветие, 19 – цветок, 20 – вегетативный побег.

Учитывая вышеназванные признаки и условные обозначения, описания и схемы растений могут выглядеть следующим образом [Лелекова, 2006, Петухова, 2008, Вишницкая, 2009]:

- Водокрас обыкновенный (*Hydrocharis morsus-ranae*) – столонно-розеточный поликарпик; вегетивно-подвижный явнополицентрический однолетник вегетативного происхождения с ранней полной специализированной морфологической дезинтеграцией с парциальными образованиями из вегетативных полурозеточных побегов и монокарпических моноциклических побегов замещения 5-и – 6-и порядков ветвления, специализированными органами вегетативного размножения и возобновления – турионами двух типов, сокращенным онтогенезом Г-типа, Г2-подтипа; гидрофит (рис. 23).

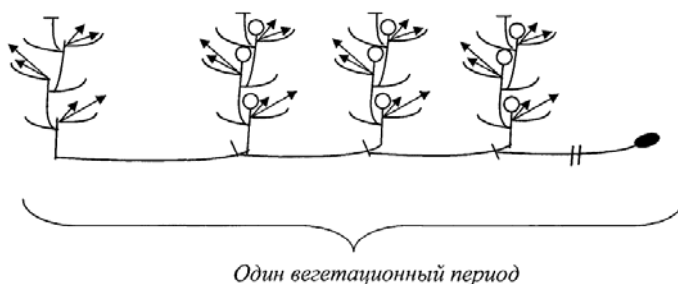


Рис. 23. Схема строения побеговой системы водокраса обыкновенного [по: Петухова, 2008]

- Сабельник болотный (*Comarum palustre*) – многолетний летнезелёный вегетивно подвижный, неявнополицентрический стланик, с эпигеогенными корневищами, неспециализированной нормальной частичной морфологической дезинтеграцией, с удлинёнными анизотропными укореняющимися олигоциклическими монокарпическими побегами; гемисимподиальным нарастанием побеговой системы; поликарпик, ха-

мефит (рис. 24).

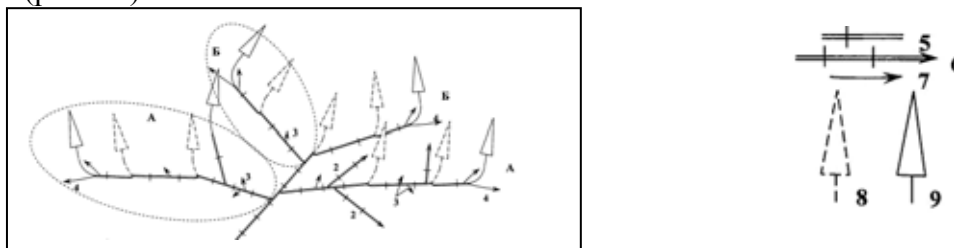


Рис. 24. Схема строения побеговой системы сабельника болотного [по: Вишницкая, 2009]

1 – монокарпические побеги; 2 – олигоциклические вегетативные побеги; 3 – эфемерные побеги; 4 – побеги замещения; 5 – граница годовых приростов; 6 – многолетние вегетативные побеги; 7 – однолетние вегетативные побеги (возможно, многолетние в будущем); 8 – соцветия прошлых лет; 9 – соцветия нынешнего года.

Тростник южный, или обыкновенный (*Phragmites australis*) – травянистый поликарпический летнезеленый вегетативно подвижный явнополицентрический длиннокорневищный многолетник с бахромчатой корневой системой, моноциклическими монокарпическими анизотропными удлиненными побегами с частично погруженными и воздушными листьями, терминальными метельчатыми соцветиями и с полной нормальной специализированной морфологической дезинтеграцией; геофит (рис. 25).

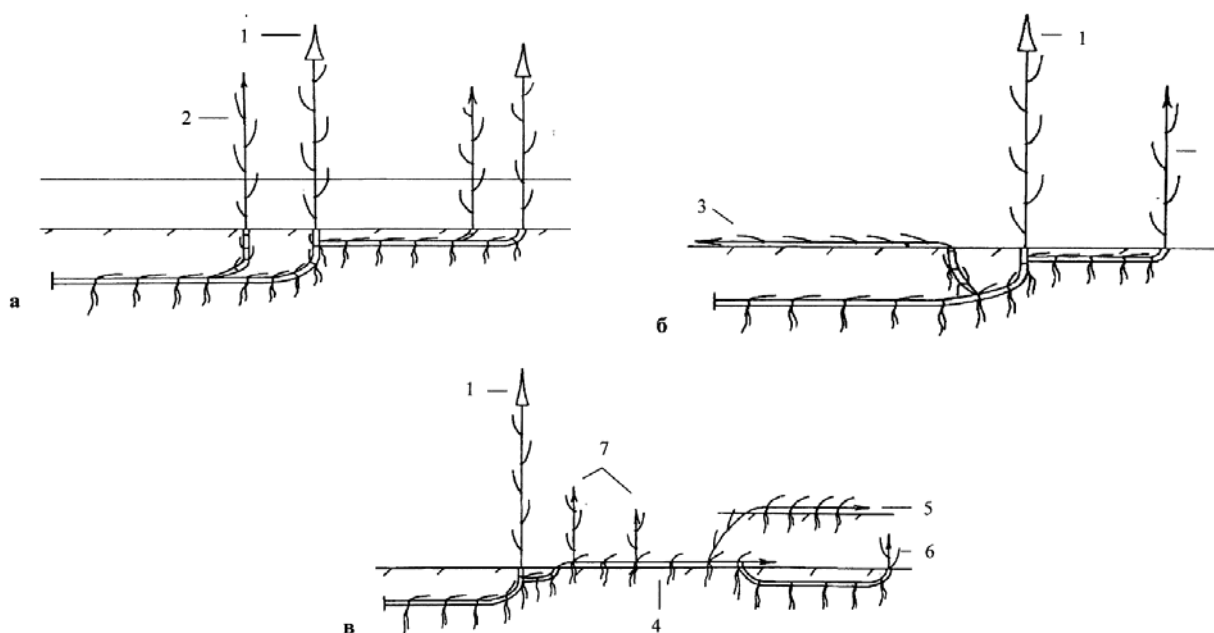


Рис. 25. Схемы фрагментов побеговых систем тростника обыкновенного [по: Лелекова, 2006],

где а – на глубине 0,1-1,5 метра, б – на сухом грунте, в – в условиях избыточного увлажнения: 1 – монокарпический анизотропный удлиненный побег n-го порядка; 2 – побег с неполным циклом развития; 3 – не укореняющаяся плеть n+1 порядка; 4 – укореняющаяся плеть n+1 порядка; 5 – укореняющаяся плеть n+2 порядка; 6 – анизотропный побег n+2 порядка; 7 – ортотропные вегетативные побеги n+2 порядка.

К сожалению, в настоящее время с биоморфологической точки зрения изучено очень небольшое количество растений вод из различных экологических групп. Подобные исследования требуют своего продолжения, поскольку позволят показать своеобразие этой интересной группы растений, облик которых напрямую связан со средой их

обитания.

Резюме

Определение жизненной формы (биоморфы) растений вод требует детального изучения биологических особенностей растений водоемов и водотоков.

При изучении биоморф водных и прибрежно-водных растений возможно использование методических подходов и терминологии, применяемой при работе с наземными растениями.

Алгоритм описания растений, предложенный Н.П. Савиных, позволяет учесть все морфологические особенности растений вод.

Детальные биоморфологические исследования растений водоемов и водотоков начались сравнительно недавно и требуют своего продолжения и расширения.

Рекомендуемая литература

Основная

Гатцук Л.Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1974. Т. 79. Вып. 3. С. 84–101.

Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь: Учебное пособие. – М., 2005.

Лапиров А.Г. Классификация растений водоемов и водотоков и возможность использования системы жизненных форм К. Раункиера // Труды Всероссийской научной конференции «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера» / Под ред. Н.П. Савиных и Ю.А. Боброва. – Киров, 2010. С.113–127.

Савиных Н.П. О жизненных формах водных растений // Гидробиотика: методология, методы: Матер. Школы по гидробиотике (Борок, 8-12 апреля 2003 г.). – Рыбинск, 2003. С. 39–48.

Свириденко Б. Ф. Жизненные формы растений Северного Казахстана // Ботанический журнал. 1991. Т. 76. № 5. С. 687–698.

Свириденко Б.Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. – Омск, 2000.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – М., 1962.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. – М.; Л., 1964. Т. 3. С. 148–208.

Современные подходы к описанию структуры растения: Монография / Под ред. Н.П. Савиных и Ю.А. Боброва. – Киров, 2008.

Дополнительная

Вишницкая О.Н. Биоморфология некоторых сплавинообразующих гигрогелофитов: Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Сыктывкар, 2009.

Лебедева О. А. Биология шелковника волосистостлистного (*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch): Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Сыктывкар, 2006.

Лелекова Е. В. Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-восточной Европейской России: Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Пермь, 2006.

Мальцева Т.А. Биоморфология некоторых кистекорневых гигрогелофитов: Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Сыктывкар, 2009.

Петухова Д.Ю. Биоморфология столонно-розеточных гидрофитов: Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Сыктывкар, 2008.

Raunkiaer C. The life form of plants and statistical plant geography. Oxford, Clarendon, 1934.

Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd. 1.

Контрольные вопросы

1. Почему при биоморфологических исследованиях наибольшее внимание уделялось наземным растениям?
2. Возможно ли при изучении биоморф растений вод использовать методические подходы и терминологию, применяемую для наземных растений?
3. Какое понятие шире – жизненная форма (биоморфа) или экобиоморфа?
4. Верно ли утверждение, что "форма роста – это внешний вид растения, выделяемый по структуре побегов: длине междоузлий или положению их в пространстве"?
5. В широком или узком смысле термины «жизненная форма» и «форма роста» являются синонимами?
6. Кто из авторов впервые применил в научном обиходе термин «биоморфология»?
7. В каком возрастном состоянии жизненную форму растений считают основной?
8. Различаются ли понятия «жизненная форма» и «морфологический тип»?
9. Какие признаки используются в алгоритме описания растений водоемов и водотоков, предложенном Н.П. Савиных?
10. Почему необходимо дальнейшее изучение биоморф растений вод?

Задание для самостоятельной работы

Используя характеристики биоморф растений, выделите составляющие их признаки по алгоритму Н.П. Савиных и сравните их у двух видов растений вод.

Телорез алоэвидный (*Stratiotes aloides*) – столонно-розеточный поликарпик; летне-зимнезеленый вегетативно-подвижный явнополицентрический однолетник вегетативного происхождения с парциальными образованиями из олигоциклических монокарпических побегов с интеркалярными соцветиями, с ранней полной специализированной морфологической дезинтеграцией; гидрофит (рис . 26).

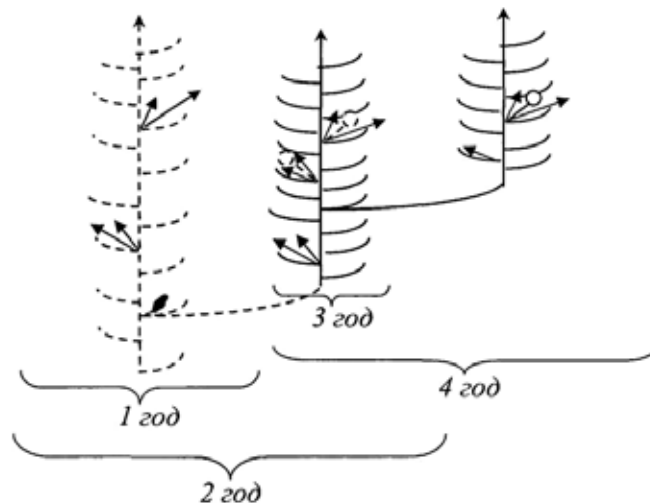


Рис. 26. Схема строения побеговой системы телореза алоэвидного [по: Петухова, 2008]

Стрелолист стрелолистный (*Sagittaria sagittifolia*) – травянистый поликарпик; летне-зеленый вегетативно подвижный явнополицентрический столонно-клубневой однолетник вегетативного происхождения с мочковатой корневой системой, среднерозеточным диклическим анизотропным и полурозеточными моноциклическими ортотропными монокарпическими побегами с погруженными, плавающими и воздушными листьями, терминальными брактеозными соцветиями и с полной ранней специализированной морфологической дезинтеграцией; гелофит (рис. 27).

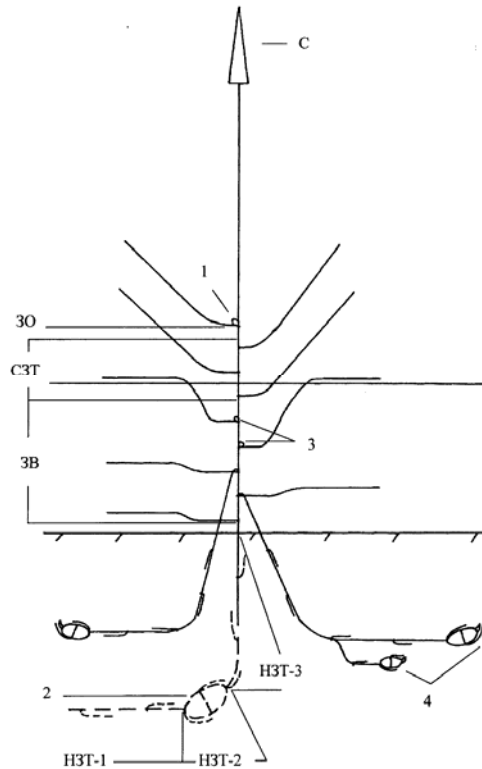


Рис. 27. Схема строения монокарпического дициклического побега стрелолиста обыкновенного [по: Лелекова, 2006],

где 1 – пазушная почка, развивающаяся в побег последующего порядка симподия текущего года; 2 – перезимовавший отмирающий клубень; 3 – пазушные почки, реализующиеся в столоны с клубнями; 4 – клубни текущего года; Структурно-функциональные зоны побега: С – соцветие; 30 – обогащения; СЗТ – средняя торможения; ЗВ – возобновления; НЗТ-1, ... НЗТ-3 – составляющие нижней зоны торможения с разными функциями.

3.2. Классификации жизненных форм водных макрофитов

Основная идея

Классификация есть логическая операция, которая заключается в разбиении данного множества объектов на подмножества, или классы, причем под классом подразумевается совокупность объектов, имеющих общие признаки, отличающие объекты, относящиеся к данному классу, от других объектов, которые такими признаками не обладают.

В.Д. Александрова

Смысловые связи

Система жизненных форм – единицы классификации – параметры выделения.

! Ключевые слова

Растения вод, классификации биоморф, тип, подтип, класс, группа.

В первом подразделе главы 1 при рассмотрении классификаций экологических групп растений водоемов и водотоков мы уже частично касались построений, включа-

ющих жизненные формы (эколого-морфологический подход). Как пример этого были представлены классификации датских ботаников Е. Варминга и Х. Раункиера, а также современные построения Б.Ф. Свириденко [1991, 2000] и Н.П. Савиных [2003, 2010]. Говоря о схемах двух последних авторов, мы отмечали, что у Б.Ф. Свириденко жизненная форма рассматривается в широком смысле слова, как экобиоморфа, а у Н.П.Савиных [2003] – в узком [по И.Г. Серебрякову, 1962]. Поскольку эти две классификации на настоящий момент наиболее полно представляют системы жизненных форм растений вод, именно их подробному рассмотрению и будет посвящен настоящий раздел. Признаки, характеризующие основные таксоны в этих системах, представлены в таблице.

Таблица 17

Сравнение системы жизненных форм Б.Ф. Свириденко и Н.П.Савиных

Таксоны	Б.Ф. Свириденко	Н.П. Савиных
Отдел	Главный таксон, объединяющий все экобиоморфы цветковых гидрофитов	Главный таксон, объединяющий все водные растения
Типы	Выделены по продолжительности большого жизненного цикла: типы многолетних поликарпических (с зимующими почками) и однолетних монокарпических (без зимующих почек) форм	Выделены на основании числа плодоношений: поликарпики и монокарпики
Подтипы	Выражают степень связи видов с грунтом как средой обитания и позволяют оценить роль этой среды в морфогенезе укореняющихся и свободноплавающих экобиоморф	Учитывают длительность жизни особей. Выделены 4 подтипа: многолетники, вегетативные однолетники, двулетники и однолетники
Классы	Учитывают способы переживания растением неблагоприятного времени года, типы и расположение зимующих почек, а также особенности структуры надземных и подземных побегов	Учитывают способность растений к вегетативной подвижности и степень воздействия особи на среду обитания. Выделено 7 классов. Подклассы отличаются длительностью жизни надземных осей. Их в системе жизненных форм 3
Группы	Соответствуют традиционным физиономическим группам гелофитов, плейстофитов и гидатофитов	Учитывают тип морфологической дезинтеграции
Подгруппы	Не выделяются	Учитывают тип подземных органов, число центров воздействия на среду.
Секции	Учитывают линейные размеры растений, а также некоторые специфические черты биологии и морфологии: листорасположение (для длиннопобеговых), форму листовых пластинок и их развитость, наличие ловчих камер, форму листочков, особенности цветения	Учитывают положение побега в пространстве, в средах водной и воздушной, тип побегов по длине междоузлий, положение почек возобновления

Б.Ф. Свириденко система построена с позиций множественной классификации по принципу комплементарности, когда каждый следующий признак дополняет предыдущий. По такому методу «сетки» [Гатцук, 1974] североказахстанские цветковые гидрофиты подразделены на 10 классов (рис. 28).

Цветковые водные травы						
многолетние						однолетние
укореняющиеся						укореняющиеся
корневищные	клубневые	столонные	турионовые	плавающие	турионовые	без почек
длиннопобеговые	1	3	5	6	8	10
розеточные	2	4		7		
листецовые					9	

Рис. 28. Классы экобиоморф цветковых гидрофитов Северного Казахстана [по: Б.Ф.Свириденко, 1991], где

1 – длиннопобеговые корневищные, 2 – розеточные корневищные, 3 – длиннопобеговые клубневые, 4 – розеточные клубневые, 5 – длиннопобеговые столонные, 6 – длиннопобеговые турионовые (укореняющиеся), 7 – розеточные турионовые, 8 – длиннопобеговые турионовые (свободноплавающие), 9 – листецовые турионовые, 10 – длиннопобеговые без зимующих почек. Сплошным черным цветом отмечены зимующие части. Стрелками показаны почки возобновления, точками – семена.

Подобная система экобиоморф в значительной степени облегчает описание растительных сообществ и отдельных представителей этой группы растений, но не решает проблемы возможного сравнения водных и наземных растений.

Система биоморф растений вод Н.П.Савиных [2003], уточненная и дополненная совместно с ее учениками [Лелекова, 2006, Петухова, 2008, Вишницкая, 2009, Мальцева, 2009] является наиболее полной и детально проработанной, охватывающей водные, прибрежно-водные и околводные растения. Последний, переработанный вариант [Савиных, 2010 а] содержит 3 типа, 7 подтипов, 10 классов. Эта система жизненных форм выглядит следующим образом.

Отдел Водные и прибрежно-водные растения

Тип 1. Поликарпики Подтип 1. Многолетники

Класс 1. Вегетативно-неподвижные

Подкласс 1. Травы

Группа А. Моноцентрические

Подгруппа а. Плотнокустовые (отдельные виды *Carex L.*)⁴

Подгруппа б. Короткорневищные кистекорневые (*Alisma plantago-aquatica*)

Группа Б. Неявнополицентрические

Подгруппа а. Короткорневищные (*Butomus umbellatus*)

Класс 2. Вегетативно-подвижные

Подкласс 1. Древесные растения

Группа А. Неявнополицентрические

⁴ В скобках указаны модельные виды.

Подгруппа а. Стланики (Comarum palustre)

Подкласс 2. Травы

Группа А. Неявнополицентрические

Подгруппа а. Стелющиеся с эпигеогенными корневищами (Menyanthes trifoliata, Nymphaea)

Группа Б. Явнополицентрические

Подгруппа а. Длиннокорневищные (Persicaria amphibia)

Группа В. Неявнополицентрические

Подгруппа а. Длиннокорневищные (Scirpus lacustris)

Подтип 2. Малолетники

Класс 1. Вегетативно-неподвижные

Подкласс Травы

Группа А. Неявнополицентрические

Подгруппа а. Кистекорневые замещающие двулетники (Caltha palustris с несколькими ортотропными монокарпическими побегами)

Группа Б. Явнополицентрические

Подгруппа а. Кистекорневые замещающие двулетники (Caltha palustris с анизотропными монокарпическими побегами)

Группа В. Моноцентрические

Подгруппа а. Кистекорневые замещающие двулетники (Caltha palustris с одним ортотропным монокарпическим побегом)

Класс 2. Вегетативно-подвижные

Подкласс 1. Травы

Группа А. Явнополицентрические

Подгруппа а. Поверхностноползучие верхнерозеточные (Calla palustris)

Подгруппа б. Длиннокорневищные (Sparganium angustifolium.)

Подгруппа в. Столонно-розеточные (Stratiotes aloides)

Подтип 3. Однолетники вегетативного происхождения

Класс 1. Вегетативно-подвижные

Подкласс 1. Травы побеговые

Группа А. Явнополицентрические

Подгруппа а. Подземно-столонно-клубневые (Potamogeton pectinatus)

Подгруппа б. Столонно-розеточные (Hydrocharis morsus-ranae)

Группа Б. Моноцентрические

Подгруппа а. С всплывающими удлиненными побегами (Myriophyllum verticillatum)

Группа В. Ацентрические

Подгруппа а. Всплывающие укореняющиеся

Секция а. Полурозеточные (Batrachium trichophyllum)

Секция б. Верхнерозеточные (*Callitriche palustris*)
Секция с. Длиннопобеговые (*Potamogeton compressus*)
Подгруппа б. Свободноплавающие (*Utricularia vulgaris*)
Подкласс 2. Листецовые травы
Группа А. Ацентрические
Подгруппа а. Свободноплавающие (*Lemna minor*)
Подгруппа б. Погруженные (*Lemna trisulca*)

Тип 2. Олигокарпики

Подтип 1. Многолетники

Класс 1. Вегетативно-неподвижные

Подкласс 1. Травы

Группа А. Неявнополицентрические

Подгруппа а. Замещающие многолетники (*Cicuta virosa* с несколькими монокарпическими побеговыми)

Группа Б. Моноцентрические

Подгруппа а. Замещающие многолетники (*Cicuta virosa* с одним монокарпическим побегом)

Подтип 2. Малолетники

Класс 1. Вегетативно-подвижные

Группа А. Явнополицентрические (*Oenanthe aquatica* при полегании побегов)

Класс 2. Вегетативно-неподвижные

Группа А. Моноцентрические (*Oenanthe aquatica*)

Тип 3. Монокарпики

Подтип 1. Малолетники

Класс 1. Вегетативно неподвижные

Группа А. Моноцентрические

Подгруппа а. Кистекорневые (*Oenanthe aquatica*)

Подтип 2. Однолетники

Класс 1. Вегетативно неподвижные

Группа А. Моноцентрические

Подгруппа а. Кистекорневые (*Ranunculus sceleratus*)

Подгруппа б. Стержнекорневые (вероники из группы *Veronica anagallis-aquatica*, в частности – *V. heureca*).

Как отмечает сам автор (Н.П. Савиных), в данной классификации обозначены лишь подходы к характеристике жизненных форм водных растений по методике И.Г. Серебрякова [1964] с использованием традиционных таксономических категорий. При этом использование максимально возможного числа характеристик позволяет точнее описать биоморфу вида и определить ее место в системе жизненных форм.

Подробная характеристика преобладающих биоморф растений вод была дана в работе Н.П. Савиных [2010 б] «О жизненных формах растений водоемов и водотоков», представленной на проходившей в п. Борок I (VII) Международной конференции по водным макрофитам «Гидробиотика 2010» (9-13 октября 2010 г.).

Н.П. Савиных

О жизненных формах растений водоемов и водотоков

Остановимся на характеристике преобладающих биоморф растений водоёмов и водотоков.

Древесные растения представлены стелющимся кустарником *Comarum palustre* L. – сабельником болотным [Вишницкая, 2009]. Это вегетативно-подвижное летне-зелёное растение формирует сплавины, обеспечивая тем самым зарастание водоёмов. Как и у большинства стелющихся наземных растений, нарастание побеговых систем у сабельника акросимподиальное. Оно возможно благодаря формированию на верхушке побега к осени особого вегетативного терминального комплекса. <...> Структурный элемент побеговой системы у сабельника — универсальный модуль в нашем понимании – олигоциклический монокарпический побег. Модель побегообразования [термин по: Серебрякова, 1977] гемисимподиальная длиннопобеговая [Вишницкая, 2009]. У монокарпического побега после цветения отмирает только соцветие, поэтому растение отнесено к стелющимся кустарникам. Благодаря спящим почкам побеговая система способна в течение длительного времени осваивать занятую территорию неоднократно, обеспечивая нарастание и утолщение сплавины и дополнительное скрепление её вновь образующимися придаточными корнями.

Водные травы с эколого-биологических позиций впервые классифицировал Х. Раункиер [Raunkiaer, 1934], выделив среди них два биологических типа: гелофиты с почками возобновления в водном грунте и гидрофиты с почками возобновления в воде. С современных позиций эти растения, обычно определяемые в большей части флористических сводок как многолетние травы, чрезвычайно разнообразны.

Корневищные травы представлены биоморфами аналогичными наземным травам с эпигеогенными и гипогеогенными корневищами. Стелются по поверхности субстрата и укореняются, погружаясь в него частично, подобно травам с эпигеогенными корневищами, особи летне-зелёных трав *Menyanthes trifoliata* L. – вахты трёхлистной и *Calla palustris* L. – белокрыльника болотного. У них, как и у сабельника, к осени формируются терминальные комплексы, но не вегетативные, а вегетативно-генеративные. Эти структуры содержат терминальные соцветия, обеспечивая раннее цветение растений. <...> Оба эти вида не имеют выраженных центров закрепления и воздействия на среду обитания и являются ацентрическими длиннопобеговыми. <...> Эти три сплавинообразующих гирогелофита детально изучены и описаны О.Н. Вишницкой [2009].

Особое место среди гидрофитов занимают растения со стелющимися по поверхности грунта укороченными побегами с многочисленными придаточными стеблеродными корнями. Эти моноподиально нарастающие розеточные травы *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Nymphaea candida* C. Presl и родственные им виды, гибриды и формы. По архитектуре побеговых систем и модели побегообразования они аналогичны таким наземным травам, как виды родов *Geum*, *Alchemilla*, и имеют два типа специализированных побегов. Оси n-го порядка у них всегда многолетние, вегетативные, с ассимилирующими органами, они занимают, закрепляют и удерживают территорию, содержат определённый запас питательных веществ. Боковые оси однолетние, в виде разнообразных флоральных единиц. В данном случае – одиночные цветки, которые обеспечивают семенное размножение. Такие растения G. Hutchinson [1975] называл, согласно классификации Х. Раункиера, гидрогемикриптофитами. Е.В. Лелекова [2006] предложила характеризовать их как водные гемикриптофиты, что по сути одно и то же. Растения с подобным типом развития побеговых систем есть и среди низкотравных гелофитов (термин по: Папченков, 1985, 2001, 2003). Это в частности *Butomus umbellatus* L. Флоральные

единицы у него представлены особыми соцветиями на длинных цветоносах [Савиных, Лелекова, 2006].

Гелофиты (в смысле Х. Раункиера [1934]) – растения с почками возобновления в водном грунте – не редки среди растений водоёмов и водотоков. Они входят в состав двух экотипов В.Г. Папченкова. Длиннокорневищные травы с «гипогегенными корневищами»⁵ – многие виды рдестов, осок и др. Для них, в отличие от наземных трав, типично ветвление в геофильной части побега. В один год за счёт монокарпических побегов, формирующихся из верхушечных и пазушных почек геофильных побегов, развивается несколько цветущих и побегов с неполным циклом развития. В результате оформляется несколько центров воздействия особи на среду, которые одновременно являются и центрами её закрепления, что очень важно в условиях подвижной водной среды. ...

Столонно-клубневые травы представляют в рассматриваемой группе растений *Sagittaria sagittifolia* L. и *Potamogeton pectinatus* L. Побеги стрелолиста, как и у наземных трав, проходят в своём развитии фазы почки, геофильного побега (столона, клубня, базального участка побега текущего года в грунте), вегетативного ассимилирующего и вегетативно-генеративного побега в надгрунтовой и надводной частях. В последней фазе развития побегу также свойственно итеративное ветвление. В результате в надгрунтовой части образуется несколько вегетативно-генеративных побегов последовательных порядков ветвления, усиливающих энергию семенной репродукции особи. У гидрофита *P. pectinatus* итеративное ветвление есть и в геофильной части. Как показано А. Г. Лапириным, число клубней в одном жизненном пространстве этого растения (возможно, одного клона) к осени может достигать 100. Морфологическая дезинтеграция ранняя, поэтому особи, несмотря на значительный габитус и большие занятые пространства, являются летне-зелёными однолетниками вегетативного происхождения с фенобиоморфой явнополицентрического растения.

Водная среда способствует дедифференциации клеток постоянных тканей растений с образованием не только сериальных почек, но и придаточных корней, а также неспециализированной морфологической дезинтеграции за счёт перегнивания отдельных участков междоузлий и целых базальных участков побегов. Поэтому среди гидрофитов нередки растения, лежащие под тяжестью собственного тела и укореняющиеся в грунте, особенно при понижении уровня воды. Они способны в результате периодического укоренения, неограниченного моноподиального нарастания, наличия пазушных соцветий к образованию олиго- и даже полициклических побегов с интеркалярными флоральными единицами, построенными по типу двойной фрондозной кисти. Все они являются летне-зелёными вегетативно-подвижными однолетниками вегетативного происхождения с неспециализированной морфологической дезинтеграцией. Побеговые системы этих растений развиваются по двум моделям побегообразования: моноподиальной длиннопобеговой у *Myriophyllum verticillatum* L. и моноподиальной полурозеточной *Callitriche palustris* L. О существовании последней мы лишь предполагали при характеристике наземных трав. Описана она у водных растений Е.В. Лелековой [2006]. Естественно, из-за ранней морфологической дезинтеграции мы не можем увидеть крупные системы побегов у особей этих видов, но наблюдения за сезонным развитием их позволило сделать данное заключение. Вероятно, эти растения существуют некоторое время в виде явнополицентрической фенобиоморфы, но встречаются обычно в виде ацентрических и даже моноцентрических растений.

⁵ Название понятия поставлено в кавычках в связи с тем, что типичные гипогегенные корневища формируются из резидов, составляющих многолетние подземные органы длиннокорневищных растений после отмирания надземной части побегов.

Особое место среди подобных гидрофитов занимают симподиально нарастающие травы, особенно виды рода *Batrachium*. У этих растений при итеративном ветвлении и развитии побеговых систем по тому же типу, что и у *P. lucens*, к концу вегетационного сезона формируются розеточные побеги замещения. При отделении от материнского организма они также приобретают статус особых диаспор, а при успешном укоренении способны стать после зимнего перерыва дочерними особями. Эти растения подобны болотнику по стратегии перенесения неблагоприятного для роста и развития периода года (в виде диаспор – розеточных побегов), но различаются по модели побегообразования. По-видимому, все свободно плавающие длиннопобеговые и полурозеточные водные травы следует считать однолетниками или, в крайнем случае, малолетниками вегетативного происхождения.

Высоко адаптированы к условиям водной среды вегетативно-подвижные столонно-розеточные турионовые однолетники вегетативного происхождения: летне-зелёный *Hydrocharis morsus-ranae* L. и летне-зимне-зелёный *Stratiotes aloides* L. Они детально описаны Д. Ю. Петуховой [2008] и в нашей совместной работе. Эти биоморфы не имеют аналогов среди наземных трав. Основные их особенности заключаются в следующем. Для вегетативного расселения, размножения и воспроизведения у этих растений служат специализированные структуры – турионы (гибернакулы). Они, имея покровы, запас питательных веществ, почку и обладая определённым периодом покоя, по сути являются аналогами семян, но со значительным, в отличие от последних у растений соответствующего биотипа, запасом питательных веществ. В этом преимущество водных трав.

В середине вегетационного периода растения, особенно *H. morsus-ranae*, состоят из достаточно большого числа парциальных образований, которые обычно расцениваются как отдельные особи и именно по их строению этот вид характеризуется в природе. Явнополицентрическое растение в это время отчетливо зонировано на всегда вегетативное исходное парциальное образование, зоны мужских, женских парциальных образований и вегетативных зачатков – турионов [Петухова, 2008]. <...>

Таким образом, в условиях постоянно переувлажнённых территорий, где затруднено семенное размножение, естественный отбор был направлен на активизацию вегетативного воспроизведения и расселения в виде самых разнообразных форм. У растений, в целом поликарпических, при ранней и нормальной морфологической дезинтеграции отдельные и семенные, и дочерние особи, недолго сохраняя физиологическую и морфологическую целостность, существуют в виде малолетников и однолетников вегетативного происхождения, обеспечивая таким образом высокую скорость оборота поколений и автономность – полную независимость от предшествующих органов и их систем.

Несколько иная стратегия свойственна растениям, населяющим территории с перманентным уровнем увлажнения, из экологического типа «Гигрогелофиты» [по В.Г. Папченкову, 1985, 2001, 2003]. Среди них особенно выделяется группа плотнодерновинных злаков и осок, образующих порой высокие кочки, где поселяются другие растения данного экотипа. Биоморфы этих растений сходны с таковыми у наземных видов. Почка возобновления в этом случае лишь часть своей жизни – в начале вегетационного периода – испытывают избыточное увлажнение. К моменту формирования геофильного участка побега возобновления – после цветения исходного – они находятся, по-видимому, в условиях, не отличающихся от наземных для этого типа биоморф. Однако сказанное является лишь предположением и требует детальной проверки путем изучения сезонного развития и биологии этих растений. Тем не менее, на основе имеющихся данных мы характеризуем их как вегетативно-неподвижные моноцентрические длиннокорневищные многолетние травы. Геофильные участки их побегов обычно небольших размеров, но длина междоузлий при этом всегда больше ширины. Поэтому эти растения,

оставаясь длиннокорневищными, являются моноцентрическими или неявнополицентрическими с единственным различимым центром воздействия на среду.

Кистекорневые травы – ещё одна биоморфа растений этого экотипа [Мальцева, 2009]. Кажущиеся многолетними и именно так характеризуемые в большинстве определителей и флористических сводок, эти растения чаще всего являются неявнополицентрическими или моноцентрическими замещающими малолетниками, а также двулетниками с дициклическими монокарпическими побегами. Размножение и расселение их преимущественно семенное. Закрепление территории и воспроизведение особей в генеративном онтогенетическом состоянии – вегетативное. Оно обеспечивается симподиальной полурозеточной моделью (термин по: [Серебрякова, 1977]) побегообразования. ...Именно в виде таких биоморф существуют в природе *Caltha palustris* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Cicuta virosa* L. и, видимо, другие кистекорневые гигрогеллофиты.

В ряде случаев у этих растений проявляется тенденция к полеганию удлинённых частей полурозеточных побегов. В условиях достаточной влажности почвы средней зоны торможения реализуются в розеточные побеги. Последние укореняются, а после перегнивания междоузлий становятся самостоятельными особями, обеспечивая таким образом вегетативное расселение, размножение и воспроизведение растения. Очевидна возможность наличия и у этих растений явнополицентрической фенобиоморфы, но факультативной.

<...>

На основании вышеизложенного очевидно, что цветковые растения водоёмов и водотоков отчётливо подразделяются по следующим признакам и в соответствии с ними достаточно разнообразны: 1. Число плодоношений (поликарпики, олигокарпики и монокарпики). 2. Длительность жизни (многолетние древесные и травянистые растения, озимые и однолетние монокарпики, однолетники вегетативного происхождения, замещающие дву- и многолетники). 3. Число центров воздействия растения на среду (ацентрические, моноцентрические, неявнополицентрические, явнополицентрические). 4. Тип внутригрунтовых (по аналогии с подземными у наземных растений) органов (стержнекорневые, кистекорневые, стелющиеся и ползучие с системой стеблеродных придаточных корней, с гипогенными корневищами, столонно-клубневые). 5. Тип побегов по длине междоузлий (длиннопобеговые, розеточные, полурозеточные). 6. Длительность жизни листьев (летне-зеленые, летне-зимне-зелёные).

Материалы I (VII) Международной конференции по водным макрофитам «Гидробиотаника 2010». – Ярославль, 2010.

В заключение раздела отметим, что в последнее время обозначились новые подходы к классификации активно изучаемой с позиций современной биоморфологии группы растений водоемов и водотоков. Так, Н.П. Савиных (2010 а) объединила систему экотипов В.Г. Папченкова (2001, 2003, 2006), биологических типов С. Raunkiaer [1934] и жизненных форм [Серебряков, 1964]. Интересно, что при такой трактовке, например, в экологическую группу **гидрофитов** (по В.Г.Папченкову) попадают, с точки зрения раункиеровской классификации, два биологических типа: **гидрофиты и геллофиты**. Примером жизненных форм среди первой группы растений водоемов и водотоков могут служить, например, пузырчатка обыкновенная (*Utricularia vulgaris*) - вегетативно-подвижный длиннопобеговый ацентрический однолетник вегетативного происхождения с частично специализированными диаспорами и ежеголовник узколистный (*Sparganium angustifolium*) – вегетативно-подвижный явнополицентрический столонно-розеточный малолетник вегетативного происхождения. Второй группы – вегетативно-подвижный явнополицентрический длиннокорневищный рдест блестящий (*Potamogeton lucens*) и

вегетативно-подвижный явнополицентрический подземностолонно-клубневой рдест гребенчатый (*Potamogeton pectinatus*). В экологическую группу **гигрогелофитов** попадают три раункиеровских типа: **хамефиты**, представленные вегетативно-подвижным неявнополицентрические стлаником сабельником болотным (*Comarum palustre*), **гемикриптофиты**, например, замещающий двулетник калужница болотная (*Caltha palustris*) и **терофиты**, например, монокарпики: яровая стержнекорневая вероника геурека (*Veronica heureka*) и кистекорневой лютик ядовитый (*Ranunculus sceleratus*).

Таким образом, новый классификационный прием, использованный Н.П. Савиных [2010, а] позволяет «расширить горизонты» описания жизненных форм растений вод на базе соотношения экологических групп и биологических типов, при полном учете всего комплекса признаков, характеризующих биоморфу. Все это в дальнейшем позволит значительно дополнить систему растений водоемов и водотоков, построить и понять спектры их биоморф.

Резюме

В настоящее время разрабатываются различные подходы к классификации биоморф растений вод.

Наиболее полной и детально проработанной является классификация Н.П. Савиных, включающая 3 типа, 7 подтипов, 10 классов.

Учёт максимально возможного числа характеристик позволяет точнее описать биоморфу вида и определить его место в системе жизненных форм.

Рекомендуемая литература

Основная

Гатиук Л.Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1974. Т. 79. Вып. 3. С. 84–101.

Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А. Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь: учебное пособие. – М., 2005.

Лапиров А.Г. Классификация растений водоемов и водотоков и возможность использования системы жизненных форм К. Раункиера // Труды Всероссийской научной конференции «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера» / Под ред. Н. П. Савиных и Ю.А. Боброва. – Киров, 2010. С. 113–127.

Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. – Ярославль, 2001.

Папченков В.Г. О классификации растений водоемов и водотоков // Гидробиотаника: Методология и методы. Материалы школы по гидробиотанике (п. Борок, 8–12 апреля 2003 г). Рыбинск, 2003. С. 23–26.

Савиных Н. П. О жизненных формах водных растений // Гидробиотаника: методология, методы: Матер. Школы по гидробиотанике (Борок, 8-12 апреля 2003 г.). – Рыбинск, 2003. С. 39–48.

Савиных Н. П. О подходах к классификации водных растений // Труды Всероссийской научной конференции «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера» / Под ред. Н. П. Савиных и Ю. А. Боброва. – Киров, 2010 а.

Савиных Н. П. О жизненных формах растений водоемов и водотоков // Материалы I (VII) Международной конференции по водным макрофитам «Гидробиотаника 2010» (Борок, 9–13 октября 2010 г.). – Ярославль, 2010 б. С. 31–38.

Свириденко Б. Ф. Жизненные формы растений Северного Казахстана // Ботанический журнал. 1991. Т. 76. № 5. С. 687–698.

Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. – Омск, 2000.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – М., 1962.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. – М.; Л., 1964. Т. 3. С. 148–208.

Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модулях их преобразований // Бюлл. МОИП Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 2. С. 112–128

Современные подходы к описанию структуры растения: Монография / Под ред. Н. П. Савиных и Ю. А. Боброва. – Киров, 2008.

Дополнительная

Вишницкая О. Н. Биоморфология некоторых сплавинообразующих гигрогелофитов: Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Сыктывкар, 2009.

Доброхотова К. В., Ралдугин И. М., Доброхотова О. В. Водные растения. – Алма-Ата, 1982.

Дубына Д. В., Сытник С. М., Тасенкевич Л. А., Шеляг-Сосонко Ю. В., Гейны С., Грудова З., Гусак М., Отягекова Г., Эржабкова О. Макрофиты — индикаторы изменения природной среды. – Киев., 1993.

Лелекова Е. В. Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-восточной Европейской России: Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Пермь, 2006.

Мальцева Т. А. Биоморфология некоторых кистекорневых гигрогелофитов: Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Сыктывкар, 2009.

Мальцева Т. А. Вех ядовитый и омежник водный – представители подотдела "Прибрежно-водные растения – гигрогелофиты" системы жизненных форм водных и прибрежно-водных растений // Труды Всероссийской научной конференции «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера» / Под ред. Н. П. Савиных и Ю. А. Боброва. – Киров, 2010. С. 228–233.

Петухова Д. Ю. Биоморфология столонно-розеточных гидрофитов: Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Сыктывкар, 2008.

Hejny S. Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpflanzen in den slowakischen Tiefebene (Donau- und Theissgebiet). Bratislava: Vyd. SAV, 1960.

Hutchinson G. E. A treatise on limnology. Limnological botany. N.Y. London, Sydney, Toronto, 1975. Vol. III.

Raunkiaer C. The life form of plants and statistical plant geography. Oxford, Clarendon, 1934.

Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd. 1.

Контрольные вопросы

1. В чем принципиальное отличие классификаций растений водоемов и водотоков Б. Ф. Свириденко и Н. П. Савиных?

2. Какие критерии положены в основу выделения отделов, типов, подтипов и классов в классификациях Б. Ф. Свириденко и Н. П. Савиных?

3. На основании каких критериев различаются классы в системе Н. П. Савиных?

4. Приведите примеры, относящиеся к классу вегетативно-подвижных растений входящих в разные подтипы.

5. Какие принципы и метод положены в основу системы Б. Ф. Свириденко?

6. Позволяет ли сравнение растений вод и наземных растений система Н. П. Савиных?

7. Какие типы растений содержит система Н. П. Савиных, по какому критерию они выделены?

8. В чем преимущества сравнения экотипов, биологических типов и жизненных форм растений вод?

9. Имеются ли аналоги жизненных форм среди наземных растений, подобных тем, что приведены в экотипе «гидрофиты»?

10. Аналогична ли структурная организация гелофитов и наземных трав?

Задания для самостоятельной работы

1. На основании особенностей онтогенеза омежника водного (*Oenanthe aquatica*) (рис. 29) составьте биоморфологическую характеристику этого растения по алгоритму, предложенному Н.П. Савиных. Определите, к какой экологической группе (по классификации В.Г. Папченкова) и биологическому типу (по Х. Раункиеру) относится это растение.

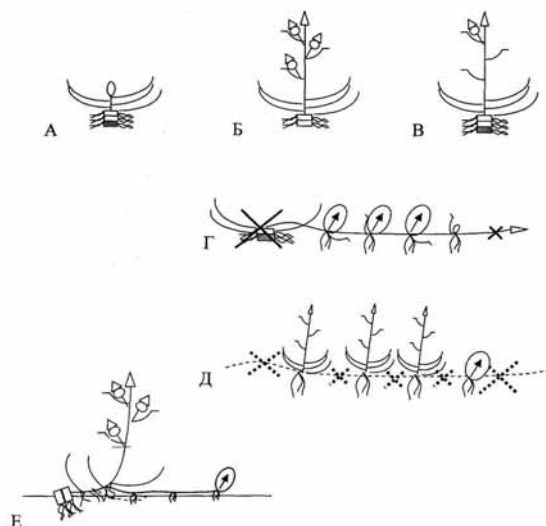


Рис. 29. Особенности онтогенеза омежника водного *Oenanthe aquatica* [по: Мальцева, 2009],

где А – особь прегенеративного периода; Б – монокарпическая форма *O. aquatica*; В - олигокарпическая форма *O. aquatica*; Г – полегание вегетативно-генеративной части побега (олигокарпическая форма *O. aquatica*) и образование диффузного клона; Д - особи вегетативного происхождения; Е – образование stolона. Пазушные структуры на рисунке не показаны.

2. Сравните вегетативно-подвижные растения, относящиеся к биологическому типу «гидрофиты».

3.3. Проблема эволюции жизненных форм водных макрофитов

Основная идея

Едва ли не первое, что обращает на себя внимание при обзоре окружающего растительного мира, – господство определенных биологических типов растений, или жизненных форм, создающих ландшафтные картины растительного покрова земли от тропиков, до полярных стран.

И.Г. Серебряков

Смысловые связи

Гидрофильная линия эволюции жизненных форм – это путь развития растений, связанных различными отношениями с водной средой. Современную высшую водную растительность, обитающую в пресных, солоноватых и в значительно меньшей мере морских водоемах, принято называть вторично-водной. Пути перехода к водному образу жизни у разных систематических групп неодинаковы, у покрытосеменных во многом сходны и отражают основные типы сред обитания. Эволюционно жизненным формам погруженных и плавающих растений предшествовали экобиоморфы прибрежно-водных растений.

Ключевые слова

Эволюция, филогенез, жизненные формы, вторично-водные растения, гидрофильная линия эволюция, гидрофитное направление эволюции.

Вопросы происхождения гидрофильных растений обсуждаются в работах разных исследователей [Мейер, 1946; Келлер, 1948; Тахтаджян, 1970; Серебряков, 1962; Хохряков, 1975; Кокин, 1982; Кузьмичев, 1992; Краснова, 1999; Мазур, Дидух, 2006; Ершов, 2007; Arber, 1972 и др.]; в настоящее время многие взгляды на филогению водных макрофитов остаются спорными и противоречивыми. В связи с недостаточной изученностью биоморфологии и экологии водных растений пока не создана принимаемая большинством исследователей теория эволюции жизненных форм водных макрофитов. Поэтому в данном разделе рассмотрим лишь наиболее признанные взгляды ученых на эту проблему, наиболее детально изложенные в работе А.Г. Лапирова «О гидрофильной линии эволюции жизненных форм» [2008].

Идеи об эволюции жизненных форм у цветковых растений возникли на рубеже XIX и XX вв., более или менее одновременно в морфологии, систематике и географии растений. Изначально обсуждался вопрос о соотношении древесных и травянистых форм – в основном, у покрытосеменных растений. Многие исследователи пришли к выводу о первичности первых и вторичности вторых у ангиосперм, хотя до конца XIX столетия древнейшим типом покрытосеменных признавались травянистые формы. Более того, на основе разностороннего анализа (данные палеоботаники, филогенетической систематики, анатомии растений и др.) основным направлением эволюции жизненных форм покрытосеменных растений было принято их развитие от древесных форм к травянистым формам. И лишь в отдельных группах покрытосеменных процесс протекает в обратном направлении. Детально разработанную обобщенную схему филогенетических отноше-

ний основных групп жизненных форм покрытосеменных приводит И.Г. Серебряков [1955], покаявая, что данный путь эволюции свойственен различным по структуре стебля формам (с удлиненными, розеточными, лиановидными побегами и др.). На основании этого делается важный вывод о том, что в процессе расселения по земной поверхности образуются взаимно связанные друг с другом параллельно развивающиеся ряды жизненных форм, которые предпочитают определенный комплекс почвенно-климатических и фитоценологических условий. Еще раньше Б.А. Келлер [1948, с. 95], высказываясь по этому поводу, отмечал, что «внешние условия имели в процессе эволюции преобразующее действие, а не только отбирающее».

А.Л. Тахтаджян полагает, что еще «на заре своего развития покрытосеменные дали мощную вспышку адаптивной радиации и образовали множество различных жизненных форм, приспособленных к самым различным условиям существования». Последнее, то есть изменение условий существования (абиотической и биотической среды), является движущей силой развития жизненных форм [Серебряков, 1955, 1962]. Пути и направления этого процесса в разных группах покрытосеменных во многом очень сходны и отражают основные типы сред обитания. Направление экологической специализации и тип жизненной формы определяет доминирующий фактор среды. Исходя из этого, наблюдаются гидрофильная, гигрофильная, ксерофильная, криофильная, галофильная и другие линии эволюции жизненных форм. Гидрофильная линия эволюции жизненных форм представляет собой путь развития растений, связанных различными отношениями с водной средой. Его рассмотрение невозможно без хотя бы краткого экскурса в историю происхождения растений водоемов.

Наиболее широко распространена точка зрения о том, что наземные формы являются более древними, а водные формы произошли от наземных путем приспособления к водной среде [Arber, 1972; Мейер, 1946; Келлер, 1948]. Более точная формула такова: «Общая схема эволюционного пути водных растений: море – пресные воды – суша – пресные воды – море. По этой причине современную высшую водную растительность, обитающую в пресных, солоноватых и в значительно меньшей мере морских водоемах, принято называть вторично-водной» [Кокин, 1982, с. 6].

Отвечая на вопрос, что же заставило растения перейти в водную среду, ученые рассматривают разные причины, в том числе считая это результатом конкуренции или экологической экспансии наземных растений, часть которых вследствие «давления жизни» в разной степени освоила водную среду. На самой ранней стадии геологической истории покрытосеменных эволюция гидрофитов обусловлена «давлением жизни». По В.И. Вернадскому, это давление живого вещества, которое выражается в свойстве поколений организмов изменяться и приспосабливаться, захватывая, если этому не препятствуют непреодолимые препятствия, всякого свободного пространства биосферы. «Это движение живых организмов путем размножения идет на земной поверхности – на суше, оно проникает [во] все водоемы, в том числе гидросферу...» [Вернадский, 1967, с. 246].

Возможно, что фактор конкуренции и заставил часть наземных растений перейти в воду, но целиком «уповать» только на этот процесс, на наш взгляд не стоит. Пути перехода к водному образу жизни у разных систематических групп были неодинаковы. При этом не стоит считать, что переход наземных цветковых в водную среду произошел тогда, когда преадапционные возможности первичных цветковых были исчерпаны. И.И. Шмальгаузен [1969] по этому поводу писал, что преадаптации не имели особо специализированного характера. Это были широкие адаптации. Такие широкие адаптивные нормы значительно облегчают переход из одной среды в другую. Преадаптация и заключается в том, что то или иное приспособление оказывается более полным при изменении условий среды, «адаптивной нормы» [Хохряков, 1975 а]. Изменение внешних условий, в том числе изменение в неблагоприятную сторону (иссушение и похоло-

дание), служит движущей силой в эволюции основных типов растительного мира. Подобное можно отнести и к переходу наземных растений в водную среду, которая оказалась все-таки чуждой и поэтому слабо освоенной и не является основной зоной жизни покрытосеменных.

Из многих видов наземных сосудистых растений (Pteridophyta и Spermatophyta) только небольшая их часть возвращается к жизни в водные и морские условия. По-видимому, водные сосудистые растения эволюционировали в различное время, возврат в воду был не единичным или, во всяком случае, не часто встречающимся [Chambers et al., 2008]. Эволюционный шаг становления вторичности водных растений вероятно имел место по-крайней мере 211 раз, но, более вероятно, 252 раза (возможно более), с возвратом к водной жизни, имеющей место по-крайней мере 7 раз у папоротниковых и 204–245 раз у покрытосеменных. Только «11 из 315 родов (около 3%) папоротников и папоротникообразных (т.е. Pteridophyta) и 407 из 13200 родов (около 3%) покрытосеменных включают водные виды» [Cook, 1999 – цит. по: Chambers et al., 2008, с. 19].

По оценкам разных ученых, с водными и околководными экотопами связано не более 1–1,5% мировой флоры. Причины подобного явления приводятся разные: от сильной освоенности водной среды разными систематическими группами водорослей и животных задолго до появления цветковых, в результате чего последние оказались на периферии разного рода внутриконтинентальных водоемов, до ограниченности экотопов, пригодных для обитания.

Не вдаваясь глубоко в палеонтологическую историю формирования флоры водоемов, отметим лишь, что цветковые водные растения, начав свое развитие в верхнем мелу, в ходе процесса эволюции приобрели все те особенности, которые позволили им пережить суровые оледенения Кайнозой в условиях водной среды. Время возникновения семейств высших водных растений иллюстрируется схемой (рис. 30).

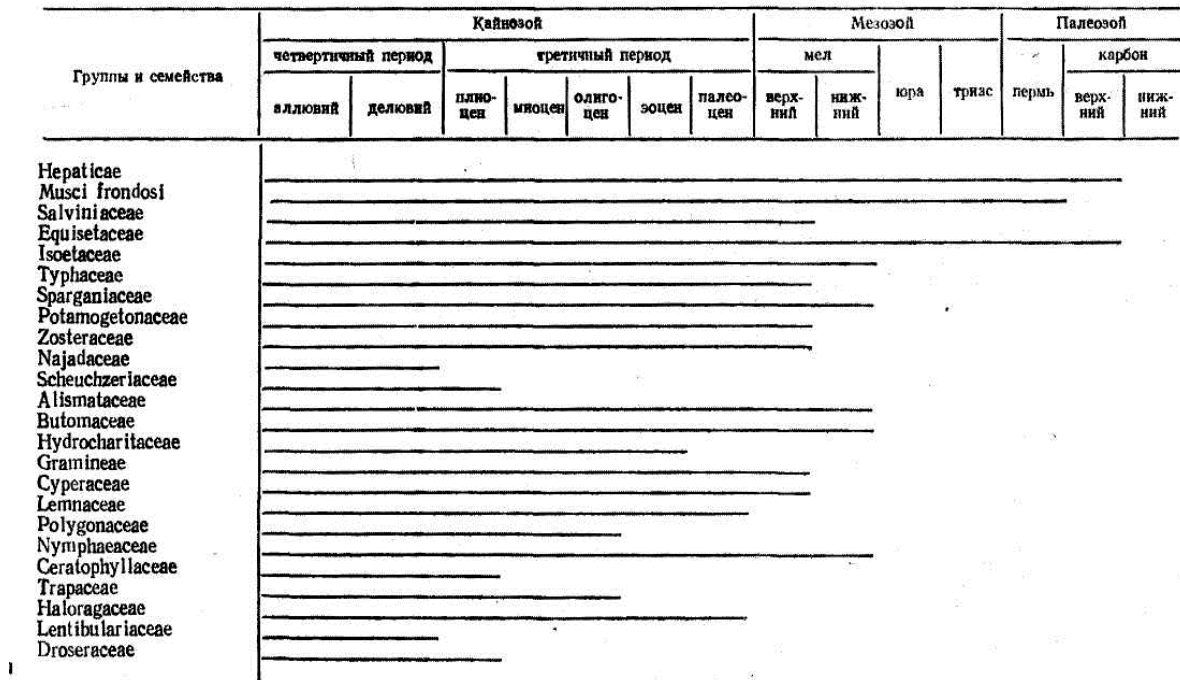


Рис. 30. Геологическое распределение семейств высших водных растений [по: Gothan, Weyland, 1954, из: Кокин, 1982]

Наличие макроостатков высших растений в силуре и девоне служит отражением появления высших растений и их параллельного выхода на сушу [Мейен, 1987].

Вероятно, что древнейшие остатки высших растений принадлежат не наземным, а водным и полуводным мелким, травянистым формам. Почти все известные ископаемые травянистые растения были водными, болотными или эпифитными. Показательно, что в нижнем и среднем девоне все палеопочвы с подземными частями растений принадлежат к числу подводных или гидроморфных, т. е. они или заливались водой, или были постоянно увлажнены. Известны палеоботанические доказательства того, что «процесс формирования высших растений приходится отнести на предшествующие эпохи силура, а вопрос о том, в какой среде происходил этот процесс, остается полностью открытым» [Мейен, 1987, с. 307–308].

Современные данные, основанные на ископаемых остатках наземных растений и молекулярном анализе, определили их происхождение в 450–475 млн. лет назад, однако первые четкие ископаемые покрытосеменные отмечены 135 млн. лет назад [Chambers et al., 2008].

Вернувшись в водную среду из наземных условий растения (в данном случае покрытосеменные), столкнулись с недостатком углекислого газа и солнечного света, сложностями с потреблением кислорода и питательных веществ из грунта и воды, т. е. с низкой степенью доступности основных элементов среды. В связи с этим растения водоемов развили многочисленные морфофизиологические адаптации, которые, в конечном счете, не только помогли им выжить в новой для них среде обитания, но и сказались на их общем габитусе, или внешней форме?, а следовательно, на жизненной форме. «В процессе эволюции некоторые высшие покрытосеменные растения вторично перешли к жизни в воде и при этом получили резкие характерные приспособления к водной среде» [Келлер, 1948, с.108]. Безусловно, этому способствовало и то, что водная среда в значительной степени сглаживает климатические колебания, которые действуют на наземные растения, а также высокий уровень лабильности растительного организма.

А.Л. Тахтаджян [1970] полагает, что основным результатом воздействия водной среды на строение растений явилась общая дегенерация вегетативной сферы. В условиях водной среды многие органы и ткани растений более или менее задерживаются в своем развитии, исчезают ставшие ненужными приспособления к наземной жизни, подавляется развитие главного корня, упрощается анатомическое строение всех вегетативных органов, редуцируется их проводящая система и механические ткани, иное строение приобретает покровная ткань, сильное развитие приобретает система межклетников и пр. По строению вегетативных органов многие водные растения соответствуют более ранним стадиям развития наземных видов, т. е. являются неотеническими формами. В частности, простые лентовидные листья многих водных двудольных представляют собой видоизмененное развитие листьев наземных форм. В то же время «неотенические формы водных растений представляют собой типы, в известных отношениях эволюционно более пластичные по сравнению с более сложно дифференцированными наземными предками» [Тахтаджян, 1970, с. 43]. Известно, что неотении способствует дегенерация и вообще всякое упрощение организации, вызванное однообразными или крайними условиями жизни. Вероятно, неотения сыграла решающую роль в происхождении однодольных, которые, по сравнению с большинством двудольных, «инфантильны» (термин А.Л. Тахтаджяна [1970]) с точки зрения строения своей вегетативной сферы.

В своем обсуждении мы неслучайно перешли к однодольным. Одни ученые считают, что однодольные возникли в результате гидрофильной или гигрофильной эволюции их двудольных предков, другие – в результате геофилии [Тахтаджян, 1970]. Второй точки зрения придерживалась и А. Arber [1920], которая также признавала геофильную основу формирования многих водных двудольных (например, *Nymphaea*, *Limnanthemum*, *Litorea*) и называла их «водные геофиты». Здесь мы придерживаемся точки зрения А.Л. Тахтаджяна [1970, с. 43], полагающего, что «по-видимому, предки

обеих групп были земноводные геофиты, у которых геофилия возникла первоначально на суше – скорее всего под пологом леса или в лесной опушке».

Независимо от того, в какой степени родства находятся однодольные и двудольные, сходство некоторых из их травянистых групп по признакам вегетативных и генеративных органов может быть только конвергентным. Такая конвергенция как нельзя лучше объясняется обитанием этих сходных форм в сходных же условиях [Хохряков, 1975 а]. К таким конвергентным группам двудольных и однодольных, обитающих в сходных условиях, относятся болотниковые⁶, кувшинковые, ароидные и др. [Проханов, 1974].

В эволюционном отношении наиболее интересна только одна группа однодольных растений – болотниковые (*Helobiae*), поскольку ее экологическая эволюция пошла по пути гидроморфогенеза. При этом гидрофитный тип местообитаний трактуется как наиболее молодой в экологической эволюции однодольных. Болотниковые – это группа растений, признаки которой (преобладающая жизненная форма – вегетативный однолетник; разделение листа на черешок и пластинку и др.) указывают на ее большую эволюционную продвинутость [Хохряков, 1975 б]. Наряду с этим болотниковым присущи и некоторые примитивные черты: апокарпия, ламинальный тип плацентации и др., что дало повод А.П. Хохрякову предположить, что отделение их от общего ствола однодольных произошло довольно рано.

Выделяя гидрофитное направление трансформации форм роста однодольных, А.П. Хохряков [1975 б] исходным для него считал горизонтально-корневищные формы типа сусака и понтедерии. Боковой ветвью этой линии развития признавались формы с вытянутыми междоузлиями и образованием длинностебельных форм (рдесты, элодея). Важно, что в гидрофитной линии эволюции отмечалась прямая связь между морфологией побега и экологией (рис. 31). Экологическая эволюция болотниковых шла от наземных форм к прибрежным, от прибрежных – к водным (вначале пресноводным, затем и морским) [Хохряков, 1975б].

Эволюционно жизненным формам погруженных и плавающих растений предшествовали экобиоморфы прибрежно-водных растений [Ниценко, 1961, Кузьмичев, 1992].

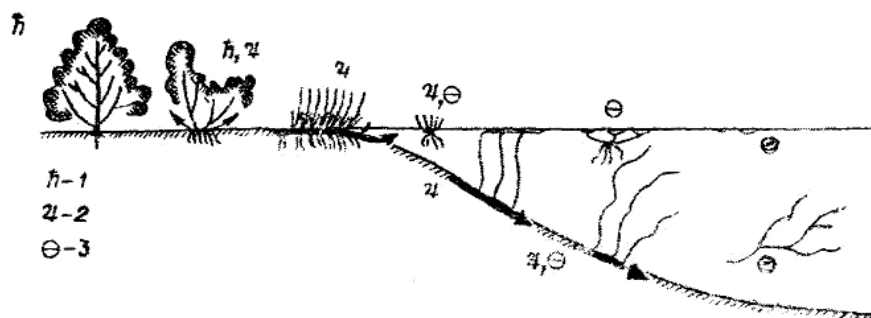


Рис. 31. Гидрофильная линия эволюции жизненных форм [по: Хохряков, 1975 а],

где 1 – древесные растения, 2 – многолетние травы, 3 – вегетативнооднолетние травы.

В результате обобщения взглядов ученых сложилось представление о гидрофильной линии развития, которая отражена в следующих моделях [Ершов, 2007, с. 120].

⁶ Проанализировав происхождение и эволюцию однодольных, А.П. Хохряков (1975,б) выделил четыре исходные группы: 1 – лилиецветные, 2 – пальмы, 3 – панданусы, 4 – болотниковые и, соответственно, четыре главных направления эволюции жизненных форм: ксерофитное у первой, мезофитное – у второй, гидрофитное – у третьей и гидрофитное – у четвертой.

Первая модель. Медленные и неуклонные адаптации растений к длительно или постоянно обводненным почвогрунтам (*Typha*, *Scirpus*, *Sparganium* и др.). Результатом явилось преобладание в современной структуре гидрофильной флоры воздушно-водных растений. Генеративная и большая часть их вегетативной сферы не связана с водной средой, т.е. растения этой группы принципиально не отличаются от наземных растений – мезофитов, ксерофитов.

Вторая модель – растения с плавающими на поверхности воды листьями и редуцированными подводными (*Nuphar*, *Nymphaea* и др.). Исходно представляют травянистые формы тропических дождевых лесов, освоившие впоследствии неглубокие водоемы.

Третья модель – полностью погруженные формы (большинство *Potamogetonaceae*, *Najadaceae* и др.). Представляют крайнюю степень адаптации покрытосемянных к водной среде.

Четвертая модель – неотенические формы гидрофитов (*Lemnaceae*). С гидрофилией прямо не связаны, по-видимому, изначально ампельные растения.

В заключение следует отметить, что в литературе постоянно поднимаются и рассматриваются с разной степенью детализации вопросы эволюции растений водоемов и направление этого процесса. При этом «имеют хождение» различные точки зрения. Так, А.Н. Краснова [1999, с. 27] считает, что «водные и прибрежно-водные цветковые растения в общебиологическом плане представляют регрессивную ветвь, обусловленную дегенерацией их организации в связи с упрощением условий существования. Ценой регрессивной эволюции достигается биологическое процветание этой группы». Иного взгляда придерживается К.А. Кокин [1982, с. 10], который отмечает «достаточно узкую специализацию погруженных водных растений, когда, с одной стороны, мы наблюдаем развитие специфических приспособлений к водной среде, а с другой – полную или частичную утрату ряда органов и систем (механическая ткань, проводящая система и пр.)».

В целом следует признать, что эволюция жизненных форм гидрофитов носит сложный и противоречивый характер, где архаичные черты удивительным образом сочетаются с более продвинутыми, модернизированными».

Резюме

В связи с недостаточной изученностью биоморфологии и экологии водных растений пока еще не создана принимаемая большинством исследователей теория эволюции жизненных форм водных макрофитов. Наиболее широко распространена точка зрения, согласно которой наземные формы являются более древними, а водные формы произошли от наземных путем приспособления к водной среде (возврата в нее).

Пути перехода к водному образу жизни у разных систематических групп неодинаковы. Направления этого процесса у разных групп покрытосемянных во многом очень сходны и отражают основные типы сред обитания.

Гидрофильная линия эволюции жизненных форм представляет собой путь развития растений, связанных различными отношениями с водной средой. Направление экологической специализации и тип жизненной формы определяет доминирующий фактор среды.

Эволюционно жизненным формам погруженных и плавающих растений предшествовали экобиоморфы прибрежно-водных растений.

Эволюция жизненных форм гидрофитов носит сложный и противоречивый характер, примитивные признаки сочетаются с более продвинутыми.

Основная

- Келлер Б.А. Основы эволюции растений. – М. ; Л., 1948.
Кокин К.А. Экология высших водных растений. – М., 1982.
Лапиров А.Г. О гидрофильной линии эволюции жизненных форм // Современные подходы к описанию структуры растения: коллективная монография / Под ред. Н.П. Савиных и Ю.А. Боброва. – Киров, 2008. С. 155–166.
Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. – Л., 1970.
Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений. – Новосибирск, 1975а.
Хохряков А.П. Соматическая эволюция однодольных. – М., 1975б.

Дополнительная

- Вернадский В.И. Биосфера. – М., 1967.
Еришов И.Ю. Генезис фитоценосистем водоемов Русской равнины // Современные проблемы биологической эволюции к 100-летию Государственного Дарвиновского музея. Материалы конференции (17–20 сентября 2007, Москва). – М., 2007. С. 119–120.
Краснова А.Н. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоемов Северо-Двинской водной системы. – Рыбинск, 1999.
Кузьмичев А.И. Гидрофильная флора юго-запада Русской равнины и ее генезис. – СПб., 1992.
Мазур Т.П., Дидух Н.Я. Филогения и экологическая эволюция *Nymphaeaceae* Salisb. // Гидрофильный компонент в сравнительной флористике фитобиоты России. – Рыбинск, 2006. С. 70–78.
Мейен С.В. Основы палеоботаники. – М., 1987.
Мейер К.И. Происхождение наземной растительности. – М., 1946.
Ниценко А.А. К вопросу о генезисе типов растительного покрова // Ботанический журнал. 1961. Т. 46. № 10. С. 1444–1464.
Проханов Я.И. Класс однодольных, его таксономическая обоснованность и положение в системе сосудистых растений // Проблемы филогении высших растений. – М., 1974. С. 75–103.
Савиных Н.П. О жизненных формах водных растений // Гидробиотаника: Методология и методы. Материалы школы по гидробиотанике (п. Борок, 8–12 апреля 2003 г). – Рыбинск, 2003. С. 39–48.
Серебряков И.Г. Основные направления жизненных форм у покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т.60. Вып. 3. С.71–91.
Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М., 1962.
Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. – Л., 1969.
Arber A. Water plants. A study of aquatic angiosperms. N.Y., 1972.
Chambers P.A., Lacoul P., Murphy K.J., Thomaz S.M. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater // Hydrobiologia. 2008. V.595. P. 9–26.

Контрольные вопросы

1. Что, по мнению И.Г. Серебрякова, является движущей силой развития жизненных форм?
2. Что определяет доминирующий фактор среды?
3. Почему современную высшую водную растительность, обитающую в пресных, солоноватых и (в значительно меньшей мере) морских водоемах, принято называть вторично-водной?
4. Справедливо ли предположение, что водные формы являются более древними, по сравнению с наземными?

5. С какими условиями «столкнулись» растения, вернувшиеся в водную среду из наземной?

6. Что, по мнению А.Л. Тахтаджяна, явилось основным результатом воздействия водной среды на строение растений?

7. Каковы эволюционно продвинутые и примитивные признаки болотниковых?

8. Какие формы роста однодольных А.П. Хохряков считал исходными, а какие боковыми ветвями в гидрофитной линии эволюции?

9. Какую роль сыграла неотения в происхождении однодольных?

10. Почему изменение внешних условий, в том числе изменение в неблагоприятную сторону (иссушение и похолодание), служит движущей силой в эволюции основных типов растительного мира?

Задание для самостоятельной работы

Проанализируйте рисунок геологического распределения семейств высших водных растений и выявите семейства, наиболее рано появившиеся в геологической истории Земли.

Глава 4. Разнообразие водных макрофитов

*Из разнообразия
возникает совершенная гармония.
Гераклит Эфесский*

4.1. Криптогамные макрофиты вод

Основная идея

Талломные и листостебельные споровые растения участвуют в формировании качества воды и выполняют важную роль в функционировании водных экосистем. Их игнорирование может привести к упрощению или искажению представлений об общем фиторазнообразии водных экосистем.

Смысловые связи

Разнообразие водорослей и моховидных водоемов и водотоков – средообразующая и ценотическая роль криптогамов – влияние водорослей, мхов и печеночников на экологический режим водных экосистем – биоценозы с участием харофитов и моховидных.



Ключевые слова

Криптогамные макрофиты, водоросли, лишайники, харофиты, водные мхи.

Кроме сосудистых водных растений в водоемах распространены гидрофильные водоросли, лишайники, моховидные. Самой обильной группой являются водоросли, максимально приспособленные к водной среде с момента их возникновения, в связи с чем они в настоящее время процветают в водоемах и водотоках всех типов. Активными ценозообразователями выступают харовые водоросли, имеющие высокую продуктивность.

Самой малоизученной группой водных макрофитов являются водные лишайники. Известно, что они очень требовательны к чистоте воды и встречаются преимущественно на каменистых субстратах в горных ручьях и реках, а также в горных озерах. Из крупных листоватых лишайников к типично водным относятся всего два вида – *Hydrothyria venosa* J. L. Russell и *Dermatocarpon aquaticum* (Weiss) Zahlbr. L. Последний был найден в горных ручьях Камчатки и Карелии. Известны и накипные формы, обитающие в водной среде, – *Bacidia inundata* (Fries) Korb. и лишайники из рода *Vemicaria* Schrad. Между собственно водными и наземными лишайниками существует ряд переходных форм, обитающих под водой и на периодически затопляемых местах. Для некоторых обитателей околководных участков достаточно испарений и брызг воды. Другие лишайники способны переносить длительное случайное затопление, но в основном обитают вне воды.

Е.В. Чемерис, А.А. Бобров

*Криптогамные макрофиты в водных экосистемах:
разнообразие, сообщества, экологическая роль*

При проведении гидробиотических исследований пресных водоемов и водотоков очень часто не учитываются широко распространенные, видимые невооруженным глазом, типично водные растения – макроскопические колониальные и многоклеточные водоросли разных отделов, лишайники, печеночники и мхи, так называемые криптогамные («тайнобрачные») макрофиты. Они не только встречаются повсеместно, но могут за короткий промежуток времени размножиться в огромном количестве и стать основными поставщиками первичной продукции в водных экосистемах. Самые массовые, заметные и значимые из криптогамов – это макроскопические зеленые нитчатые водоросли (*Chlorophyta*), желтозеленые сифоновые (*Xanthophyta*), пресноводные красные, или багрянки (*Rhodophyta*), крупные, сложно устроенные харовые водоросли (*Charophyta*), а также водные печеночники и зеленые мхи (*Bryophyta*).

Всплывшие маты нитчаток, заросли харовых, студенистые куртинки багрянок, «бороды» водных мхов – важная составляющая растительного покрова пресноводных экосистем. Поселяясь в неприемлемых для цветковых растений условиях (слабая освещенность, низкая или, наоборот, высокая температура воды, сильная минерализация, высокая скорость течения), на недоступных субстратах (валуны, подвижный песок, незакрепленный ил, затопленная древесина), криптогамы создают таким образом «почву» для жизни массы разнообразных беспозвоночных, места для нереста, убежища и нагула рыб. В некоторых условиях криптогамные макрофиты выступают в роли доминантов и эдификаторов, определяют характер водоема или водотока и его населения. Так, например, в холодноводных олиготрофных северных и горных реках и озерах растительный покров преимущественно представлен макроскопическими видами водорослей, печеночников и мхов.

Разрастаясь в больших количествах, эти виды способны сильно изменять условия среды как в микроэкоотопах в непосредственной близости от зарослей, так и в водоеме или водотоке в целом. В зарослях макрофитов уменьшается скорость течения, накапливаются ил, песок, детрит, в воде изменяется содержание кислорода и углекислого газа в разное время суток, повышается температура; массовое разрастание влияет на световой режим, изменяет рН. Плавающие скопления так называемой «тины» (*Cladophora* Kutz., *Oedogonium* Link, *Spirogyra* Link и др.) способны практически полностью погребать под собой другие виды, лишая их доступа к питательным веществам, свету, кислороду. Таким образом, криптогамные макрофиты и их сообщества такие же полновесные составляющие водной флоры и растительности пресноводных объектов, как и высшие растения, а вспышки их развития – неотъемлемая часть динамических процессов.

С сожалением можно отметить, что только в очень немногочисленных отечественных гидробиотических работах приведены списки видов и сообществ криптогамных макрофитов для пресных вод [Свириденко, 2000; Папченков, 2001.]. Хотя в отечественной литературе работы систематического плана по отдельным семействам и видам, а также сводки по флористическому составу водорослей или мохообразных разных территорий выходят достаточно регулярно, однако в таких работах сведений по экологии и биологии пресноводных криптогамов крайне мало, еще меньше данных об их фитоценотической роли, продуктивности и др. За рубежом ситуация принципиально отличается

ся – макроводоросли и водные мохообразные исследуются наряду с сосудистыми растениями давно и разносторонне [Sauer, 1937; Roll, 1939; Panknin, 1941; Krausch, 1964; Hynes, 1972; Weber-Oldecop, 1974, 1977; Holmes, Whitton, 1975; Johansson, Kronborg, 1975; Arendt, 1982; Eloranta, Kwadrans, 1996; и др.. Интересно, что в практике изучения морских и эстуарных экосистем отечественными исследователями все макроскопические виды растений изучаются вместе (!) [Калугина-Гутник, 1975; Кукк, 1978; Возжинская, 1986; и др.], и такой подход, на наш взгляд, надо только приветствовать <...>.

Примечание: в работе приводится список 62 первоисточников, из них 26 работ в иностранных изданиях.

Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидробиотаника 2005» (п. Борок, 11–16 октября 2005 г.). Рыбинск. 2006. С. 71–86.

Отдел ХАРОВЫЕ ВОДРОСЛИ – CHAROPHYTA

В настоящее время в мире описано около 400 видов харовых водорослей, в том числе 47 в Европе, 44 вида и две разновидности из всех шести современных родов зарегистрированы на территории России (Романов и др., 2010). Наибольшее количество видов содержат роды *Chara* (25 видов), *Nitella* (11) и *Tolipella* (5). Максимальное видовое богатство установлено для европейской части (включая Предкавказье) – 36 видов, меньшее количество видов обнаружено в Западной Сибири (26), на Урале (18) и в Восточной Сибири (17), наименьшее – на Дальнем Востоке (9 видов).

Харовые водоросли входят в состав многих растительных сообществ и часто образуют обширные подводные заросли в различных водоемах естественного и искусственного происхождения, однако при ботанических и гидробиологических исследованиях они учитываются не всегда, поэтому их видовое разнообразие и распространение на территории России изучены недостаточно. Харофиты имеют большое значение как индикаторы качества воды и играют огромную роль в функционировании водных биоценозов. За рубежом активно изучаются биология, экофизиология, фитоценотическая роль и продуктивность харовых водорослей. В России подобные работы пока редки и поэтому исследования в этом направлении актуальны.

Харовые водоросли (или харофиты) представляют собой своеобразные крупные растения, резко отличающиеся от всех остальных водорослей линейно-членистым строением. Чаще харовые образуют заросли, нередко очень обширные, покрывающие сплошным ковром дно водоемов. Размер слоевищ обычно составляет 20–30 см, но может достигать 1 и даже 2 м. По внешнему облику слоевища имеют вид кустистоветвящихся нитевидных или стеблевидных зеленых побегов мутовчатого строения, укореняющихся на дне водоемов с помощью многочисленных тонких бесцветных ризоидов. Членистое строение выражается в том, что на основных побегах на некотором расстоянии друг от друга располагаются мутовки коротких равновеликих боковых побегов-члеников. Наибольшее своеобразие достигает у харофитов строение органов полового размножения, образующихся на листьях на вершине большинства члеников, т. е. в их узлах (рис. 32).

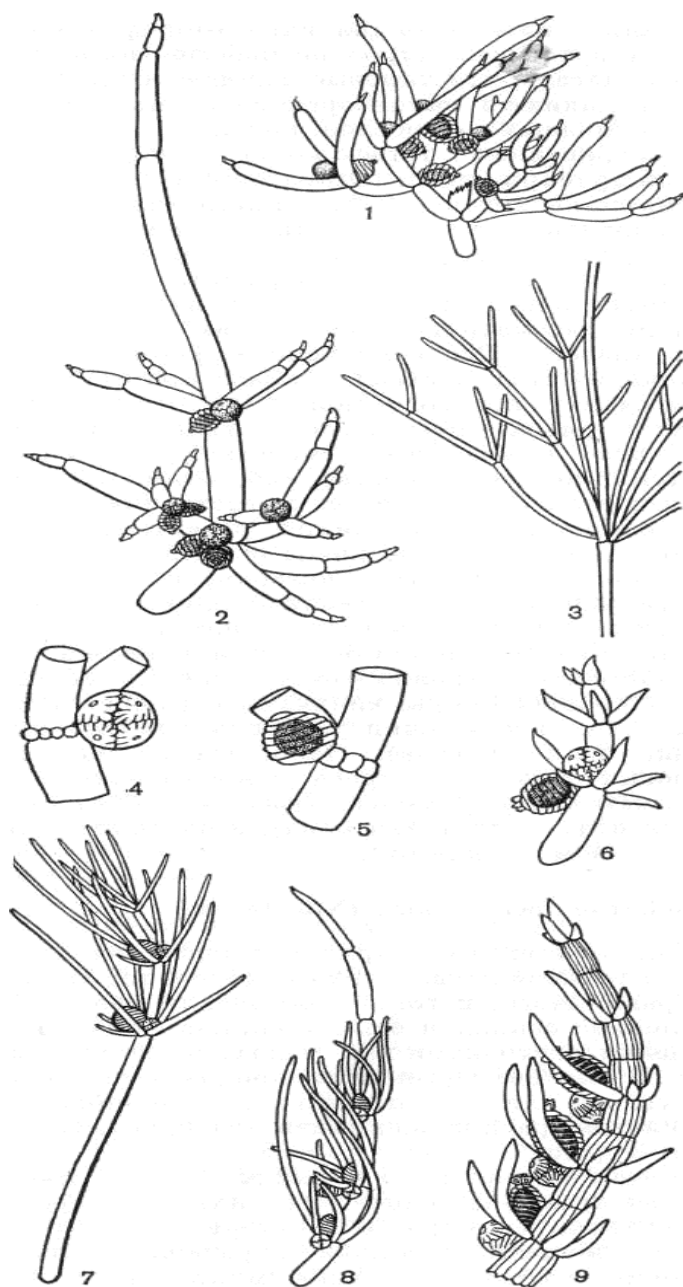


Рис. 32. Генеративные органы
разных родов харовых водорослей
[по: Голлербах, 1977]: 1. *Nitella mucronata*;
2. *Tolypella prolifera*; 3-5. *Nitellopsis obtusa*; 3-6.
Lamprothamnium papulosum; 7. *Lychnothamnus bar-*
batus; 8. *C. gymnophylla*; 9. *C. baltica*

Харофиты широко распространены в пресноводных прудах и озерах, особенно с жесткой известковой водой, а некоторые встречаются и в морских заливах, и в солоноватых континентальных водоемах. В типично морских условиях харовые не встречаются.

Чаще всего харовые поселяются на мягких илистых грунтах, реже в водоемах с песчаным дном, обычно на глубине до 5 м, но могут формировать обширные заросли и на глубине до 40 м.

Семейство НИТЕЛЛОВЫЕ – NITELLACEAE

Таллом всегда без прилистников и без коры. Листья членисто-вильчатого строения, иногда неправильного (тогда с более или менее обособленной основной осью члеников и многоклеточными листочками в ее узлах), реже простые, без листочков. Оогонии в поперечном сечении округлые или эллиптические, с коронкой из 10 клеток, расположенных в два яруса. Содержит 2 рода. Представители рода *нителла* (*Nitella*) имеют листья правильно однократно или многократно вильчатые, реже простые. Антеридии образуются на вершине члеников в развилках листа, оогонии – сбоку, у однодомных видов под антеридиями. Ооспоры в поперечном сечении эллиптические.

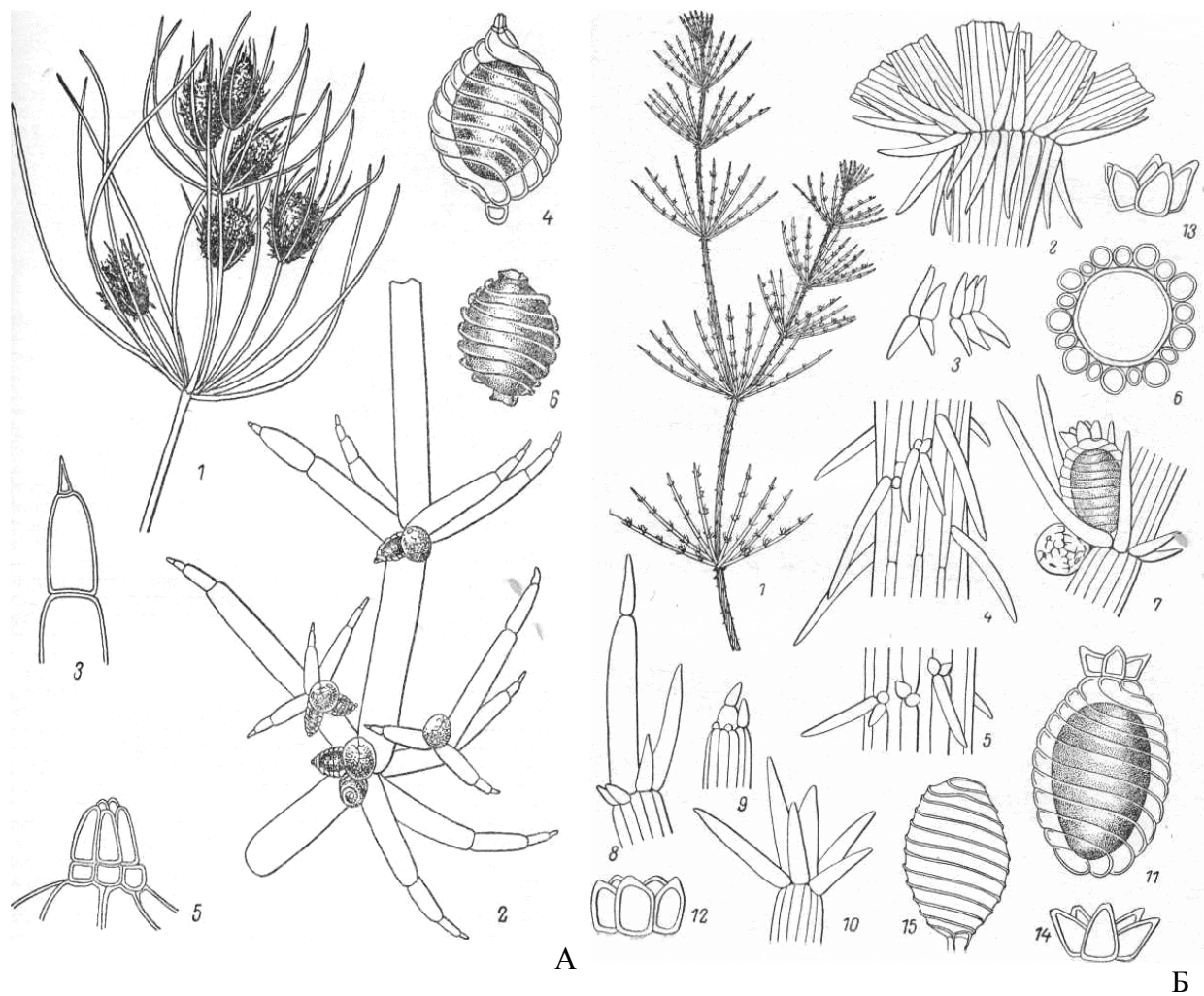


Рис. 33. А. Толипелла пролиферующая: 1 – общий вид части растения, 2 – плодоносящий лист, 3 – конечные членики листьев, 4 – оогоний, 5 – коронка, 6 – ооспора. Б. Хара мелкошиповатая: 1 – общий вид части растения, 2 – основание мутовки, 3 – часть венчика прилистников отдельно, 4, 5 – части стебля с коровыми шипами, 6 – поперечный разрез стебля, 7 – генеративные органы, 8 – конечные членики листа, 11 – оогоний, 12–14 – коронки, 15 – ооспора [по: Голлербах, Красавина, 1983]

Род *толипелла* (*Tolypella*) отличается листьями неправильно вильчатыми до осевых, с многоклеточными листочками в узлах оси, реже простыми. Антеридии и оогонии образуются сбоку, при развилках листа. Ооспоры в поперечном сечении округлые. Этот небольшой род в пределах России содержит всего 5 видов. Толипелла пролиферующая (*Tolypella prolifera* (A. Br.) Leonh.) распространена преимущественно в слабо текущих, не слишком глубоких реках, каналах, рвах, реже в стоячих водах – ямах, старицах, глубоких лужах, по краям прудов – довольно редко (рис. 33А). Растение однодомное, обычно грубое, крепкое, 20–40 см, снизу оголенное, вверху раскидистое, серовато- или коричневатозеленое, обычно сильно и равномерно инкрустированное известью. В большинстве случаев может населять только пресные водоемы и легко узнается по характерному внешнему облику, напоминающему деревце.

Семейство ХАРОВЫЕ – CHARACEAE

Таллом с прилистниками и у большинства с корой, иногда кора только стеблевая или отсутствует. Листья членисто-линейного строения, с основной осью члеников и пуч-

ками одноклеточных листочков в ее узлах. Оогонии в поперечном сечении округлые, с коронкой из 5 клеток, расположенных в один ярус. Содержит 4 рода.

Из рода нителлописис (*Nitellopsis*) широко распространен двудомный вид – *N. obtusa*, встречающийся преимущественно в глубоких пресных водоемах. Род **лампротамниум** (*Lamprothamnium*) насчитывает всего несколько видов. Наиболее распространен однодомный вид – *L. papulosum*, обычный в опресненной морской воде бухт, заливов и лагун, реже в солоноватых континентальных водоемах. Род **лихнотамнус** (*Lychnothamnus*) включает только один однодомный вид – *L. barbatus*, населяющий пресные водоемы. Он обнаружен лишь в Прибалтике. Род **хара** (*Chara*) самый обширный, в пределах России известно 25 видов, населяющих как пресные, так и солоноватые воды. Растения однодомные и двудомные. Хара нитевидная (*Chara filiformis* Hertsch) и хара щетинистая (*C. strigosa* A. Br.) занесены в Красную книгу Российской Федерации [2008].

Одним из наиболее широко распространенных и наиболее изменчивых видов с огромным разнообразием форм является хара обыкновенная (*C. vulgaris* L. emend Wallr.). Растение встречается повсеместно в пресноводных, преимущественно небольших мелких водоемах – озерах, прудах, речных заводях, ямах. При произрастании в болотах и очень мелких текучих водоемах возникает пучковидная форма, являющаяся следствием сильного укорочения междоузлий. Растет на мелководьях с мягкими глинистыми, илистыми минеральными субстратами. Это пресноводный галотолерантный, пионерный гидрофит эвтрофных, пресных, иногда слабо солоноватых вод.

В крупных непроточных водоемах (озерах, опресненных морских заливах и бухтах), повсеместно, но в небольшом количестве распространена хара мелкошиповатая (*C. aculeolata* Kutz.) Это однодомное, умеренно кустистое, часто сильно инкрустированное известью серовато-зеленое растение различных размеров, преимущественно крупное, обычно 30–50 см, иногда до 80 см (рис. 33, Б). Растет на мелководьях до 1,5 м глубины, на мягких заиленных субстратах. Предпочитает солоноватые, реже пресные кальцинированные, довольно жесткие воды.

Широко распространенной по всему земному шару в стоячих небольших водоемах является хара ломкая (*C. fragilis* Desv.). Это однодомное растение преимущественно средних размеров (от 15–25 см до 60 см высотой), слабо или умеренно кустистое, преимущественно от основания, инкрустированное известью (и тогда очень ломкое) или не инкрустированное, зеленое или, чаще, буровато-зеленое. Этот вид представляет собой изящное и ломкое растение, довольно легко узнаваемое. Это пресноводный олигогалинный, пионерный гидрофит, который предпочитает эвтрофные, пресные, иногда слабо солоноватые воды.

Сообщества харовых имеют среднюю и высокую продуктивность. Так, в водоемах Северного Казахстана харовые ценозы обычно умеренно продуктивные, продукция органического вещества не превышает 250 г/м² в год. В южных районах Средней Азии харовые более продуктивны, так сырая биомасса харовых может достигать 3040–11500 г/м² для *C. globularis* и 10400–15600 г/м² для *C. vulgaris*.

Место, занимаемое харофитами в природе, сравнительно невелико, что определяется их обитанием в основном в водоемах озерного и прудового характера, да и то далеко не во всех. Однако там, где они поселяются, влияние их на гидрологический режим и биологические особенности водоемов весьма значительно, так как они обычно разрастаются в массе, нередко покрывая сплошной зарослью все дно водоема. При массовых разрастаниях харовых водорослей режим водоема становится значительно более устойчивым, и в нем создается особый биоценоз. На талломах харофитов почти всегда развивается множество эпифитов – водорослей и сопровождающих их бактерий, которые служат прекрасной кормовой базой для многих растительноядных личинок насекомых и других представителей беспозвоночных, в свою очередь поедаемых рыбами. В густых зарослях жестких хар находят приют и защиту молодь рыб и мелкие животные.

М.М. Голлербах

Экологические особенности
и географическое распространение харофитов

Все харофиты предпочитают чистую спокойную воду. Для многих из них необходимо повышенное содержание в воде извести. Степень кислотности воды может быть различной, от среднекислой до сильно щелочной, но все же они чаще встречаются в нейтральных и слабо щелочных водах. Пределы активной реакции среды, установленные в водоемах с харовыми водорослями, составляют рН от 5,2 до 9,8.

Наибольшее число видов харовых найдено в водоемах с умеренной температурой воды, однако некоторые обнаружены и при резко контрастных температурных условиях. Например, хара ломкая (*Chara fragilis*) встречается в ледяной воде на севере Норвегии и в горячих источниках Исландии и Йеллоустонского парка (США).

Харовые водоросли, приспособленные в целом к умеренным условиям, сильно реагируют на крайнее выражение отдельных экологических факторов, существенно меняя свой внешний облик. В условиях интенсивного освещения обычно вырастают невысокие растения с многочисленными, тесно скученными побегам; при рассеянном свете – вытянутые немногочисленные стебли. Образование компактных дерновин характерно и для мест с беспокойной водой, испытывающей частые волнения. При сильном обеднении воды питательными веществами в строении талломов могут возникать различные ненормальные отклонения, например, редукция коры у видов хары, обычно имеющих ее в хорошо развитом состоянии, появление раздельнополых растений у однодомных видов и другие.

Географическое распространение харовых водорослей отличается значительным своеобразием. Они распространены по всему земному шару, в водоемах всех континентов и на множестве островов, кроме Антарктиды. Общими границами являются 69° с. ш. в Северной Норвегии и 49° ю. ш. на острове Кергелен. Однако из 300 известных видов харовых только 6 были найдены на всех континентах, большинство же видов встречается только на каком-нибудь одном из них.

Будучи преимущественно равнинными растениями, харовые водоросли нередко весьма обильны в водоемах предгорий и даже в горах. Предельная высота, на которой они были найдены в Гималаях, – 4766 м над уровнем моря.

Отдел «Харовые водоросли» (*Charophyta*) // Жизнь растений.
Т. 3. – М., 1977. С. 347–348.

Отдел МОХОВИДНЫЕ – BRYOPHYTA

Многие моховидные являются обычными обитателями континентальных водоемов и водотоков. Водные мхи характеризуются экологической пластичностью, произрастая как в условиях постоянного затопления, так и при периодическом обводнении, поэтому их представители являются факультативными гидрофитами, а облигатных гидрофитов мало. Моховидные водно-болотных биотопов представляют разные систематические группы и экологические типы: гигрогидрофиты, гидрогигрофиты, гигрофиты и гигромезофиты.

Большинство моховидных влаголюбивые растения, но типично водных, полностью погруженных в воду среди них немного. Мхи из родов *Bryum*, *Meesia*, *Drepanocladus*

могут произрастать на дне глубоких (до 40 м) пресноводных водоемов. Гораздо больше болотных мхов, образующих подушковидные заросли – *Brachythecium*, *Cratoneurum*, *Cirriphyllum* и другие. До последнего времени совершенно неизвестны морские моховидные и только немногие обитают в зоне брызг на морских и океанических побережьях.

На разных территориях водный компонент бриофлоры неодинаков по составу видов. Например, на территории Дарвинского заповедника Вологодской области гидрофильная бриофлора включает 53 вида, из них 16 видов представляют печеночники. В околководных биоценозах Мурманской области печеночники намного разнообразнее и содержат 83 вида. Полностью водную среду освоили немногие виды печеночников, так, для территории Карелии приводится всего 4 вида типичных гидрофитов. Несмотря на их малочисленность, некоторые способны играть заметную роль в водоемах.

В сильно зарастающих и находящихся на начальных стадиях заболачивания водоемах обильны представители сфагновых мхов. В быстротекучих водотоках и холодноводных озерах постоянными обитателями являются зеленые (бриевые) мхи. В переувлажненных и обводненных местообитаниях обычны представители гипнобриевых мхов.

Класс ПЕЧЕНОЧНИКИ – HEPATICAE
Подкласс МАРШАНЦИЕВЫЕ – MARCHANTIDAE
Порядок МАРШАНЦИЕВЫЕ – MARCHANTIALES
Подпорядок МАРШАНЦИЕВЫЕ – MARCHANTIINAE

Семейство МАРШАНЦЕВЫЕ – MARCHANTIACEAE (Bisch.) Lindl.

В подпорядке маршанциевых содержится 12 семейств. Самое крупное из них семейство маршанциевых. Его представители распространены в северном полушарии и занимают эконишу влажных субстратов. Одним из наиболее экологически приспособленных видов является маршанция многообразная (*Marchantia polymorpha* L.). На ключевых выходах и в проточных водах обитает маршанция водная (*M. aquatica* (Nees) Burgeff). На различных субстратах водоемов и водотоков распространены виды рода *Chiloscyphus* Corda (*C. polyanthos* (L.) Corda, *C. rivularis* (Schrad.) Hazsl., *C. fragilis* (Roth) Schiffn.). В темноцветных кислых водотоках представлены виды родов *Scapania* (Dumort.) Dumort. (*S. irrigua* (Nees) Nees, *S. undidata* и др.), *Marsupella* Dumort. (*M. aquatica* (Lindenb.) Schiffn., *M. emarginata* (Ehrh.) Dumort. и др.). В ручьях и в верховьях рек разнообразие печеночников выше. Обогащение происходит за счет гидрофитов, переносящих затопление: например, вертикальные стенки и борта русел занимают *Conoccephalum conicum* (L.) Dumort. Ex Lendb., *Morschantia polymorpha*, *Pellia epifilla* (L.) Corda и др. (рис. 34).

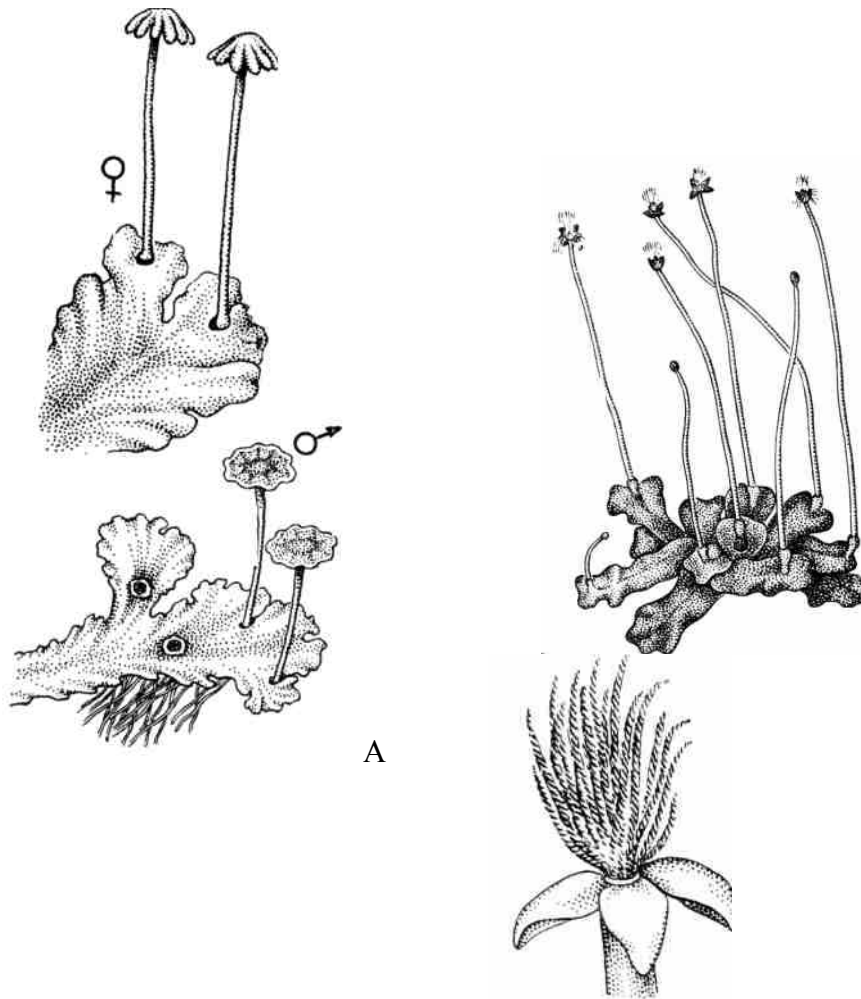


Рис. 34. А – маршанция многообразная; Б – пеллия эпифильная (общий вид со спорогонами и раскрытая коробочка с элатерами) [по: Жизнь растений, 1978]

Подпорядок РИЧЧИЕВЫЕ – RICCIINEAE

Семейство РИЧЧИЕВЫЕ – RICCIACEAE

Подпорядок содержит 4 семейства, из них самое крупное – риччиевые с крупным родом **риччия**, насчитывающим около 200 видов, распространенных во всех частях света, особенно в южных областях. Это обитатели сырых почв или водоемов. На поверхности воды ковровые заросли образует риччиокарп (*Ricciocarpos natans* (L.) Corda), в толщу воды погружены риччия плавающая (*Riccia fluitans* L.), или риччия Гюбенера (*R. huebeneriana*). У всех водных риччий ассимиляционная ткань слоевища образует воздушные камеры, обеспечивающие плавучесть таллома (рис. 35).

Риччиокарп плавающий имеет талломы размером 3–8 мм. На их поверхности хорошо заметен срединный дихотомически разветвленный желобок. Талломы риччиокарпа не имеют хорошо развитых воздушных камер. Известны две формы этого вида, зависящие от условий обитания. Плавающая форма (f. *fluitans*) приурочена к стоячим и слабопроточным водам, не образует розеток и имеет слаборазвитые ризоиды. Наземная форма (f. *terrestris* C. Jens.) развивается на илистой почве, образуя розетки размером до

2 см. Антеридии, архегонии и спорангии погружены в ткань таллома. Размножается вегетативно. Ризоидов риччия не имеет.

Риччия водная – широко распространенный гидрофит стоячих и медленно текущих вод средней полосы России. Обитает в толще воды близ поверхности, образуя рыхлые дернинки, состоящие из ярко-зеленых, плоских, дихотомически разветвленных талломов до 1 мм толщиной. Антеридии, архегонии и спорангии погружены в ткань таллома. Риччия чаще размножается вегетативно, участками таллома. При высыхании водоема она может произрастать на сырой почве. Это популярное аквариумное растение.

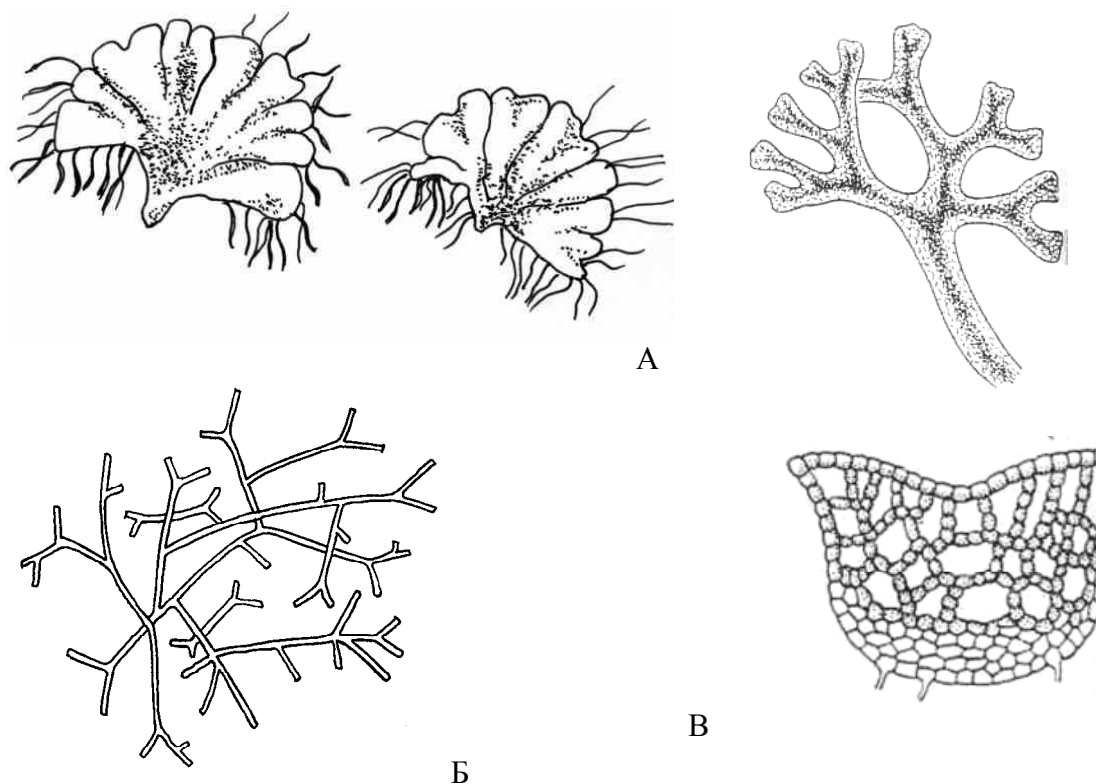


Рис. 35. А – риччиокарп плавающий; Б – риччия плавающая; В – риччия Гюбинера (часть слоевища и поперечный срез слоевища [по: Жизнь растений, 1977])

Класс ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ – MUSCI, BRYOPSIDA

Подкласс СФАГНОВЫЕ – SPHAGNIDAE

Порядок СФАГНОВЫЕ – SPHAGNALES

Семейство СФАГНОВЫЕ – SPHAGNACEAE Dumort

Подкласс сфагновых мхов содержит только один порядок с одноименным семейством, насчитывающим свыше 300 видов. Сфановые мхи – крупные, мягкие, беловато-зеленые, бурые или красноватые растения, образующие подушковидные дерновинки разного размера. Стебель без ризоидов, правильно пучковидно-ветвистый. Это двудомные или однодомные растения, в основном представители влажных местообитаний, но они также достаточно разнообразны и в пресных водах.

В верховых и переходных болотах, в заболоченных водоемах и водотоках встречаются различные сфагны: *Sphagnum cuspidatum*, *S. inundatum* Russ., *S. majus* (Russ.) C. Jens., *S. riparium* Angstr. и другие. На водоемах эти виды, наползая с берегов, участвуют

в сплавинообразовании. По сырым берегам озер, тростниковым зарослям, топким ольшанникам весьма распространены *Sphagnum squarrosum* Crome, *S. teres* (Schimp.) Angstr. ex Hartm. Они хорошо переносят длительное обводнение и способны к образованию водных форм, сильно отличающихся от типичных.

Подкласс БРИЕВЫЕ, или БРИИДЫ – BRYIDAE
Порядок ИЗОБРИЕВЫЕ – ISOBRYALES

Семейство ФОНТИНАЛИЕВЫЕ – FONTINALACEAE Schimp.

Семейство включает водные виды с трехрядно расположенными листьями. Это крупные растения, растущие полностью погруженными в воду или на временно обсыхающих местообитаниях. По внешнему виду они могут быть темно-, оливково- или бурозеленого цвета до черноватых, иногда глянцево блестящих. Фонтиналиевые – заметный компонент водной растительности, способный формировать значительные по размеру чистые или почти чистые заросли. Семейство включает три рода, один из которых – эндемик Северной Америки, два других имеют широкое распространение. Род **дихелема** включает 5–6 видов, распространенных в холодных умеренных районах Северного полушария. Дихелема серповидная (*Dichelyma falcatum* (Hedw.) Myr.) встречается на севере бореальной и юге арктической зон. Растет в воде, обычно это полностью погруженный гидрофит. Реже встречается на берегах, на камнях и корнях деревьев. Стебель от 4 до 15 см длины (рис. 36, А).



Рис. 36. А – дихелема серповидная; Б – фонтиналис противопожарный
[по: Игнатов, Игнатова, 2004]

Род **фонтиналис** включает от 16 до 20 видов, распространенных в водоемах преимущественно умеренной зоны. Самый распространенный вид – фонтиналис противопожарный (*Fontinalis antipyretica* L. ex Hedw.). Он очень полиморфен, но часто образует мощные плавающие или простертые по субстрату плети до 40 см длины (рис. 36 Б). Ареал вида охватывает арктическую и умеренную зоны Голарктики, редок в степной зоне. Растет как в стоячей воде, включая озера и сфагновые болота, так и в быстро текущих ручьях, в том числе и в ключах, бьющих из-под выходов известняка, в реках. В руслах небольших пересыхающих речек, в постоянно сырых и сильно затененных условиях прекрасно развивается и без воды. Оптимальными для роста и развития *F. antipyretica* являются прохладные, умеренно жесткие, нейтральные проточные воды, поэтому этот вид особенно активен на перекатах малых и средних рек. В водотоках северных регионов с мягкой, кислой водой и быстрым течением часто обитает другой вид – *F. dalecarlica* B.S.G., Bryol. В озерных местообитаниях или в водотоках со слабым течением распространён *F. hypnoides* Hartm.

Порядок ГИПНОБРИЕВЫЕ – HYPNOBRYALES

Семейство АМБЛИСТЕГИВЫЕ – AMBLYSTEGIACEAE G. Roth

Представители семейства амблистегиевых в основном распространены в холодных и умеренных широтах земного шара. В составе семейства 16 родов и около 250 видов. Это рыхло- или плотнодерновинные мхи, от мелких до крупных размеров, иногда ярко окрашенные, растущие преимущественно во влажных местах. К наиболее распространенным водным и болотным мхам принадлежат виды самого крупного рода – **дрепанокладус** (*Drepanocladus* (Mull. Hal.) G. Roth s.l.). В проточных условиях, на камнях, древесине, по берегам стоячих водоемов, временно заливаемым канавам обитает голарктический вид – лептодикциум береговой (*Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst.), (рис. 37 А).



Рис. 37. А – лептодикциум береговой; Б – каллиергонелла заостренная [по: Игнатов, Игнатова, 2004]

Виды родов *Calliergon* (Sull.) Kindb., *Calliergonella* Loeske, *Cratoneuron* (Sull.) Spruce s.l. обычно доминируют на низинных, ключевых болотах, выходах родников, занимают мелководные участки водоемов, способны образовывать сплавины. **Каллиергонелла заостренная** (*Calliergonella cuspidate* (Hedw.) Loeske) имеет восходящий или прямостоячий всестороннеоблиственный стебель до 7 см длиной (рис. 37 Б).

Хрестоматийный материал

Н.Д. Немцева

Гидрофильные мохообразные дарвинского заповедника

Дарвинский заповедник находится в северо-западной части Рыбинского водохранилища и занимает центральную часть Молого-Шекснинской низменности. Для заповедника характерны высокая степень заболоченности территории и наличие обширной зоны временного затопления.

В состав флоры гидрофильных мохообразных включены виды, встречающиеся на обводненных болотах, в воде и прибрежной зоне озер, рек, ручьев, а также в заливах и на отмелях зоны временного затопления. Гидрофильные мохообразные представлены 53 видами, что составляет 35,1 % от общей флоры мохообразных (151 вид). Из них 16 видов, относящихся к 7 семействам, составляют печеночники (класс *Marchantiopsida*) и 37 видов, относящихся к 9 семействам, – листостебельные мхи (класс *Bryopsida*). Наибольшим количеством видов у листостебельных мхов представлены семейства *Sphagnaceae* (18) и *Amblysiegiaceae* (8), у печеночников – семейства *Ricciaceae* (4) и *Cephaloziaceae* (4). Остальные 12 семейств представлены 1–3 видами.

Преобладающей группой являются гидрофиты (14 видов, 26,4 % от общего числа гидрофильных мохообразных) – *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm., *S. majus* (Russ.) C. Jens., *S. riparium* Aongstr., *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb., *Fontinalis antipyretica* Hedw., *F. hypnoides* Hartm., *Riccia fluitans* L. и др. Вторую по численности группу составляют гигрофиты (12 видов, 22,6 %) *Sphagnum angustifolium* (Russ.) C. Jens., *S. flexuosum* Dozy et Molck., *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst., *D. fluitans* (Hedw.) Warnst., *Hypnum lindbergii* Mitt. и др. Гигромезофиты представлены 11 видами (20,8 %) – *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr., *Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T. Kop., *Marchantia polymorpha* L., *Stadopodiella fluitans* (Nees) Buch. и др. Гидрогигрофиты насчитывают 10 видов (18,9 %) – *Sphagnum magellanicum* Brid., *S. squarrosum* Crome, *S. balticum* (Russ.) C. Jens., *S. fallax* Klinggr. и др. Малочисленными группами являются мезогигрофиты (4 вида, 7,5 %) и гигрогидрофиты (2 вида, 3,8 %).

Все гидрофильные мохообразные – бореальные циркумполярные виды. В ценоотическом отношении гидрофильные мохообразные очень неоднородны. Видов, доминирующих в моховом покрове, немного – *Sphagnum angustifolium* (Russ.) C. Jens., *Sphagnum magellanicum* Brid., *S. fallax* Kiinggr., *S. squarrosum* Crome, *S. balticum* (Russ.) G. Jens., *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb., *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst., *D. fluxions* (Hedw.) Warnst., *D. exanmdatus* (B.S.G.) Warnst.

Преобладающее большинство гидрофильных мхов не играет значительной роли в растительном покрове. Частота встречаемости некоторых видов непосредственно зави-

сит от уровня водохранилища. В периоды с высоким уровнем повышается обилие *Fontinalis antipyretica* Hedw., *F. hypnoides* Hartm., *Riccia fluitans* L., *Ricciocarpos natans* (L.) Corda. В периоды с низким уровнем *Riccia cavernosa* Hoffm. и *Riccia canaliculata* Hoffm. выступают в роли растений-временников на песчаных отмелях.

V Всероссийская конференция по водным растениям «Гидрботаника 2000»: Тезисы докладов. – Борок, 2000. С. 196–197.

Резюме

Водоросли, лишайники и мхи нередко выступают основными поставщиками первичной продукции в водных экосистемах.

Мощными ценозообразователями выступают харовые водоросли. Во многих сапропелевых озерах формируется своеобразный пояс харофитов. Существует даже особый тип водоемов – харовые озера. В таких водоемах длительное время существуют мощные популяции различных видов харовых водорослей, успешно конкурирующие с высшими водными растениями.

Водные лишайники – одна из самых малоизученных групп растений. Они очень требовательны к чистоте воды и встречаются преимущественно в горных ручьях, реках и озерах, на каменистых субстратах.

Обычными обитателями континентальных водоемов и водотоков являются моховидные. облигатных гидрофитов среди них мало. Однако представители отдела демонстрируют экологическую пластичность, произрастая как в воде, так и при периодическом обводнении.

Рекомендуемая литература

Основная

Голлербах М. М. Отдел харовые водоросли (Charophyta) // Жизнь растений. Т. 3. – М., 1977. С. 338–350.

Голлербах М.М., Красавина Л.К. Определитель пресноводных водорослей СССР. Харовые водоросли – Charophyta. Вып. 14. – Л., 1983.

Гарибова Л. В., Дундин Ю. К. Коптяева Т. Ф., Филин В. Р. Водоросли, лишайники и мохообразные СССР. – М., 1978.

Жизнь растений. Водоросли, лишайники / Под ред. М.М. Голлербаха. – М., 1977. Т. 3.

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1, 2. Fontinaliaceae-Amblystegiaceae. – М., 2004.

Романов Р.Е., Жакова Л.В., Киприянова Л.М., Чемерис Е.В., Бобров А.А. Современное состояние и перспективы изучения харовых водорослей России // Материалы I (VII) Международной конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2010» (п. Борок, 9–13 октября 2010 г.). – Ярославль, 2010. С. 27–31.

Чемерис Е.В., Бобров А.А. Криптогамные макрофиты в водных экосистемах: разнообразие, сообщества, экологическая роль // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2005» (п. Борок, 11–16 октября 2005 г.). – Рыбинск, 2006. С. 71–86.

Дополнительная

Абросов В. О значении зарослей харовых водорослей (Charales) в жизни озер // Ботанич. журн. 1959. Т. 44. № 5. С. 684–687.

Голлербах М.М. Систематический список харовых водорослей, обнаруженных в пределах СССР по 1935 г. включительно // Тр. Ботанич. ин-та АН СССР. Серия II, вып. 5, 1950.

Жакова Л.В., Соловьева В.В. К изучению харовых водорослей Среднего Поволжья // Известия Самарского научного центра РАН. Вып. 5: Актуальные проблемы экологии. Т. 8. № 1. 2006. С. 141–146.

Немцева Н. Д. Гидрофильные мохообразные Дарвинского заповедника // V Всероссийская конференция по водным растениям «Гидророботаника 2000»: Тезисы докладов. – Борок, 2000. С. 196–197.

Пятков Ф. Ф. О значении харовых водорослей оз. Иссык-Куль в жизни водоплавающих птиц // Ботанический журнал. 1955. Т. 40. № 6. С. 860.

Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. – Омск, 2000.

Шоякубов Р. Ш. Харовые водоросли Узбекистана и их значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Ташкент, 1970.

Charophytes of the Baltic Sea / H. Schubert, I. Blindow (eds.). – Ruggel: Gantner Verlag, 2003.

Dambska I. Charophyta – Ramienice. – In: Flora stodkowodna Polski. Т. 13. – Warszawa, 1964.

Контрольные вопросы и задания

1. Почему при изучении закономерностей зарастания и фиторазнообразия различных водных объектов важно учитывать видовой состав низших и высших растений?
2. Представители каких отделов водорослей играют важную продукционную и средообразующую роль в пресноводных экосистемах?
3. Есть ли среди лишайников облигатные гидрофиты?
4. Какие экотопы занимают водные лишайники? Приведите примеры.
5. Какую ценогическую роль выполняют харофиты?
6. Какова толерантность харовых водорослей по отношению к температуре и солености воды?
7. Можно ли харовые водоросли отнести к космополитам?
8. Какое значение имеют харовые водоросли в функционировании водных экосистем?
9. Какие семейства отдела Моховидных содержат наибольшее число облигатных гидрофитов?
10. Приведите примеры мхов из разных экологических групп: гидрофитов, гигрофитов, гидрогигрофитов и гигромезофитов.
11. С чем связана экологическая пластичность и полиморфность большинства криптогамных макрофитов?

Заполните таблицу:

Разнообразие криптогамных водных макрофитов

Отделы	Класс	Порядок	Семейство	Примеры

4.2. Сосудистые водные макрофиты

Основная идея

Мировая водная флора насчитывает 2750 видов из 427 родов и 93 семейств сосудистых растений. Среди сосудистых водных растений Земного шара на долю споровых растений (*Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*) приходится 6,2%, или 171 вид. В составе сосудистых водных растений мира преобладают покрытосеменные растения (93,8%), из них 46,5% – представители однодольных и 47,3% относятся к двудольным.

Смысловые связи

В ряду таксономических единиц: отдел, класс, подкласс, порядок, семейство, род, вид – гидрофильная специализация проявляется в большей степени на уровне низших таксонов. – В биологии размножения и опыления, морфологии вегетативных и репродуктивных органов многих водных растений отмечается узкая адаптация к среде обитания: гетерофиллия, гидрофилия и гидрохория. – Среди растений вод встречаются как широкоареальные, так и узколокальные эндемичные виды.



Ключевые слова

Сосудистые споровые растения вод, водные покрытосеменные растения, отдел, класс, подкласс, порядок, семейство, род, вид, ареал, местообитание.

К концу XX века на планете было известно 248 824 вида высших растений [Соколов, 1994], из них с околководными и водными экотопами связано около 3000 видов. Мировая водная флора насчитывает 2750 видов из 427 родов сосудистых растений [Распопов, Папченков, Соловьева, 2011]. Среди сосудистых водных растений мира преобладают покрытосеменные растения (94,4%), из них 55% – представители однодольных; 39% относятся к двудольным.

Таблица 18

Таксономическая структура водной флоры сосудистых растений России и мира

Отделы	Классы	Число таксонов в России				Число таксонов в мире		
		порядков	семейств	родов	видов	семейств	родов	видов
<i>Lycopodiophyta</i>	<i>Isoëtopsida</i>	1	1	1	4	1	1	70
<i>Equisetophyta</i>	<i>Equisetopsida</i>	1	1	1	1	1	1	3
<i>Polypodiophyta</i>	<i>Polypodiopsida</i>	3	3	3	4	7	12	98
<i>Magnoliophyta</i>	<i>Magnoliopsida</i>	16	26	42	112	45	259	1300
	<i>Liliopsida</i>	9	18	48	223	39	154	1279
Итого		30	49	95	344	93	427	2750

Флора водоемов России содержит 744 вида из 62 семейств [Лисицына, Папченков, 2000]. Из них к водной флоре относится 344 вида сосудистых растений из 4 отделов: Lycopodiophyta (4 вида), Equisetophyta (1), Polypodiophyta (4) и Magnoliophyta (335). На сосудистые споровые растения вместе взятые (классы Isoëtopsida, Equisetopsida и Polypodiopsida) приходится 2,6%.

Таксономическая структура водной флоры России и Земного шара показана в табл. 18. Высшие таксоны представлены четырьмя отделами и пятью классами, которые характерны как для мировой флоры, так и для флоры нашей страны. Во всех указанных в таблице отделах и классах представлены как водные, так и наземные растения. Естественно, водная флора России беднее мировой. В нашей стране насчитывается 12,5% видов, 22% родов и 54% семейств водных сосудистых растений от их общего количества в мире.

Из 103 порядков, которыми представлена вся мировая флора сосудистых растений, водные растения присутствуют в 40 (39%). В России виды водной флоры содержатся в 32 порядках. На нашей территории отсутствуют водные растения из порядков Commeliniales, Euphorbiales, Geraniales, Hydatellales, Piperales, Podostomales, Restionales и Zingiberales.

Заслуживают внимания особенности видового богатства водной флоры России в сравнении с разными географическими регионами мира (табл. 19). В количественном выражении ее состав ближе к флоре Австралоазиатского региона, где насчитывается 439 представителей из 152 родов, против 344 видов и 95 родов изучаемой флоры. Флора водных сосудистых растений островов Океании содержит всего 108 видов из 62 родов, что связано со значительной степенью их изоляции и особенностью природных условий формирования гидрофильного компонента флоры, в отличие от материков.

Таблица 19

Состав водных сосудистых растений в различных географических регионах

Географический регион	Число родов	Число видов
Неотропики	192	984
Азия	192	664
Неоарктика	172	644
Афротропики	196	614
Палеоарктика	154	497
<i>Россия</i>	95	344
Австралоазия	152	439
Океания	62	108
Антарктика	9	12

Закономерно, что самое высокое видовое разнообразие водных сосудистых растений в тропиках: Афротропиках, Неотропиках (Южная Америка) и тропической Азии и более низкое в Неоарктике (Северная Америка), Австралоазии и Палеоарктике (Евразия), куда территориально входит Россия, имеющая около 70% состава ее водной флоры, большинство представителей которой являются космополитами и голарктическими видами, распространенными от умеренно северных до тропических природно-климатических зон.

При изложении содержания данного раздела в нашу задачу не входило описание всех семейств сосудистых макрофитов какой-либо конкретной территории. Мы стремились в единой системе показать разнообразие сосудистых растений континентальных вод земного шара на уровне крупных таксонов: отделов, классов, подклассов, порядков, семейств и родов с кратким описанием и рисунками лишь некоторых представителей, наиболее интересных в эволюционном, биоморфологическом, эколого-географическом и практическом отношениях.

4.2.1. Высшие споровые растения вод

Среди сосудистых водных растений Земного шара на долю споровых растений (Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta) приходится 6,2% видов. Отдел Lycopodiophyta в водной флоре мира насчитывает 70 видов, на территории России всего 3 вида. Значительно богаче в водной флоре мира представлен отдел Polypodiophyta, который содержит 98 видов из 7 семейств.

Отдел ПЛАУНОВИДНЫЕ – LYCOPODIOPHYTA

Класс ПОЛУШНИКОВЫЕ, ИЛИ ШИЛЬНИКОВЫЕ – ISOËTOPSIDA Семейство ПОЛУШНИКОВЫЕ – ISOËTACEAE Reichenb.

Современные плауновидные небогаты водными растениями, несмотря на то, что многие травянистые ископаемые группы, имевшие обилие воздухоносных полостей в стебле, вероятно, были земноводными и полупогруженными. В настоящее время к таковым относятся только полушники. Среди них есть водные или частично погруженные в воду растения, а также обитающие на влажной почве, не покрытой водой.

Род полушник (*Isoëtes*) содержит около 70 видов, широко распространенных по земному шару. Название рода произошло от греческих слов «изос» – одинаковый, и «этос» – год, так как растение в течение года практически не изменяет внешний облик. Водные полушники обитают обычно в олиготрофных озерах со слабокислой и очень прозрачной водой, где нет конкуренции со стороны других растений. Раньше полушники были широко распространены в ледниковых и альпийских озерах Европы, но во многих местах в связи с промышленным и бытовым загрязнением вод уже исчезли и продолжают исчезать.

Один из видов этого рода – полушник луизианский (*I. louisianensis* Thieret) впервые описан только в 1973 году, однако при строительстве моста участок, где он рос, был уничтожен. Лишь в 1978 году его вновь обнаружили в количестве 50 экземпляров выше по течению. Этот крайне ограниченный район распространения полушника расположен в штате Луизиана, в окрестностях Вашингтон-Периш. Растение включено в список видов растений, находящихся под угрозой исчезновения в США. В непосредственной опасности уничтожения находятся 4 европейских вида (*I. delilei* Roth., *I. tenuissima* Bor., *I. maliniverniana* Ces. et De Not., *I. boryana* Durieu). Последний вид имеет очень ограниченное распространение во Франции и Испании, внесен в Красную книгу Международного Союза охраны природы и природных ресурсов (МСОП). В водоемах России отмечено 4 вида полушника: азиатский (*I. asiatica* (Macino) Makino), озерный (*I. lacustris* L.), морской (*I. maritima* Underw.) и щетинистый (*I. setacea* Durieu). Последние три вида занесены в Красную книгу Российской Федерации [2008].

Виды полушников по высоте варьируют: полушник индийский (*I. indica*) от 8 до 55 см, полушник коромандельский (*I. coromandelina*) от 20 до 90 см, полушник приморский (*Isoëtes maritima*) достигает не более 10 см. У всех видов листорасположение спиральное. Число шиловидных листьев зависит от вида, условий обитания и возраста. У полушника индийского может быть от 9 до 35 листьев, у полушника трехгранного (*I. triquetra*) максимальное число листьев может достигать 400. В основании листа имеется хорошо развитый язычок размером до 15 мм. Стебель у большинства видов неветвящийся, располагается в почве, у самой поверхности. Лишь для южноамериканских видов отмечается однократное, реже двукратное дихотомическое ветвление. Корни располагаются в многократных вертикальных рядах. Зрелый корень длиной до 15–20 см, сравнительно тонкий, диаметром 1–3 мм.

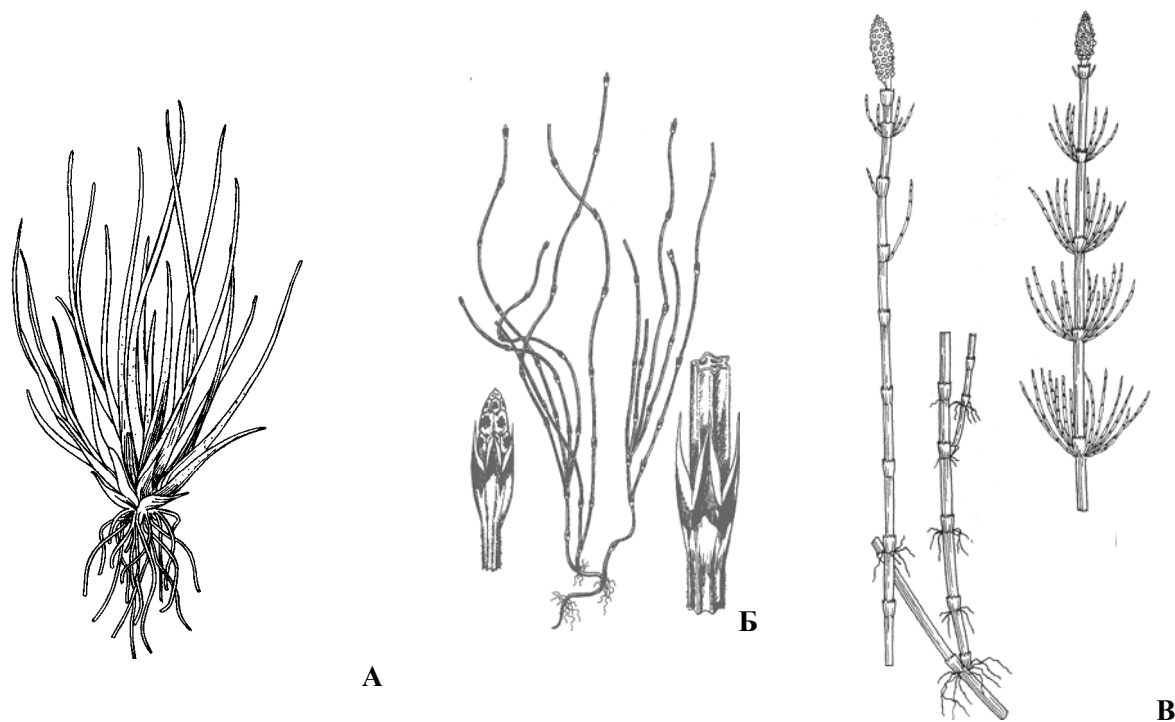


Рис. 38. А – полушник озерный; Б – хвоц камышовый; В – хвоц приречный
[по: Губанов и др., 1982]

Полушник озерный (*Isoetes lacustris* L.) – небольшое многолетнее растение до 12–20 см высотой, растущее под водой. Стебель короткий, клубневидный, с пучком корней. Листья темно-зеленые, прямые, твердые, на концах острые, не просвечивающиеся, в поперечнике четырехугольные (рис. 38 А). Микро- и макроспорангии расположены в пазухах расширенных оснований листьев. Мегаспоры имеют небольшие выросты в виде бугорков. Спороношение в июле – сентябре. На территории России вид распространен в Арктике, европейской части, Западной и Восточной Сибири. Это растение очень редко встречается по дну олиготрофных и дистрофных озер с чистой прозрачной водой, на песчаном или каменистом дне. Заросли полушника на глубине 50–100 см иногда образуют подводные луга. Растение редкое, реликтовое, сокращающее численность, нуждается в охране.

Отдел ХВОЩЕВИДНЫЕ – EUISETOPHYTA

Класс ХВОЩЕВЫЕ – EUISETOPSIDA

Сем. ХВОЩЕВЫЕ EUISETACEAE Rich. ex DC.

Род *Equisetum* L. s.l. (хвоц)⁷ – единственный ныне живущий представитель древнего и обособленного отдела Equisetophyta (Arthrophyta), расцвет которого пришелся на палеозой и, в меньшей степени, на мезозой. Несмотря на древность происхождения, эта группа успешно существует и в настоящее время. Хвоцы традиционно делят на два подрода, отличающихся поверхностными (subgen. *Equisetum*) или, соответственно, погруженными (subgen. *Hippochaete*) устьицами.

⁷ В этом разделе использованы материалы кандидатской диссертации В.Э. Скворцова «Род *Equisetum* L. в российской и мировой флоре» (М., 2008).

Латинское название *Equisetum* впервые использовал древнеримский естествоиспытатель Плиний Старший, видимо, имея в виду сходство ветвистых побегов хвоща с хвостом лошади (от лат. *equus* – лошадь и *seta* – щетина, жесткие волосы). Сам Плиний употреблял его, как считают, по отношению к *E. fluviatile*. Натуралистам хвощи известны еще со времен Древнего Рима, значительная часть видов описана в классических трудах VIII–XIX вв., автором многих является сам К. Линней.

Общее число описанных видов *Equisetum* превышает 100, однако признанием пользуется лишь 15–20. Распространена точка зрения о существовании большого числа межвидовых гибридов: их описано уже 19; причем 8 отмечались для России [Черепанов, 1995].

Род *Equisetum* имеет почти космополитный ареал. Аборигенные виды отсутствуют в Австралии и Антарктиде. Наиболее бедна и неспецифична по составу хвощей Африка (3 аборигенных вида, ни одного эндемика). В Ю. Америке тоже 3 вида, но 2 из них эндемичны для нее, а третий – субэндемик. В Евразии и С. Америке по 12 видов. На обеих материках южнее 40° происходит резкое обеднение флоры *Equisetum* с одновременным появлением специфических видов субтропического характера. В России известно 10 видов, что составляет 2/3 всего мирового разнообразия хвощей, места обитания 6 видов связаны с околотовными биотопами.

Большинство видов имеет очень широкие ареалы и являются самым обычным компонентом различных типов растительности от крайнего севера тундровой зоны и высокогорий до пустынь и тропических лесов. Во многих сообществах они являются доминантами или субдоминантами растительного покрова. Некоторые виды имеют лекарственное, кормовое и техническое значение, другие могут быть агрессивными сорняками.

Хвощи – травянистые растения с моноподиально ветвящимися членистыми побегами, имеющими полые удлиненные ребристо-бороздчатые междуузлия и сильно редуцированные листья в виде мелких зубцов, собранных мутовками в узлах побегов и сросшихся между собой в нижней части в трубку (влагалище), охватывающую стебель над узлом. Несмотря на то, что строение побегов у разных видов принципиально не отличается, они очень разнообразны по внешнему виду. Это связано с чрезвычайной изменчивостью размеров, направления роста, степени и характера ветвления. Встречаются все формы роста – от прямостоячей до лежачей или вьющейся и цепляющейся. Надземные побеги могут быть как абсолютно неветвистыми, так и иметь густое регулярное мутовчатое ветвление; иногда наблюдается образование ветвей 2–4 порядка. Все это многообразие может наблюдаться и в пределах одного вида и даже в границах одного клона.

На побережье озер и водохранилищ, на мелководных рек в пределах России отмечено 6 видов хвощей. Часто один и тот же вид хвоща обладает широкой экологической амплитудой. Хвощ полевой (*E. arvense* L.) встречается на обсыхающих участках водоемов, сыром и влажном грунте. В условиях временного и длительного затопления водохранилищ, на береговых отмелях рек и озер встречаются хвощи: береговой (*E. x litorae* Kuhl. ex Rupr.), пестрый (*E. variegatum* Schleich. ex Web. et Mohr) и камышовый (*E. scirpoides* Michx). Последние два вида представляют собой невысокие (6–30 см) растения. Хвощ камышовый (рис. 38 Б) является психрофитом, может жить на холодной и сырой почве, когда вода, несмотря на избыточность в окружающей среде, физиологически недоступна растению из-за низких температур.

Хвощ приречный (*Equisetum fluviatile* L.)⁸ – многолетнее растение, имеющее темно-бурое корневище толщиной 2–5 мм. Стебель от 20 до 150 см высотой, гладко-ребристый, простой или ветвистый (рис. 38 В). Листовые влагалища из 15–20 шиловидных зубцов. Ветви с мелкобугорчатыми ребрышками; листовые зубцы заострены, на стебле бурые, плотно прижатые к стеблю. Спороношение в июне – июле. Растение широко распространено по болотам, берегам озер и прудов, по топким местам, иногда образует большие заросли в воде на глубине до 1 м. На торфянистых и олиготрофных субстратах у *E. fluviatile* вырастают, как правило, неветвистые или слабо разветвленные побеги, а на илистых евтрофных грунтах – мутовчато ветвистые побеги, а также побеги обогащения, имеющие промежуточную морфологию между веточками и стеблем и восходящий или приподнимающийся рост [Богачев, Филин, 1990].

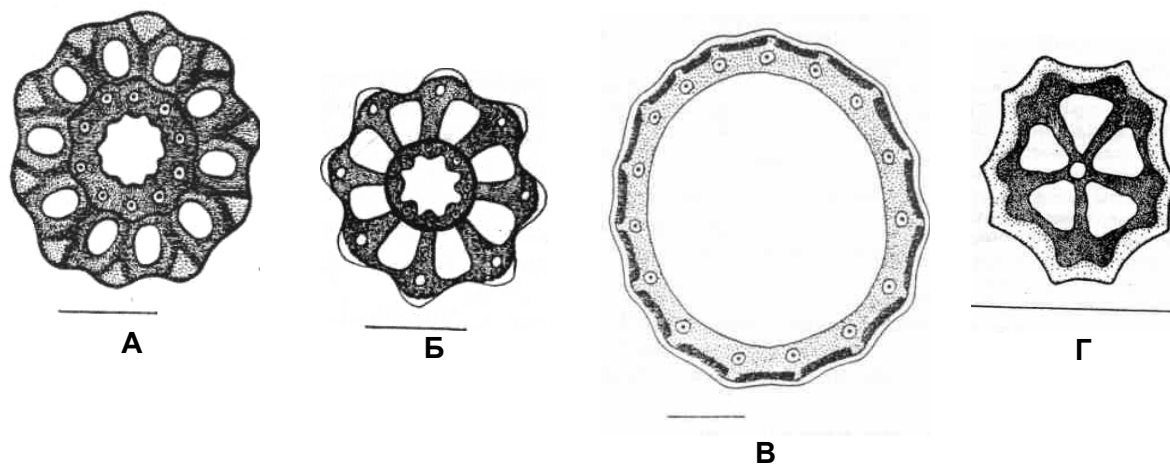


Рис. 39. Схемы поперечных срезов стебля, А – хвощ полевой; Б – хвощ болотный; В – хвощ приречный; Г – хвощ пестрый [по: Лисицына, Папченков, Артеменко, 2009]. Масштабная линейка равна 1 мм.

Хвощи имеют хорошо выраженные анатомические признаки гигроморфизма – слабое развитие водопроводящей системы и хорошо развитую воздухоносную ткань. По строению поперечного среза стебля можно диагностировать разные виды хвощей. Так, у хвоща камышового центральной полости нет, у хвоща полевого она узкая, занимает не более 1/5 поперечника стебля и окружена валекулярными (ложбинными) полостями, как у хвоща болотного (*E. palustre* L.), но у первого они овальной формы (рис. 39, А, Б.). У хвоща приречного стебель с широкой центральной полостью, занимающей 4/5 диаметра (рис. 39 В), а у хвоща пестрого – с узкой центральной полостью, окруженной ложбинными полостями треугольной формы (рис. 39 Г).

Отдел ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ – POLYPODIOPHYTES

Папоротники – одна из древнейших и наиболее многочисленных в современную эпоху группа сосудистых споровых растений, по числу родов и видов уступающая только покрытосеменным и мохообразным. Известно 10,5–11,3 тыс. видов папоротников, хотя предполагается, что известные науке виды составляют 70–94% их реального числа, которое может достигать 12000–15000 [Roos, 1996].

⁸ По биологии и экологии *E. fluviatile* защищена кандидатская диссертация (Богачев, 1977). «Биологическая флора Московской области» включает две статьи о хвощах – *E. hyemale* [Филин, 1990] и *E. fluviatile* [Богачев, Филин, 1990].

Папоротники распространены очень широко, фактически по всему земному шару и встречаются в самых различных местообитаниях, включая болота, озера, рисовые поля и солоноватые воды. Большинство водных папоротников распространено в тропических областях. Среди них немало популярных аквариумных видов растений. В составе водной флоры мира 98 видов папоротников из 7 семейств и 12 родов. Наибольшим видовым разнообразием выделяются семейства *Marsiliaceae* – 75 и *Salviniaceae* – 16 видов [Alan R. Smith et al, 2006]. В водоемах России к этим семействам относятся соответственно 3 и 1 вид водных растений.

Класс МНОГОНОЖКОВЫЕ – POLYPODIOPSIDA
 Подкласс ПОЛИПОДИИДЫ – POLYPODIIIDAE
 Порядок ПОЛИПОДИЕВЫЕ – POLYPODIALES
 Семейство МНОГОНОЖКОВЫЕ – POLYPODIACEAE

Семейство многоножковых является одним из наиболее богатых среди папоротников и широко распространенных по всему земному шару, однако чаще это эпифиты и лишь немногие – обитатели водоемов. К ним относятся цератоптерис роговидный (*Ceratopteris cornuta*, рис. 40 А) и большбитис Геделоти (*Bolbitis heudelotii*), распространенные в водоемах Африки и Азии (рис. 40 Б). Последний вид растения несет на верхней стороне мясистых, сочных корневищ двурядно расположенные перисто-рассеченные листья, либо крупные, цельные, как у тайландского или крыловидного папоротника (*Microsorium pteropus*) из Юго-Восточной Азии (рис. 40 В). Эти виды очень популярны у аквариумистов.

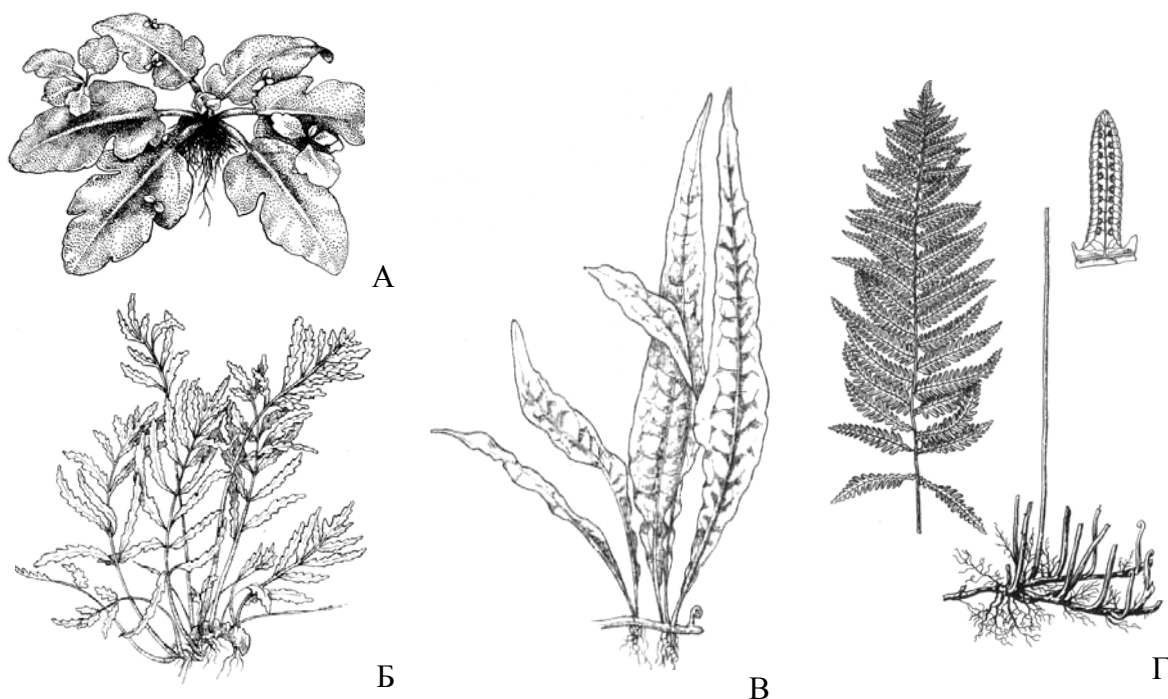


Рис. 40. А – цератоптерис роговидный; Б – большбитис Геделоти; В – микрозорис крыловидный [по: Цирлинг, 1991]; В – телиптерис болотный [по: Губанов и др., 1982]

Виды из рода **цератоптерис** (*Ceratopteris*) широко распространены в тропических и субтропических зонах земного шара. Растения имеют поднимающиеся над водой или лежащие на ее поверхности розетки листьев разной формы. Сильно рассеченные листья у индийского папоротника – цератоптериса василистниковидного (*Ceratopteris*

thalictriodes). К этому виду многие птеридологи сводят все разнообразие форм в пределах рода. Морфологическая вариабельность листьев объясняется особенностями онтогенеза растений: первые, стерильные листья мелкие, цельные или слабо рассеченные, последующие, фертильные – четырежды раздельные, с очень узкими конечными сегментами. Некоторые различают до 5 видов и несколько разновидностей. Благодаря своей плавучести цератоптерисы способны выживать во время сильных разливов рек, подъемов воды, образуя плавучие популяции. Единично занесенные в водоем, они способны через несколько лет широко распространиться на влажных местообитаниях.

Из-за своей декоративности и быстрого вегетативного размножения растения выращивают в бассейнах и аквариумах. Молодые экземпляры цератоптериса (*Ceratopteris cornuta*) с нежными мясистыми сочными листьями употребляют в пищу как салат и называют «водяная капуста». Это гидрофиты, свободно плавающие в водоемах вместе с сальвинией, пузырчаткой, водным гиацинтом и другими макрофитами. Встречаются они также на мелководьях и временно затапливаемых илистых участках среди зарослей ситняка, а также являются сорняками рисовых полей.

Семейство ТЕЛИПТЕРИСОВЫЕ – THELYPTERIDACEAE Pichi-Sermolli

подавляющая часть растений семейства телиптерисовых – наземные растения. По окраинам торфяных и осоковых болот часто встречается телиптерис болотный (*Thelypteris palustris* Schott). Это многолетнее корневищное растение 30–60 см высотой. Листья длинночерешковые, дважды перистые, желтовато-зелёные, продолговатые или ланцетные (рис. 40 Г). Сегменты их ланцетно-линейные, глубоко перисто-раздельные с продолговатыми долями; у спороносящих листьев они треугольно-серповидные благодаря закручивающимся внутрь краям, прикрывающим сорусы. Спороношение в июле – сентябре. Общий географический ареал охватывает Европу, Кавказ, Среднюю Азию и Северную Америку. Обычно он формирует обширные заросли на мокрых заболоченных лугах и в лесах, преимущественно в черноольшаниках, а также на зарастающих торфяных водоёмах, образуя сплаvinу.

Подкласс МАРСИЛЕИДЫ – MARSILEIDAE

Порядок МАРСИЛЕЕВЫЕ – MARSILEALES

Семейство МАРСИЛЕЕВЫЕ – MARSILEACEAE Mirb.

К марсилиевым относятся разноспоровые, водные и земноводные растения. Это семейство объединяет три рода – марсилия, пилюльница и регнеллидиум, всего около 80 видов (Степанов, 2003) водных растений.

Род **марсилия** назван в честь итальянского профессора ботаники Л. Марсили (1658–1730). Это довольно широко распространенные растения в теплых районах всего мира, но лучше он представлен в северном полушарии, тропической Африке и Австралии. Род содержит около 70 видов, на территории России – всего 3 вида (Шмаков, 2001): марсилия четырехлистная (*Marsilea quadrifolia* L.), щетинистая (*M. strigosa* Willd.) и египетская (*M. aegyptiaca* Willd.). Последние два вида занесены в Красную книгу Российской Федерации (2008), имеют категорию статуса «находящиеся под угрозой исчезновения».

Все марсилии – травянистые растения с тонкими ветвящимися столонообразными корневищами, стелющимися по почве, либо погруженными в грунт. В течение жизни на одном и том же растении образуются длинночерешковые листья различной формы: с

одним листочком, двумя, тремя и, наконец, четырьмя плавающими листочками. При основании черешка формируются спорокарпии яйцевидной или овальной формы.

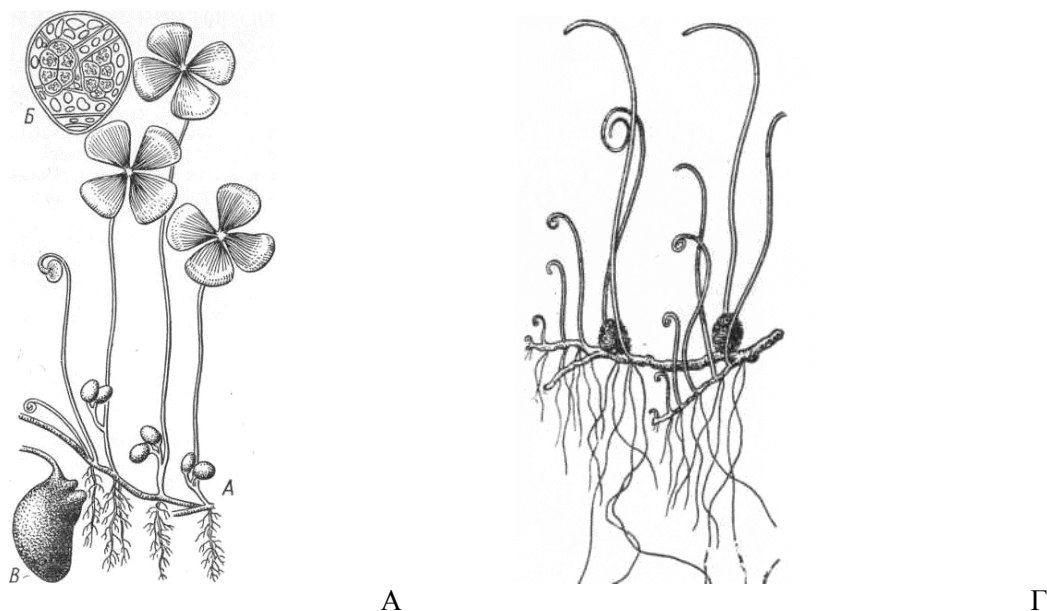


Рис. 41. А – марсилия четырехлистная: А – общий вид; Б – проросшая микроспора; В – спорокарпий; Г – пилюлария шариконосная [по: Жизнь растений, 1978]

Марсилия четырехлистная (*M. quadrifolia* L.) – многолетний водный папоротник размером до 20 см. Растение голое. Спорокарпии овальные, вначале прижатоволосистые, затем голые, расположены по 2–3 на общей ножке, срастающейся с черешком (рис. 41 А). В условиях затопления корневище может достигать до 1 м длины, а черешки листьев до 80 см. При обсыхании растение образует наземную форму. Спороношение в июле – августе. Распространено в Центральной и Южной Европе, на Кавказе. Редко встречается в водоемах Южного Заволжья, чаще распространено в Средней Азии и Средиземноморье. Обитает в мелких стоячих водоемах, по песчаным и илистым карьерам, в воде на глубине до 50 см или у воды. Вид слабоконкурентный, встречается в сообществах среди рдестов, наяды, хары и других растений.

Марсилия щетинистая (*M. strigosa* Willd.) – многолетнее земноводное растение до 10 см высоты. Листовые пластинки развиваются с опушением вдоль черешков, затем голые. Спорокарпии покрыты щетинками, клиновидно-округлые сжатые, одиночные, на коротких ножках, присосых к основанию черешка. Споры образуются в июле – августе. Встречается в европейской части России и Средней Азии. Обитает по илистым берегам рек, озер, окраинам болот.

Марсилия египетская (*M. aegyptiaca* Willd.) – небольшой корневищный земноводный многолетник, обитающий на пересыхающих летом западинах среди бугристых песков на левобережье Волги и по песчаным берегам солоноватых водоемов, где обычно заходит в воду. В России известны два местонахождения в низовьях Волги: одно в окрестностях Астрахани, обнаружено в первой половине прошлого века и более поздними сборами не подтверждено; второе в пойме Волги – Ахтубы близ пос. Петропавловский (окрестности сел Владимировка и Замьян) ниже Волгограда, возможно, еще сохранилось. В последнем местонахождении в 1932 г. вид встречался довольно обильно. Растет в Египте, Юго-Западной Азии и в долине Черного Иртыша в Китае.

Пилюлария шариконосная (*Pilularia globulifera* L.) имеет две экологические формы: погруженную, с длинным (до 1 м) стеблем и листьями длиной до 30 см, и наземную, с короткими (до 10 см) стеблями и листьями размером 1–7 см. Погруженная форма раз-

множается корневищем, наземная – образует крохотные шарики спорокарпиев, похожие на пилули, отчего растение и получило такое название (рис. 41 Б). Вид распространен в Европе, преимущественно на болотах.

Регнеллидиум двулистный (*Regnellidium diphyllum* Lindm.) – единственный вид в роде. Внешне напоминает марсиллии, но пластинка вайи из двух сегментов. Черешки 8–20 см длиной, пластинки вайи до 15 мм длиной, 12–20 мм шириной. Древний реликт, сохранившийся в настоящее время только на юге Бразилии. В третичном периоде был распространен и в Азии. Произрастает на периодически затопляемых зонах прибрежного леса, по берегам водоемов. Растение теплолюбивое: растет при температуре воды выше 23 °С [Степанов, 2003].

Подкласс САЛЬВИНИИДЫ – SALVINIIDAЕ
Порядок САЛЬВИНИЕВЫЕ – SALVINIALES
Семейство САЛЬВИНИЕВЫЕ – SALVINIACEAE T. Lest.

подавляющее большинство сальвиний населяет пресноводные водоемы тропических и субтропических стран. Род **сальвиния** назван в честь итальянского профессора ботаники А. Сальвинии (1633-1721). Все 10 (12) современных видов этого рода (за исключением сальвинии плавающей), – многолетние растения с плавающими на поверхности воды листьями и с тонкими ветвистыми побегами, лишенными придаточных корней. Листья собраны мутовками по три, из них два – цельные, третий – погруженный, рассеченный на линейные корневидные сегменты. Шаровидные сорусы расположены у основания погруженного листа.

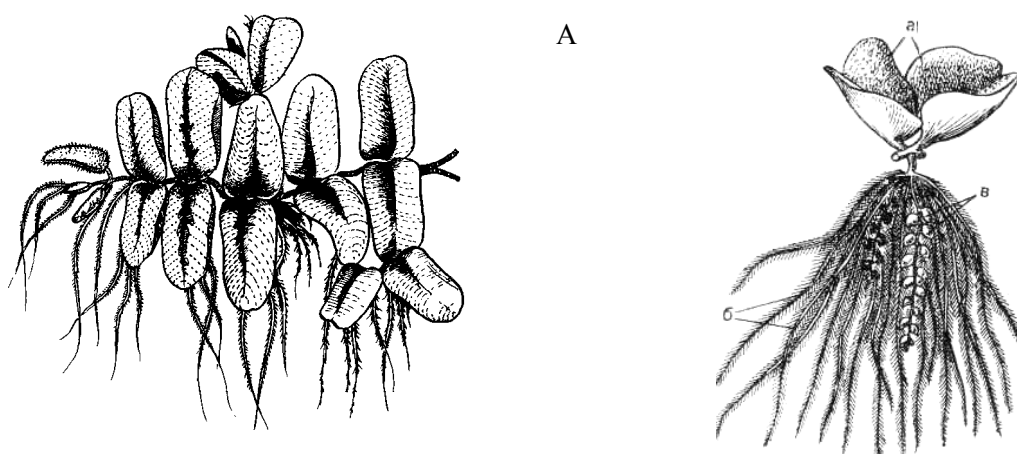


Рис. 42. А – сальвиния плавающая; Б – сальвиния ушковидная, а – плавающие листья, б – сегменты погруженного листа, в – сорусы [по: Жизнь растений, 1978]

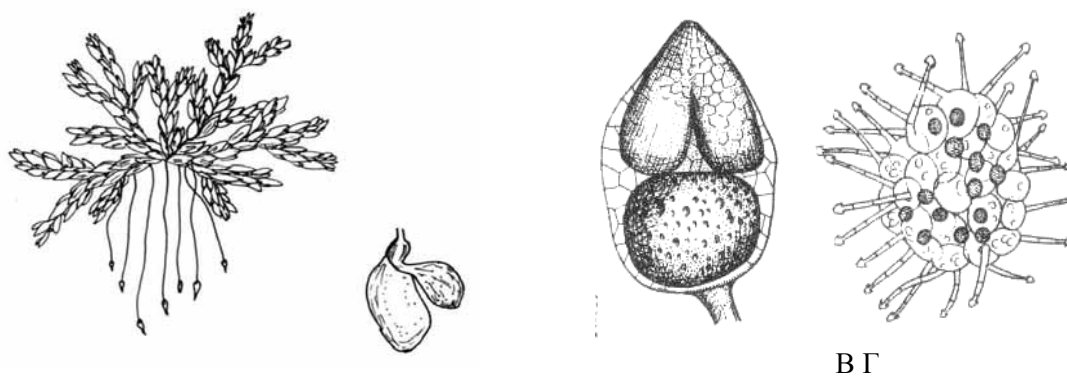
Сальвиния плавающая (*Salvinia natans* (L.) All.) – споровое однолетнее растение. Стебель 5–15 см длины и около 1 мм в диаметре, простой или разветвленный, несущий листья двух типов – плавающие и погруженные. Плавающие листья – овальные, снизу густо волосистые, сверху покрытые небольшими бородавочками, на верхушке с пучком коротких толстых волосков. Подводные листья – мелко рассеченные, буроватого цвета, внешне похожие на корни. Настоящих корней сальвиния не имеет (рис. 42 А). Распространена на Кавказе, в европейской части России, в Средней Азии, в Западной Сибири и на Дальнем Востоке. Обитает в хорошо прогреваемых стоячих водоемах, заливах и заводях рек. Редкое реликтовое растение, подлежит охране.

Сальвиния ушковидная (*S. auriculata*), населяющая тропические и субтропические районы Америки, имеет приподнимающиеся края и лодочкообразную листовую пластинку (рис. 42 Б). Сальвиния Спруса (*S. sprucei*) и клубучковая (*S. cucullata*) имеют листья, скрученные в воронку. Самые крупные листья с мощным вздутым килем имеет сальвиния продолговатолистная (*S. oblongifolia*).

Семейство АЗОЛЛОВЫЕ – AZOLLACEAE Wetts.

Семейство содержит один род – азолла и 7 видов, из них два американских вида занесено в Европу: азолла королинская (*Azolla caroliniana* Willd.) и азолла папоротниковидная (*A. filiculoides* Lam.). Эти разноспоровые плавающие на поверхности воды растения имеют сезонный характер роста с выраженным периодом покоя в зимнее время. Особенность азоллы – симбиоз с сине-зеленой водорослью – *Anabaena azollae*, которая заполняет полость у верхнего сегмента листа и обеспечивает растениям способность к фиксации атмосферного азота из воздуха, что повышает конкурентность растений относительно других видов, фиксирующих азот только из воды. Азолла размножается вегетативно, по способности к фиксации атмосферного азота не уступает бобовым растениям.

Азолла королинская представляет собой разветвленное плавающее растение размером до 25 см, на верхней стороне которого в два ряда находятся очень мелкие (0,5–1 мм) черепитчато расположенные листья, плотно прикрывающие ветви с придаточными корнями. Каждый лист состоит из двух сегментов (лопастей). Нижний, погруженный, служит для всасывания воды, верхний, выступающий над водой – ассимиляционный, с устьицами на обеих сторонах (рис. 43 А, Б). На первом погруженном сегменте листа каждой боковой ветви расположены сорусы неодинакового размера (рис. 43 В, Г). Микросорусы объединяют от 7 до 1000 микроспорангиев, образующих скопления, называемые массулами.



А Б

В Г

Рис. 43. А – азолла королинская [по: Цирлинг, 1991]; Б – лист из двух сегментов; В – мегасорус (с прозрачной оболочкой покрывальца), содержащий базальную мегаспору и верхушечные массулы – поплавки; Г – массула с микроспорами и многочисленными глохидиями [по: Жизнь растений, 1978]

У азолл папоротниковидной и королинской на поверхности массул развиваются цепляющиеся выросты – глохидии. Растения могут произрастать на суше, образуя наземные формы, но повторное их затопление приводит к гибели, а постепенное снижение уровня воды стимулирует развитие особей. Они – индикаторы эвтрофных пресноводных зарастающих замкнутых водоемов и илистых донных отложений. Выдерживают умеренное антропогенное влияние. Растения используются аквариумистами, перспективны в качестве сидеральной культуры при возделывании риса, а также имеют

кормовое, эфирномасличное и водоохранное значение. При чрезмерном разрастании создают анаэробную среду, что угнетает развитие других видов и оказывает отрицательное действие на водные экосистемы.

4.2.2. Цветковые растения вод

В водной флоре Земного шара 2579 видов (93,8%) относится к отделу Покрытосеменные (Magnoliophyta), из них 46,5% представителей Liliopsida, 47,3% – Magnoliopsida, т.е. двудольных немного больше, чем однодольных растений. В целом же представители двудольных в мировой флоре по числу видов превосходят однодольных в 4–5 раз. Гидрофильная специализация растений проявляется уже на уровне подклассов. Так, подкласс Alismatidae содержит почти исключительно водные и болотные растения. Еще больше специализация проявляется на уровне порядков (Кореякова, Распопов, 1988). Из 103 порядков, которыми представлена вся мировая флора сосудистых растений, водные растения присутствуют в 40 (39%). Флора мира содержит 9 порядков, в составе которых только водные и прибрежно-водные виды (Marsiliales, Salviniaceae, Nymphaeales, Nelumbonales, Najadales, Hydatellales, Juncaceae, Typhaceae, Alismatales).

Около 50% семейств мировой водной флоры содержат исключительно водные растения. Класс двудольных растений (Magnoliopsida) содержит прибрежно-водные и водные растения из 7 подклассов, 22 порядков и 39 семейств. В классе однодольных растений (Liliopsida) все три подкласса (Alismatidae, Liliaceae, Araceae) содержат водные макрофиты, представляющие 11 порядков и 27 семейств.

В России виды водной флоры содержатся в 32 порядках. Состав покрытосеменных растений в гидрофильном компоненте флоры России характеризуется почти двукратным преобладанием представителей класса однодольных растений – 223 вида, (64,7%) над двудольными 112 видов (32,7%), табл. 20.

Таблица 20

Соотношение таксонов в классах Magnoliopsida и Liliopsida водной флоры России [по: Распопов, Папченков, Соловьева, 2011]

Подклассы	Порядки	Семейства	Роды	Виды
Класс Magnoliopsida	16	26	42	112
Magnoliaceae	2	4	6	17
Ranunculaceae	1	1	4	28
Caryophyllaceae	2	2	4	4
Dilleniaceae	3	3	6	13
Rosaceae	5	8	12	24
Asteraceae	3	7	10	26
Класс Liliopsida	9	18	47	223
Alismaceae	2	8	20	103
Liliaceae	5	6	19	74
Araceae	2	4	8	46

Интересен состав ведущих семейств по числу видов водных сосудистых растений России в сравнительном аспекте с таковыми Земного шара (табл. 21). Десять лидирующих семейств имеют общие тенденции: 1) для обеих флор число видов в первой десятке семейств составляет более половины ее состава – в России на них приходится 64%, в мире – 57%; 2) в числе десяти ведущих семейств есть 5 общих, из которых *Superaceae* в

обоих случаях занимает 2-е место. 3. В сравниваемых флорах преобладающими среди лидирующих являются семейства класса Liliopsida.

Таблица 21

Число видов в ведущих семействах покрытосеменных растений России и мира

[по: Распопов, Папченков, Соловьева, 2011]

Семейства	В России	Семейства	В мире
<i>Potamogetonaceae</i>	51	<i>Podostemaceae</i>	330
<i>Cyperaceae</i>	50	<i>Cyperaceae</i>	276
<i>Ranunculaceae</i>	28	<i>Poaceae</i>	190
<i>Typhaceae</i>	18	<i>Araceae</i>	139
<i>Alismataceae</i>	17	<i>Potamogetonaceae</i>	117
<i>Sparganiaceae</i>	16	<i>Hydrocharitaceae</i>	108
<i>Poaceae</i>	15	<i>Alismataceae</i>	96
<i>Lemnaceae</i>	9	<i>Plantaginaceae</i>	91
<i>Hydrocharitaceae</i>	9	<i>Lythraceae</i>	78
<i>Nymphaeaceae</i>	8	<i>Lentibulariaceae</i>	70

Различия же выглядят более значимыми. В водной флоре сосудистых растений мира ведущим по числу видов является семейство *Podostemaceae*, насчитывающее 330 видов. В России это семейство не представлено, и первое место занимает *Potamogetonaceae*, стоящее в списке ведущих семейств мира на 5-й позиции. Сильно отличается в сравниваемых флорах положение *Poaceae*: если в России оно занимает 7 позицию в списке, то в мировой водной флоре – 3 место. Среди ведущих семейств водной флоры мира нет привычных нам *Ranunculaceae*, *Typhaceae*, *Sparganiaceae*, *Lemnaceae*, *Nymphaeaceae*, а их место занимают *Podostemaceae*, *Araceae*, *Plantaginaceae*, *Lythraceae*, *Lentibulariaceae*.

Таблица 22

Спектры ведущих родов покрытосеменных растений водной флоры России и мира

[по: Распопов, Папченков, Соловьева, 2011]

Роды	Семейства	Видов в России	Роды	Семейства	Видов в мире
<i>Potamogeton</i>	<i>Potamogetonaceae</i>	50	<i>Potamogeton</i>	<i>Potamogetonaceae</i>	99
<i>Typha</i>	<i>Typhaceae</i>	18	<i>Eleocharis</i>	<i>Cyperaceae</i>	70
<i>Eleocharis</i>	<i>Cyperaceae</i>	18	<i>Apinagea</i>	<i>Podostemaceae</i>	57
<i>Batrachium</i>	<i>Ranunculaceae</i>	16	<i>Criptocoryne</i>	<i>Araceae</i>	56
<i>Sparganium</i>	<i>Sparganiaceae</i>	16	<i>Aponogeton</i>	<i>Aponogetonaceae</i>	54
<i>Scirpus</i>	<i>Cyperaceae</i>	15	<i>Myriophyllum</i>	<i>Haloragaceae</i>	54
<i>Carex</i>	<i>Cyperaceae</i>	10	<i>Nymphaea</i>	<i>Nymphaeaceae</i>	53
<i>Alisma</i>	<i>Alismataceae</i>	8	<i>Cyperus</i>	<i>Cyperaceae</i>	53
<i>Elatine</i>	<i>Elatinaceae</i>	7	<i>Nymphoides</i>	<i>Menyanthaceae</i>	53
<i>Callitriche</i>	<i>Callitrichaceae</i>	7	<i>Utricularia</i>	<i>Lentibulariaceae</i>	52
<i>Utricularia</i>	<i>Lentibulariaceae</i>	7			
<i>Lemna</i>	<i>Lemnaceae</i>	7			

Сравнение видового состава ведущих родов флоры водных сосудистых растений России и мира по числу видов также позволило выявить некоторые общие закономерности. Во-первых, это бесспорное лидерство рода *Potamogeton*. В составе водной фло-

ры России он содержит 50 видов, в мировой флоре этот род насчитывает 99 видов (табл. 22). Во-вторых, третья позиция и в том, и в другом списке рода *Eleocharis* (18 и 70 видов). В-третьих, вхождение в двенадцать ведущих рода *Utricularia* (7 и 52 вида соответственно). Закономерным в спектре ведущих родов каждой из сравниваемых флор является преобладание представителей родов из семейств, принадлежащих к классу Liliopsida и менее значимая роль родов из класса Magnoliopsida. Последних в списках по 4. В водной флоре России – это роды *Batrachium* (16 видов), *Utricularia*, *Elatine* и *Callitriche* (по 7 видов). Среди водных макрофитов Земного шара – это *Myriophyllum* (54), *Nymphaea*, *Nymphoides* (по 53 вида) и *Utricularia* (52 вида).

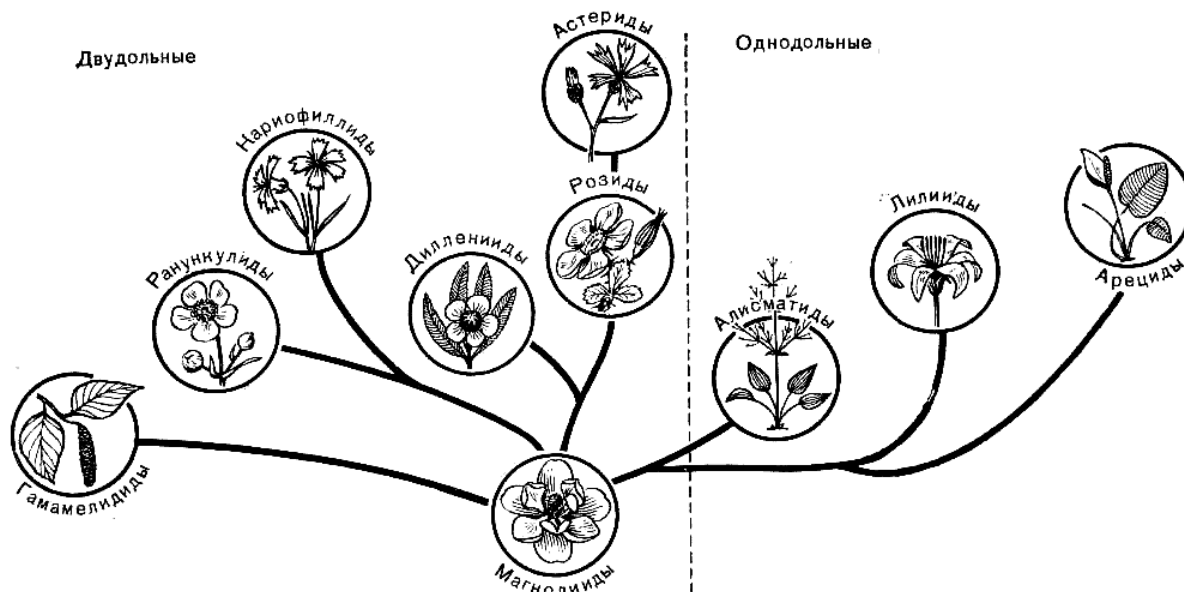


Рис. 44. Филогенетическая система покрытосеменных растений

Ведущие 12 семейств объединяют 237 видов водных сосудистых растений, что составляет 69% от общего состава водной флоры России. При этом три лидирующих семейства содержат 129 видов, или 38% флоры, а первые 5 семейств включают 164 вида, или 48%.

Материалы настоящего раздела содержат краткую характеристику семейств и некоторых видов покрытосеменных растений, распространенных в водах России, но и в континентальных водоемах земного шара, а также не только описание «морских трав» из семейств Цимодеевые, Взморниковые и Посидониевые. Таксономическое положение родов и видов в классах, подклассах и порядках дано по системе А.Л. Тахтаджяна (1987), (рис. 44.)

Более подробный материал можно получить в книгах «Флора СССР» (1934–1964) и «Флора Восточной Европы» (1974–2004). В последнем издании описания семейств, содержащих водные растения, находятся в I–V и IX–XI томах. Кроме того, необходимая информация о морфологии, экологической приуроченности и географическом распространении видов содержится в монографии Л.И. Лисицыной и В.Г. Папченкова «Флора водоемов России» [2000].

Класс ДВУДОЛЬНЫЕ или МАГНОЛИОПСИДЫ – MAGNOLIOPSIDA

Подкласс МАГНОЛИИДЫ – MAGNOLIIDAЕ

Порядок НИМФЕЙНЫЕ – NYMPHAEALES
Сем. КАБОМБОВЫЕ – CABOMBACEAE A. Rich.

Кабомбовые – многолетние водные травы с тонким, залегающим в донном осадке симподиальным корневищем, вертикальными тонкими ветвистыми стеблями и небольшими длинночерешковыми округлыми щитовидными листьями, плавающими на поверхности воды. В семействе всего два рода: **кабомба** (*Cabomba*), состоящий из 6–7 видов, и монотипный род **бразения** (*Brasenia*).

Кабомба – американский род, распространенный в тропических, субтропических и умеренных областях Америки – от восточных штатов до Аргентины. Кабомба каролинская (*Cabomba caroliniana*) является одним из популярных аквариумных растений. У него сильно рассеченные супротивные подводные листья. Цветки небольшие, одиночные, с ярко окрашенным околоцветником, пазушные, на длинных цветоножках, обоеполые, трехчленные (рис. 45 А). Тычинок 3–6. Гинецей апокарпный, состоящий из 2–4 плодolistиков.

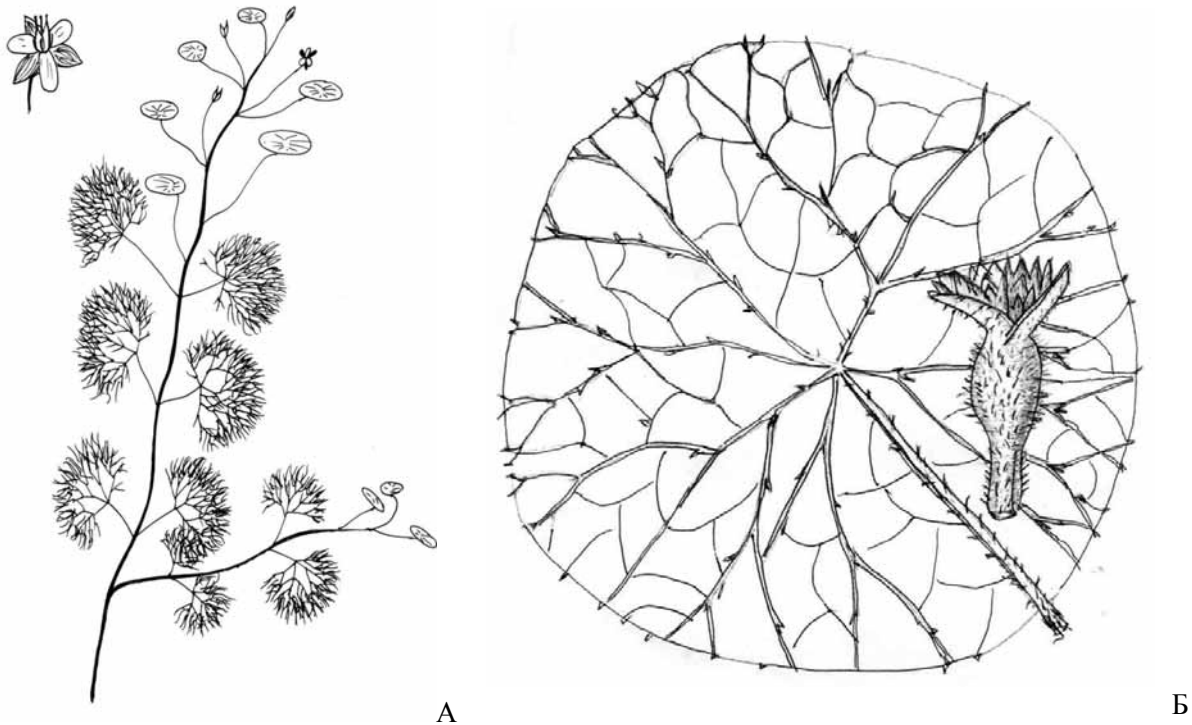


Рис. 45. А – кабомба каролинская; Б – бразения Шребера

Единственным представителем семейства кабомбовых во флоре водоемов России является бразения Шребера (*Brasenia schreberi* J.F. Gmel., рис. 45 Б), редкое исчезающее растение, занесенное в Красную книгу Российской Федерации [2008]. Оно интересно особенностями цветения, которое длится всего два дня. В первый день темно-пурпуровые цветки морфологически и функционально являются пестичными. На второй день вытягиваются тычинки (12–18) и созревает пыльца. К вечеру цветки закрываются и погружаются в воду. На третий день цветки остаются в закрытом состоянии, погруженными в воду или плавающими на воде. Молодые листья и почки покрыты прозрачной студенистой массой. Листья щитовидные, 5–10 см в длину и 3–5 см в ширину, снизу часто пурпурные. Плод созревает под водой за 2–6 недель. Бразения имеет широкое распространение и встречается как в Америке, так и в Азии, в Восточной Австралии

и в тропической Африке. В пределах России встречается в Приморье, в Западноприамурском и Южноприамурском районах.

Семейство КУВШИНКОВЫЕ – NYMPHAEACEAE Salisb.

Это водное семейство самое крупное в порядке Нимфейных, в мировой флоре известно до 80 видов. В нем 6 родов: кувшинка – *Nymphaea* (от 40 до 50 видов), кубышка – *Nuphar* (от 10 до 25 видов), виктория – *Victoria* (2 вида), барклайя – *Barclaya* (3–4 вида) и монотипные роды эвриала – *Euriale* и ондинея – *Ondinea*. В связи с широким распространением различные представители нимфейных оказываются в разнообразных климатических условиях – от Южной Америки (виктория) с температурой воды +28–33°C до европейской части России, где в зимнее время они выдерживают промерзание водоемов.

Название семейства происходит от латинского слова *nymphaios* – населенный нимфами. Его представители многолетние, корневищные растения, только эвриала является однолетником. Все кувшинковые гидрофиты, а виды кубышек и кувшинок образуют и наземные формы, которые при понижении уровня воды способны формировать листья, цветы и даже плодоносить вне воды, на влажном грунте. У всех нимфейных одиночные очень крупные цветки на длинной цветоножке, обоеполые, актиноморфные, с двойным околоцветником, за исключением ондинеи, у которой лепестки отсутствуют (рис. 46 А). Плоды – губчатые ягодообразные многолисточки, у всех представителей, за исключением кубышки, созревают под водой. В естественных условиях большинство нимфейных размножаются преимущественно вегетативно – клубнями и корневищами, а кубышка – чаще семенами. Известны африканские живородящие растения (*Nymphaea micrantha*, *N. daubiniana*), на верхушках их листовых черешков, в месте прикрепления листовой пластинки, формируются розетки новых растений, ко второму году жизни которых образуются луковицы.



Рис. 46. А – ондинея пурпурная; Б – виктория амазонская; 1) общий вид растения; 2) цветок; 3) тычинка, 4) семя [по: Жизнь растений, 1980]

Гидрофильность кувшинковых в связи с дефицитом в воде света и кислорода обусловила их гетерофиллию. Почти у всех представителей известны плавающие и погруженные листья, только у барклайи листья исключительно погруженные, от округлых у барклайи коротковолосистой (*Barclaya hirta*) до линейно-ланцетных с копьевидным и сердцевидным основанием у барклайи длиннолистной (*B. longifolia*). Молодые листья

покрыты защитной слизью, которая выделяется железистыми выделительными структурами.

Все кувшинковые – гидрофиты, но если кувшинки способны вегетировать и цвести как в воде, так и на суше, то у ондины и виктории в сухое время года, когда уровень воды понижается, надземные части отмирают, а корневища находятся в состоянии покоя. Корневище кувшинок может встречаться на глубине до 5 м, а виктория амазонская (рис. 46 Б) предпочитает мелководье и в Амазонке обычно растет не глубже 2 м. У этого растения наиболее крупные листья, достигающие в диаметре 2 м и благодаря мощной листовой пластинке, края которой загнуты вверх, выдерживают груз до 35 кг. По краю листья виктории покрыты мощными колючими зубцами, а с нижней стороны – шипиками. Сверху листья зеленые, снизу ярко-пурпурные.

Род **эвриала** (*Euriale*) в России представлен одним дальневосточным видом эвриала устрашающая (*Euriale ferox* Salisb), который занесен в Красную книгу Российской Федерации [2008] как находящийся под угрозой исчезновения. Это однолетнее растение. Оно имеет сходные с викторией листья, круглые в очертании, до 130 см в поперечнике, с несколько вогнутой серединой, гладкими краями и мелкими шипиками на поверхности листа. Верхняя поверхность листьев ярко-зеленая, а нижняя красно-фиолетовая благодаря большому содержанию антоциана. Листовые черешки, жилки листьев, поверхность завязи и особенно плода с многочисленными шипиками и шипами. В солнечные дни поверхность листа эвриалы нагревается до 30⁰С, что обычно значительно выше температуры окружающей среды. Цветки эвриалы с ярко-фиолетовыми лепестками. В пределах России она обитает в низовье рек Иман и Лефу, в озерах речных долин, встречается на глубине до 1,3 м. В южных районах Китая эвриалу культивируют, поскольку семена и корни растения используют в пищу.

Род **кувшинка** (*Nymphaea*) в нашей флоре представлен тремя видами – кувшинка белая, чистобелая, четырехгранная и двумя гибридами – *Nymphaea x sundvikii* Hiit и *N. x borealis* E. Samus. Последний гибрид, или кувшинка северная, распространен на территории европейской части, в средней и северной полосе России. Это гибридный вид возник после последнего ледникового периода в местах контакта *Nymphaea alba* L. и *N. candida* J. Presl. [Папченков, 2007].

Другая гибридная кувшинка (*Nymphaea x sundvikii* Hiit) известна с водоемов Тверской, Костромской и Нижегородской областей, родительской парой гибрида являются кувшинки чистобелая и четырехгранная.

Кувшинка четырехгранная (*N. tetragona* Georgi.) – довольно редкий вид в европейской части России, где она встречается лишь в северных олиготрофных озерах, однако широко представлена в Сибири и на Дальнем Востоке.

Кувшинка белая (*Nymphaea alba* L.) распространена в европейской части России, где обычно растет в стоячих и слабопроточных водоемах. Листья ее, плавающие на поверхности воды, округло-овальные, неравнобокие (рис. 47 А). Прилистники пленчатые, свободные, ланцетные. Молодые листья слегка красноватые. Подводные листья сердцевидно-овальные, изредка округлые, с тонкой пленчатой пластинкой. Черешки у подводных листьев трехгранные, желтоватые, у плавающих – цилиндрические. Цветки, расположены на поверхности воды, слабо ароматные, белые, 10–21 см в диаметре. Околоцветник двойной, лепестки расположены спирально. Чашечка при основании округлая. Цветет с конца мая по август. Корневище плагиотропное, его молодые части серо-коричневые от черешковых следов опавших листьев, старые – черные. В разрезе они округлые, реже овальные, в зависимости от донных отложений.

Род **кубышка** (*Nuphar*) в России представляют кубышка желтая, японская, малая и Спеннера, последний вид имеет гибридное происхождение. Наибольшее распространение имеет кубышка желтая (*Nuphar lutea* (L.) Smith, рис. 47 Б). Она встречается во всех районах европейской части России, на Кавказе и в Сибири. Произрастает по озерам, ста-

рицам, прудам, рекам, речкам, в медленно текущей и стоячей воде, на глубине 80–180 (350) см.

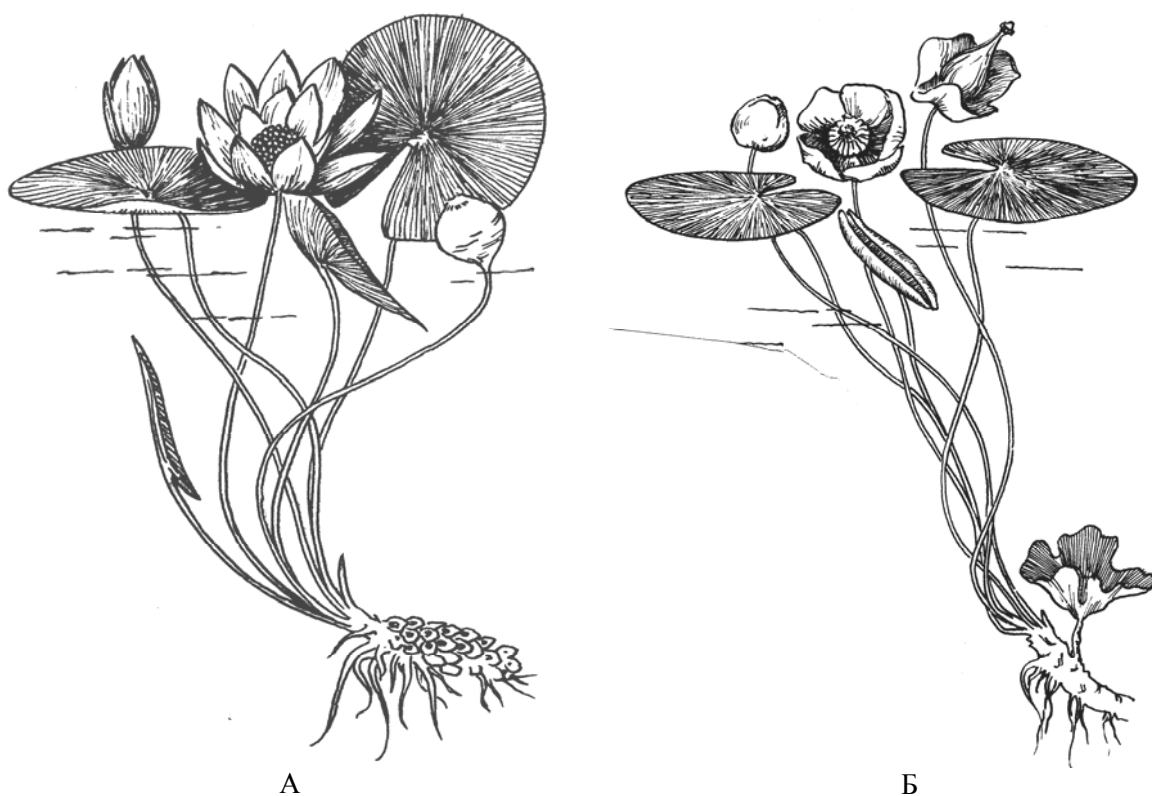


Рис. 47. А – кувшинка белая; Б – кубышка желтая

Кувшинковые наиболее часто встречаются на илистых, песчаных и торфянистых донных отложениях с рН 6,2–7,6 (5,8–8,0).

Представители этого семейства относятся к числу термофильных видов. Появление на поверхности воды плавающих листьев отмечается при достижении температуры воды 15–20°C, а их сбрасывание – при 6–10°C. Первыми появляются листовые пластинки кувшинки чистобелой, позже – кубышки желтой и еще позже – кувшинки белой. Особенно чувствительны к понижению температуры проростки, ювенильные и иматурные растения, которые от промерзания погибают [Негробов, Хмелев, 1999].

Кувшинковые – гелиофиты, предпочитающие хорошо освещенные местообитания, но они также нормально развиваются в зарослях таких растений, как рогоз, тростник, манник и т.д. Затенение приводит к уменьшению размеров органов растений (корневищ, листьев, цветков). Наиболее теневыносливыми являются кувшинки белая и чисто-белая, в меньшей степени – кубышка желтая.

Кувшинковые являются удобной моделью для исследования экологических взаимосвязей между компонентами биогеоценозов водоемов, а также влияния различных биологических, физико-химических и гидрологических факторов. Это связано с широким географическим распространением кувшинковых, не совсем четкими границами ценозов, которые они образуют, фитоценотической устойчивостью и широкой экологической амплитудой. Формируя структуру растительных ценозов, кувшинковые оказывают влияние на распределение биоты в водоеме. Создавая за счет пластинок плавающих листьев характерные «ценозы под крышей», они способствуют созданию особых условий со специфическим микроклиматом. Плавающие листья уменьшают испарение воды, понижают ее температуру, снижают воздействие ветра и т.д.

Кувшинковые играют важную роль в углеродном цикле водоемов: кубышка желтая способствует удалению метана из донных отложений. Сплошное распределение на по-

верхности воды листьев кувшинок и кубышек создает механическое препятствие для развития теплолюбивых и светлюбивых личинок комаров. Активная фитонцидная деятельность нимфейных препятствует «цветению» воды, угнетает патогенные организмы. Известно, например, тормозящее воздействие зарослей кувшинковых на размножение малярийного комара.

Пластинки плавающих листьев кувшинковых активно участвуют в механической очистке загрязненного нефтепродуктами и другими веществами поверхностного слоя, а также вод, загрязненных радионуклидами. Известно, что кубышка желтая активно накапливает медь и стронций Sr^{90} [Кокин, 1982].

Нимфейные играют большую роль в природе. Они служат кормом таких охотничье-промысловых животных, как лось, олень, ондатра, нутрия, бобр и дикобраз. Они обеспечивают защиту и являются субстратом для большого числа видов организмов (гидр, мшанок, плоских и кольчатых червей, клещей, ракообразных, насекомых, моллюсков, водорослей). Их заросли тормозят движение воды, облегчают поселяющимся среди них организмам противостояние колебанию водной массы и предоставляют им опору для временного или постоянного прикрепления. Известно, что летом вегетативные органы кувшинки могут составлять до 50% корма ондатры, корневищами кувшинок питаются черепахи. Корневища и листья охотно едят свиньи, а в размельченном виде – и водоплавающая птица. Рогатый скот кувшинки не поедает.

Известно, что кувшинковые издавна применяются в народной медицине и имеют пищевое значение. Молодые корневища всех видов кувшинок богаты крахмалом и съедобны. Подземные органы, плоды и семена кувшинок широко употреблялись в пищу человеком еще в первобытные времена. Поджаренные семена могут служить суррогатом кофе. Корневища кубышки богаты крахмалом (до 44%), после вымачивания в вареном и жареном виде пригодны в пищу людям, а также могут быть использованы для получения крахмала. Старые корневища содержат красильные (дающие черный и коричневый цвет) и дубильные вещества, из-за чего их использовали для дубления кожи.

В жизни человека кувшинковые имеют и немаловажную эстетическую ценность, украшая водоемы и оранжереи ботанических садов. В настоящее время в культуре создано более сотни сортов кувшинок для выращивания в искусственных водоемах.

Семейство РОГОЛИСТНИКОВЫЕ – CERATOPHYLLACEAE S.F. Gray.

В семействе всего один род – **роголистник (*Ceratophyllum*)**, в котором насчитывают от 6 до 10 видов, распространенных по всему земному шару, от полярного круга до тропиков. Для территории России указывается 6 видов роголистников – светло-зеленый, темно-зеленый, рисовый, коссинского, донской и крылатый.

Латинское название рода происходит от слов *ceras* – рог и *phyllum* – листок из-за вильчато-разделенных на нитевидные или линейные доли листьев. Рассеченность увеличивает поверхность контакта листьев с водой и с содержащимся в ней кислородом, который необходим для дыхания растений. Все они однодомные многолетние водные растения без корней, на безводных участках они закрепляются в илистом грунте с помощью ризоидных ветвей стебля и нижних мутовок листьев. Все репродуктивные процессы идут под водой. Цветение и плодоношение – на глубине 25–30 см. Женские и мужские цветки формируются в разное время. Пыльники отрываются от тычинок, всплывают и плавают от 6 до 24 часов, после чего пыльники вскрываются. С поверхности воды пыльца медленно опускается под воду на рыльца. Плоды – крылатые орешки с 3–5 шипами или с одним маленьким шипом наверх (рис. 48 А–В). Широкое географическое распространение имеют роголистники темно-зеленый и светло-зеленый (*Ceratophyllum demersum* L. и *C. submersum* L.).

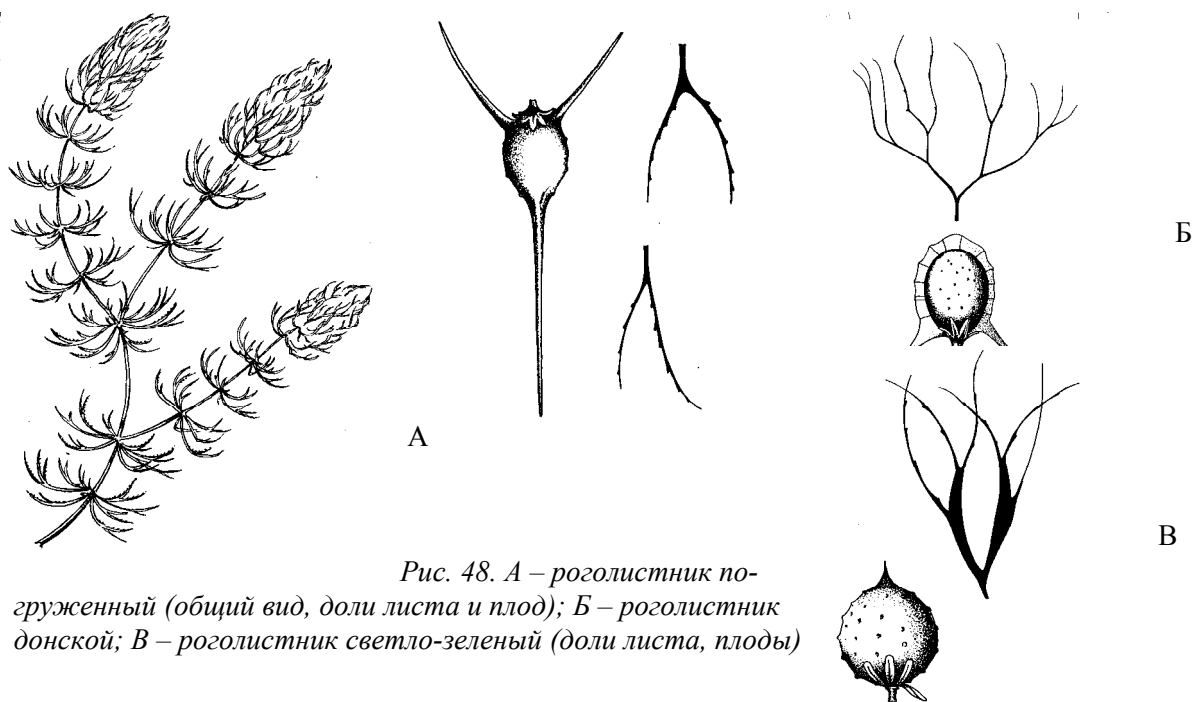


Рис. 48. А – роголистник погруженный (общий вид, доли листа и плод); Б – роголистник донской; В – роголистник светло-зеленый (доли листа, плоды)

Роголистник темно-зеленый, или погруженный, обладающая исключительно сильной способностью к вегетативному размножению, может в короткий срок образовывать обширные по площади заросли. Цветение и плодоношение у этого роголистника сравнительно редкое явление. Зрелых плодов, несмотря на возникновение большого числа цветков, образуется немного (1–3 на одной особи). Плохая завязываемость плодов связана с одновременным созреванием женских и мужских цветков, стерильностью некоторой части пыльцевых зерен и сложным механизмом переноса пыльцы. Редкое плодоношение роголистника темно-зеленого объясняется отсутствием оптимальных условий (хорошая прогреваемость воды и освещенность, растения должны быть закреплены в илистом субстрате большими скоплениями) и сложным процессом опыления. Поэтому в глубоководной зоне водоема роголистник размножается вегетативно, а в случае его пересыхания для выживания роголистника имеют значение как половой, так и вегетативный способы размножения.

Вновь созданные искусственные водоемы нередко в течение нескольких лет полностью заселяются этим растением.

Роголистники рисовый (*Ceratophyllum oryzetorum* Kom.), донской (*C. tanaiticum* Sareg.) и крылатый (*C. pentacanthum* Haynald) имеют ограниченные ареалы. Первый встречается в старицах, озерах и канавах Приморья, в бассейне Амура, другие – в небольших, часто пересыхающих летом водоемах Волжско-Донского региона.

Порядок ЛОТОСОВЫЕ – NELUMBONALES Семейство ЛОТОСОВЫЕ – NELUMBONACEAE A. Rich.

Семейство представлено одним родом лотос (*Nelumbo*). Наиболее распространены два вида: лотос орехоносный и лотос желтый (*N. lutea*). Первый вид известен только в Старом Свете. Второй вид распространен в южных районах Северной Америки, в Центральной Америке и северной части Южной Америки, заходит также на Гавайские острова, Большие и малые Антильские острова и остров Ямайка. Это многолетнее воздушно-водное растение – гелофит, произрастающий в самых различных условиях: от жаркого тропического климата в Австралии, Индонезии, Индии, Юго-Восточном Китае, на острове Шри-Ланка до суровых условий Северного Китая, Дальнего Востока и

европейской части России, где переносит зимние морозы до 30⁰С и ниже. Растение обитает в проточных водоемах – в заболоченных местах, озерах и речках с медленным течением.

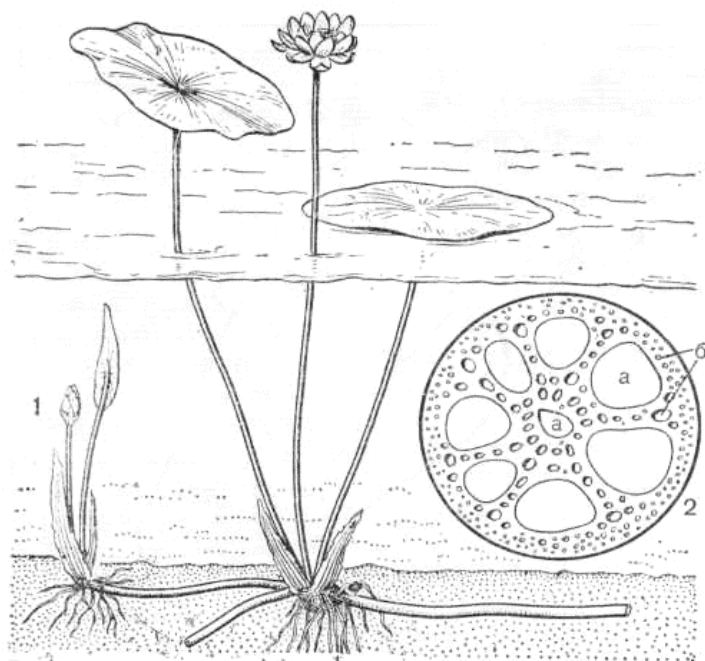


Рис. 49. Лотос орехоносный: 1) общий вид растения; 2) поперечный срез корневища (а – воздухоносные полости, б – проводящие пучки) [по: Жизнь растений, 1980]

Лотос орехоносный (*Nelumbo nucifera* (Caertn.) Fisch.) – растение с ползучими погруженными в грунт мощными, симподиально ветвящимися корневищами (рис. 49). От хорошо выраженных узлов отходят придаточные корни. У лотоса ярко выражена гетерофиллия. Подводные листья сидячие, широколанцетной формы с параллельным жилкованием. Надводные – плавающие, округло-плоские. Воздушные листья щитовидные, воронковидные, с лучистым жилкованием, поднимающиеся над водой на длинном черешке, усаженном шиповидными выростами. Интересна одна особенность листьев лотоса – их несмачиваемость, связанная с наличием хорошо развитого воскового налета и кутинизированных бугорков – выростов

эпидермальных клеток. Поэтому вода, подобно ртути, собирается на верхней поверхности листа в крупные капли. От избыточного увлажнения растение лотоса предохраняют большие воздухоносные полости в тканях листьев.

Цветки одиночные, диаметром до 30 см, пазушные, обоеполые, имеют слабый коричневый запах. Чашелистиков у лотоса только два. Лепестки многочисленные (22–30), ярко-розовые, в основании более бледные. Во многих оранжереях и ботанических садах мира разводится культурная форма с белыми цветками. Созревшие плодолистики образуют односеменные орешки с темным прочным деревянистым околоплодником. Семена лотоса очень долго сохраняют всхожесть. На территории России это растение распространено в бассейне Каспийского моря (дельта Волги и низовья Куры) и на Дальнем Востоке, в Хабаровском и Приморском краях. Растение занесено в Красную книгу Российской Федерации [2008].

Во Вьетнаме, Индии, Китае, Японии лотос выращивают для медицинских, пищевых и декоративных целей. В странах Юго-Восточной Азии лотос возделывают по типу рисовой культуры на запруженных террасированных низинах. Его весной высаживают семенами, предварительно разбив оболочку и поместив в ком глины на дно водоема. С древнейших времен лотос орехоносный употребляют в качестве тонизирующего, кардиотонического, общеукрепляющего и диетического средств. Из-за высокого содержания в семенах и корневищах сахара, жиров, витамина С и крахмала (до 50%) они используются в пищу. Богатые крахмалом корневища едят в сыром, вареном, жареном и маринованном виде. Из корневищ варят суп, получают крахмал и масло. Молодые листья употребляют в пищу.

Подкласс РАНУНКУЛИДЫ – RANUNCULIDAE

Порядок ЛЮТИКОВЫЕ – RANUNCULALES Семейство ЛЮТИКОВЫЕ – RANUNCULACEAE Adans.

Большинство представителей семейства лютиковых предпочитает умеренный и прохладный климат, сырые места и водоемы. В пределах России встречается 41 вид растений, связанных с водными и околоводными биотопами, они относятся к 7 родам.

Род **калужница** (*Caltha*) встречается во внетропических областях обоих полушарий.

Калужница болотная (*Caltha palustris* L.) – циркумбореальный вид (Цвелев, 2000). Приурочен к открытым или полутенистым местам; предпочитает слабокислые, нейтральные или слабощелочные, от средне бедных до средне богатых минеральным азотом, почвы приречных и приозерных болот и заболоченных лугов, мелководий, берегов водоемов; индикатор – богатства почв мягким гумусом. Встречается на глубинах от 5–10 см до 1,5 м, предпочитая илистые, илисто-песчаные, торфяно-илистые грунты. В литературе описаны водная и береговая (наземная) формы этого вида, которые имеют некоторые различия. Водная форма отличается от береговой сильной вытянутым (до 250 см) стеблем, длинными черешками (до 100 см), листовыми пластинками до 45 см в поперечнике и мощной системой многочисленных (около 200) придаточных корней, отходящих от корневища. В то время как у береговой формы бывает от 50–70 (до 100) придаточных корней. Для водной формы характерна гетерофиллия. Наземная форма обычно высотой 20–50 см с прямым восходящим, реже лежачим, укореняющимся в узлах стеблем. Листья черешковые крупные, кожистые, очередные, сердцевидные или почковидные, по краю городчато-зубчатые, сизо-зеленые, на черешках (рис. 50 А). Цветки крупные, золотисто-желтые. Околоцветник венчиковидный, из 5 листочков. Цветки с неспециализированными нектарниками; опыляются мухами, перепончатокрылыми. Плод *C. palustris* – спиральная многолистовка [Левина, 1981]. Средняя семенная продуктивность одной особи может достигать 1500 семян (Барькина, 2000). Цветет в апреле – мае. Это высокополиморфное растение может не только различаться по набору хромосом ($2n = 28, 32, 56$), но и существовать как в форме вегетативно-подвижного (или неподвижного) многолетника, так и вегетативно-неподвижного малолетника (двулетника).



Рис. 50. А – калужница болотная; Б – лютик ядовитый; В – лютик многолистный; Г – лютик распростертый [по: Губанов и др., 1982]

Растение имеет лекарственное, красильное и декоративное значение, служит кормом для ондатры, нутрии, бобра, лося, косули, северного оленя. В свежем виде калужница болотная вызывает отравления лошадей и крупного рогатого скота. Токсическое действие растения определяется содержанием в вегетативных органах анемоновой камфоры. К осени количество ядовитых веществ в листьях уменьшается, а в корневищах заметно увеличивается. Благодаря содержанию алкалоидов (анемонин, холин, берберин) растение используется в медицине и гомеопатии: при кашле, бронхите, при лечении ран и ожогов. Репродуктивные органы токсических веществ не содержат. Бутоны, маринованные в уксусе, известны как приправа «немецкие каперцы». В Сибири и на Дальнем Востоке молодые соцветия вместе с листьями после вымачивания используют в пищу. Кроме того, калужница болотная – перспективное декоративное растение. В культуре известны садовые формы с махровыми бледно-желтыми и белыми цветками, которые хорошо растут у воды, а цветут только на втором году жизни. Размножается растение делением кустов, лучше осенью.

Род **лютик (*Ranunculus*)** содержит 17 видов, распространенных в водно-болотных экотопах России.

Широко распространенным растением на периодически затопляемых берегах водоемов, песчаных отмелях, в воде и у воды является лютик ядовитый (*Ranunculus*

sceleratus L.). Это озимый или яровой вегетативно-неподвижный травянистый полурозеточный однолетник высотой до 70 см [Мальцева, 2009]. Растение имеет прямостоячий, полый, бороздчатый, голый стебель. Нижние листья длинночерешковые, листовые пластинки их тройчаторассеченные на дву- трехраздельные сегменты; верхние – сидячие, почти до основания трехраздельные на продолговатые доли (рис. 50 Б). Цветки мелкие (6–10 мм в диаметре), светло-желтые. Цветет в мае – сентябре. Плод – сухой апокарпный многоорешек. Растение ядовито (содержит протоанемонин), его применяют в народной медицине, гомеопатии, ветеринарии.

На глубине 40–50 см на вязких илистых грунтах по топким зарастающим мелководьям водохранилищ, озер и рек, ручьев и болот, кюветов и карьеров распространен лютик длиннолистный (*R. lingua* L.). Это корневищное растение с прямостоячим полым стеблем, покрытым прижатыми волосками и сидячими листьями. По форме они узколанцетные, мелкозубчатые или цельнокрайние, 10–30 см в длину и шириной до 3–5 см. Цветки крупные, ярко-желтые, до 5 см в диаметре. Цветет в июне – августе.

В пересыхающих водоемах, болотах, небольших озерцах встречается лютик многолистный (*R. polyphyllus* Kit.). Это многолетнее растение высотой 5–15 см, с супротивно или мутовчато-ветвистым стеблем и мутовчато-расположенными листьями (рис. 50 В). Погруженные листья нитевидные, длинные, плавающие – цельные обратнойцевидные или трехлопастные. Цветки размером до 5 мм, чашелистиков и лепестков чаще всего по 3. Плодики шаровидные. Цветение в мае – июле. В условиях обсохших мелководий образует наземную форму.

По берегам водоемов, на мелководных участках обитает лютик распростертый (*Ranunculus reptans* L.) – некрупное многолетнее растение с ползучими нитевидными ветвистыми стеблями, укореняющимися в узлах (рис. 50 Г). Листья узколинейные, реже линейно-ланцетные, постепенно переходящие в черешок. Цветоносы голые или слабо опушены прижатыми волосками. Цветки мелкие, 5–9 мм в диаметре, желтые. Чашелистиков пять, они яйцевидные, тупые, длиной до 2 мм. Лепестки в числе пяти, эллиптические, длиной 3,5–5 мм, в основании резко переходящие в узкий ноготок, при основании с открытой нектарной ямкой. Немногочисленные плодики собраны в головку около 2–3 мм в диаметре; плодики обратнойцевидные, сжатые с боков, голые, длиной до 1,5–2 мм, с коротким, лишь на конце загнутым носиком. Цветение в мае – июле, плодоношение в июне – августе.

Род **шелковник** (*Batrachium*) содержит до 30 видов водных растений, распространенных преимущественно в умеренно теплых областях обоих полушарий, немногие виды заходят в Арктику. Основной центр видового разнообразия находится в западной и северо-западной Европе, но ареал рода простирается на восток практически через всю Азию с другим центром в Китае и Японии. Часть видов встречается в Северной Америке, в Северной Африке и по одному виду в Южной Африке, вдоль западного побережья Южной Америки, на юге Австралии и на Тасмании. По данным ряда отечественных и зарубежных ученых, род характеризуется следующими основными признаками: 1) это настоящие водные растения, способные образовывать наземные формы при понижении уровня воды; 2) растения гетерофильные: одни виды имеют плавающие листья с развитой пластинкой и рассеченные, погруженные, другие же обладают только одним типом листьев; 3) лепестки белые (с одним исключением⁹), неблестящие, обычно с желтым пятном и маленьким открытым нектарником в основании; 4) семянки 1–2 мм длины с характерными поперечными морщинками.

Русское название рода связано с морфологическими особенностями растений, имеющих очень нежные, словно «шелковые» стебли и листья. Латинское название *Batra-*

⁹ Тибетско-гималайский вид *Batrachium flavidum* Hand.-Mazz., достаточно близкий *B. trichophyllum*, отличается бледно-желтыми цветками.

chium (от *bathy* – глубокий и *batracho* – лягушка) отражает земноводность растения: способность обитать на глубине более 10 м и образовывать наземную форму при понижении уровня воды. Характерной особенностью некоторых видов является гетерофиллия – плавающие листья с развитой пластинкой и погруженные рассеченные листья (рис. 51). Все они имеют мелкие белые, за редким исключением бледно-желтые цветки с желтым пятном и маленьким открытым нектарником в основании лепестка.



Рис. 51. Верхняя часть растений рода шелковник: 1 – шелковник кистелистный; 2 – ш. обильноцветущий; 3 – ш. приморский; 4 – ш. водяной; 5 – ш. волосистолистный; 6. – ш. неукореняющийся; 7 – ш. завитой [из: Бобров, 2003]

Шелковники произрастают во всех типах водных объектов: в ручьях и реках, каналах, озерах, прудах и водохранилищах, в небольших временных водоемах. Они формируют значительные по площади сообщества или небольшие заросли. Многолетние представители рода характерны для быстрых рек и каналов. В толще воды они так активно образуют фитомассу, что это вызывает выход водотоков из берегов и снижает скорость течения. Иногда на равнинных реках Западной и Центральной Европы они создают препятствия для водного транспорта, поэтому во время вегетационного сезона их приходится скашивать.

В России известно 12 видов шелковников.

Традиционно шелковники считаются сложной в таксономическом отношении группой растений. Сложность систематики шелковников обусловлена высокой фенотипической пластичностью представителей рода, хорошо развитой полиплоидией и гибридизацией, функциональной двудомностью, особенностями полового процесса и вегетативного размножения [Бобров, 2003].

Самый обширный ареал имеет шелковник волосистый (*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch). Он распространен в районах Арктической Европы, европейской части России, Западной и Восточной Сибири. Это погруженный травянистый однолетник с придаточными корнями, укореняющимися погруженными сильно волосистыми стеблями и трижды-трех-рассеченными листьями. Цветки 11–15 мм в диаметре, нектарная ямка полулунная. Плодики в числе 15–30 (35). Цветет в июне – августе. Первый комплекс связанных с шелковником волосистым видов образуют шелковники неукореняющийся и Риона (*B. eradicatum* (Laest.) Fries и *B. rionii* (Lagger) Nym.), которые произошли от *B. trichophyllum* или, скорее, от его предкового диплоидного вида в результате приспособления к определенным специфическим условиям среды (Бобров, 2003). Тетраплоидный *B. eradicatum* встречается в холодных и чистых озерах арктической и лесной зон Европы, а также ее горных областей. *B. rionii* – однолетний диплоидный вид мелких, временных, пресных и солоноватых водоемов аридных районов.

Местами на водотоках можно встретить переходные формы шелковников, образованные в результате гибридизации растений (*B. kauffmanii* × *trichophyllum* и др.). Они отличаются заметным полиморфизмом и предпочитают перекаты и стремнины с илистыми и песчаными грунтами. Появление гибридных растений связано с подвижностью и неустойчивостью таких местообитаний, создающих разнообразные экотопы, благоприятные для закрепления скрещенных форм.

Такие роды, как бушия, такля и траутфеттерия, имеют ограниченные ареалы.

Бушия бокоцветная (*Buschia lateriflora* (DC.) Ovcz.) – низкорослый (5–25 см) малолетник обитает на пересыхающих болотах, старицах и влажных солончаковых лугах. Растение названо в честь видного советского ботаника систематика и географа Николая Адольфовича Буша (1869–1941). Распространено в европейской части России и в Западной Сибири. Это растение занесено в Красные книги Саратовской и Ростовской областей.

Такля плавающая (*Thacla natans* (Pall. ex Georgi) Deyl et Soják) – водное растение с ползучим приподнимающимся стеблем, несущим почти округлые, волнистые по краям листья, с белыми цветками до 1 см в поперечнике. Нередко оно стелется по сырой почве, в мочажинах и лужах или обитает на мелководьях рек и водоемов. Впервые это растение было описано Петром Симоном Палласом в 1776 г. и названо калужница плавающая (*Caltha natans* Pall), и лишь позднее этот вид был выделен в отдельный род и переименован в *Thacla natans* (Pall. ex Georgi) Deyl et Soják – такля плавающая. Вид широко распространен в озерах, реках, старицах, прудах и болотах Восточной Сибири, Дальнего Востока, Северной Монголии, Маньчжурии, Северной Америки; реже встречается в Средней и Западной Сибири.

Трауфеттерия японская (*Trautvetteria japonica* Siebold at Zuss.) встречается по берегам рек в Приморье, на Амуре, Сахалине, Курилах и в Охотии.

На солончаках, сырых солонцеватых местах, болотистых лугах обитает небольшое (15–20 см) многолетнее растение **ползунок** лозоносный (*Halerpestes salsuginosa* (Pallas ex Georgi) Greene). Оно имеет длинные нитевидные, ползучие, укореняющиеся в узлах побеги и прикорневые длинночерешковые листья округло-яйцевидной или округло-почковидной формы и сердцевидным или ширококлиновидным основанием. Край листа чаще округло-городчато-зубчатый. Цветоносы безлистные, тонкие, с одним, реже с 2–3 желтыми цветками, иногда с 1 прилистником. Плодики многочисленные, с коротким острым носиком, сжатые в округло-овальной головке. В пределах России встречается в европейской части, Сибири и на Дальнем Востоке, общий ареал включает также Среднюю Азию, Монголию, Японию и Китай.

Подкласс ГАМАМЕЛИДИДЫ – GAMAMELIDIDAE

Порядок КРАПИВНЫЕ – URTICALES

Семейство КРАПИВНЫЕ – URTICACEAE Juss.

В семействе самый распространенный род **крапива** (*Urtica*), содержащий примерно 50 видов, из них лишь несколько видов связаны с околоводными эконишами. Название рода, образовано не от латинское слова *urere* – жечь, указывает на общеизвестное свойство крапивы, возникшее благодаря множеству жгучих волосков, покрывающих листья и стебли растений. Волоски имеют вид капиллярной трубочки с округлой окремненной головкой, которая при прикосновении отламывается. Острые края волоска прокалывают кожу, и в ранку поступает едкая жидкость, содержащая гистамин, ацетилхолин и муравьиную кислоту, в результате возникает крапивный ожог. Жгучие волоски защищают растения от поедания животными, но даже они его спасают не всегда.

Во флоре России 4 гигрофильных вида крапивы, обитающих в заболоченных и пойменных лесах, по выходам ключей и берегам водоемов. Из них наиболее распространенным растением на топких берегах водоемов является крапива двудомная (*U. dioica* L.), высокое (до 100 см) многолетнее растение (рис. 52 А). В зарослях тростника и других влаголюбивых растений дельты Волги и в Предкавказье встречается крапива опушенная (*U. pubescens* Ledeb.). У выходов ключей, в пойменных лугах и на берегах ручьев (Анадырь, Сибирь, Дальний Восток) обитает крапива узколистная (*U. angustifolia* Fisch. ex Hornem.).

Крапива киевская (*U. kioviensis* Rogow.) – редкое растение, встречающееся в Западной Европе – Волжско-Донской, Нижне-Донской районы и Заволжье (р. Урал). Одно изолированное местонахождение имеется в Палестине. Это зимнезеленый вид с зимующими стелющимися побегами и развитыми листьями. Это растение, по наблюдениям Е.В. Печенюк [1993], весной в пойме р. Хопер и пойменных водоемах может встречаться в воде на глубине до 1,5 м, а после спада воды обычно обитает на обсохших мелководьях. На слабо увлажненных участках растения развиваются быстрее, чем на глубоко обводненных. На влажных местообитаниях зацветание пестичных цветков начинается в конце 2-й декады июня, на обводненных местообитаниях – на неделю позже. Цветение растянутое; массовое цветение длится более 1 месяца – с начала июля до конца 1-й декады августа. Отдельные особи продолжают цвести до середины сентября. Массовое плодоношение наблюдается с начала августа, осыпание плодов – во второй половине сентября. Последние плоды держатся на верхушках побегов до середины октября. В засушливые годы при отсутствии весеннего половодья развитие замедляется, растения

остаются угнетенными, зацветание отодвигается на конец 1-й декады июля, массовое цветение – на конец июля. В начале сентября цветение полностью прекращается.

Подкласс КАРИОФИЛЛИДЫ – CARYOPHYLLIDAE

Порядок ГВОЗДИЧНЫЕ – CARYOPHYLLALES

Семейство ПОРТУЛАКОВЫЕ – PORTULACACEAE Juss.

В семействе портулаковых к околоводным местообитаниям приурочен род **монция** (*Montia*). Он содержит около 15 видов. Это растения умеренных областей и гор тропического пояса, обитающие по берегам и отмелям рек, на болотах, заболоченных лугах и заливаемых полях. Больше всего видов монций на западе Северной Америки. Есть виды, используемые в пищу. В пределах России известен один вид – монция родниковая (*Montia fontana* L.). Это однолетнее растение размером 5–25 см, с погруженным в воду, плавающим или приподнимающимся вильчато разветвленным укореняющимся стеблем. Листья супротивные, нижние лопатчатые, черешковые, верхние – линейно-продолговатые. Цветки очень мелкие, белые, в малоцветковых пазушных конечных полузонтиках. Семена черные, бугорчатые, матовые. Распространено в европейской части России, Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, заходит в Арктику.

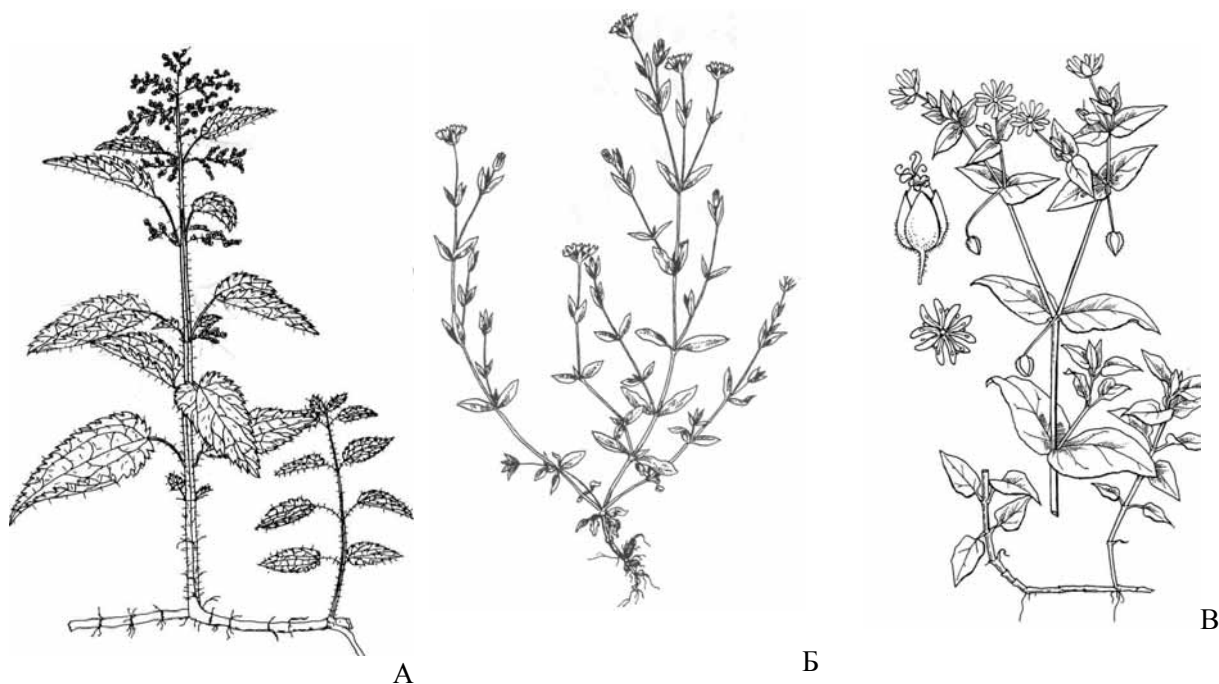


Рис. 52. А – крапива двудомная; Б – звездчатка толстолистная; В – мягковолосник водный [по: Губанов и др., 1982]

Семейство ГВОЗДИЧНЫЕ – CARYOPHYLLACEAE Juss.

В этом семействе немного влаголюбивых видов, на территории России к нему относится 8 гигрофитов из четырех родов: звездчатка, мягковолосник, мшанка и качим.

На топких берегах рек, у выходов грунтовых вод и на окраинах болот встречается **звездчатка толстолистная** (*Stellaria crassifolia* Ehrh., рис. 52 Б). На песчаных отмелях, сырых мшистых лугах, берегах водоемов обитает **мшанка узловатая** (*Sagina nodosa*

(L.) Fenzl). Это низкорослое (10–25 см) многолетнее растение с многочисленными приподнимающимися или стелющимися стеблями. Листья мелкие, линейно-нитевидные, остроконечные, верхние короче нижних. Лепестков и чашелистиков по 5, тычинок 10, пестик 1 с 5 столбиками. Коробочка вскрывается пятью створками.

На влажных местах и берегах водоемов обычно встречается **мягковолосник водный** (*Myosoton aquaticum* (L.) Moench). Это многолетнее растение с лежачим или приподнимающимся стеблем, укореняющимся у основания. Листья сердцевидно-яйцевидные, заостренные, нижние короткочерешковые – на нецветущих стеблях. Соцветие – развесистый полусонтик. Прицветники зеленые, лепестки белые, глубоко-надрезные, с расходящимися долями, длиннее чашечки (рис. 52 В).

На сырых лугах, песчаных и илистых отмелях водохранилищ, озер и рек встречается **качим** стеной (*Gypsophila muralis* L.). Это однолетнее низкорослое (5–25 см) растение, с тонким, ветвистым от основания стеблем, супротивными линейными листьями и коротким белым пленчатым влагалищем у их основания. Цветки одиночные, на тонких длинных цветоножках, лепестки розовые, с темными жилками.

Семейство АМАРАНТОВЫЕ – AMARANTHACEAE Juss.

В семействе амарантовых известно 7 видов тропических водных растений, в том числе **альтернатера** сидячая (*Alternanthera sessilis*). В диком виде она встречается по разнообразным сырым местам вдоль рек и водоемов, а также часто отмечается среди культурных растений на рисовых полях. Это земноводное однолетнее длинностебельное растение пользуется популярностью у аквариумистов, поскольку имеет вариативный цвет листьев от розово-зеленого до фиолетового. Хорошо размножается участками побегов. Черенки с 3–4 мутовками листьев можно высаживать в грунт (рис. 53 А). В наземных условиях и на небольшой глубине растения образуют воздушные побеги и очень легко переносят затопление.



Рис. 53. А – альтернатера сидячая; Б – альтернатера Рейнека [по: Цирлинг, 1991]

Другим привлекательным аквариумным растением, имеющим окраску листьев от розового до темно-фиолетового цвета, является альтернатера Рейнека (*A. reineckii*), широко распространенная в водоемах Южной Америки. Ее побеги имеют неограниченный рост, при этом разрастающиеся длинные стебли сначала возвышаются над водой, а по мере роста погружаются в нее под собственной тяжестью. В илистом или песчаном грунте растение образует в пазухах листьев множество придаточных корней. В искус-

ственных условиях легко размножается вегетативно, черенками из 4–5 мутовок листьев (рис. 53 Б). Оставленные на поверхности воды участки побегов быстро формируют корни и могут некоторое время хорошо развиваться в виде свободноплавающего растения. В условиях питательного грунта альтернатера образует густые заросли ярко-лилового цвета.

Порядок ГРЕЧИШНЫЕ – POLYGONALES Семейство ГРЕЧИШНЫЕ – POLYGONACEAE Juss.

Семейство гречишных распространено по всему земному шару, особенно в северной умеренной зоне. Представители флоры водоемов России относятся к 30 видам и 3 родам: щавель, горец и кенигия, произрастающие в самых разнообразных экологических условиях: на сыром берегу, обсыхающих мелководьях и в воде.

Род щавель (*Rumex*) содержит однолетние и многолетние различного размера (20–200 см) растения с прямостоячими, восходящими или стелющимися ветвистыми побегами и большей частью с зелеными травянистыми околоцветниками. В России встречается 15 видов этого рода, связанных с околоводными экотопами. Преимущественно это широкоареальные виды, за исключением щавеля амурского (*Rumex amurensis* Fr. Schmidt ex Maxim), обитающего на Дальнем Востоке, по берегам и отмелям Амура. На мелководьях водохранилищ, по берегам рек, прудов, карьеров и канав, в воде и у воды распространен щавель водный (*R. aquaticus* L.). Это многолетнее крупное растение высотой до 150 см, с раскидистым соцветием и плотными продолговато-яйцевидными или яйцевидно-сердцевидными черешковыми нижними и почти сидячими верхними листьями (рис. 54 А).

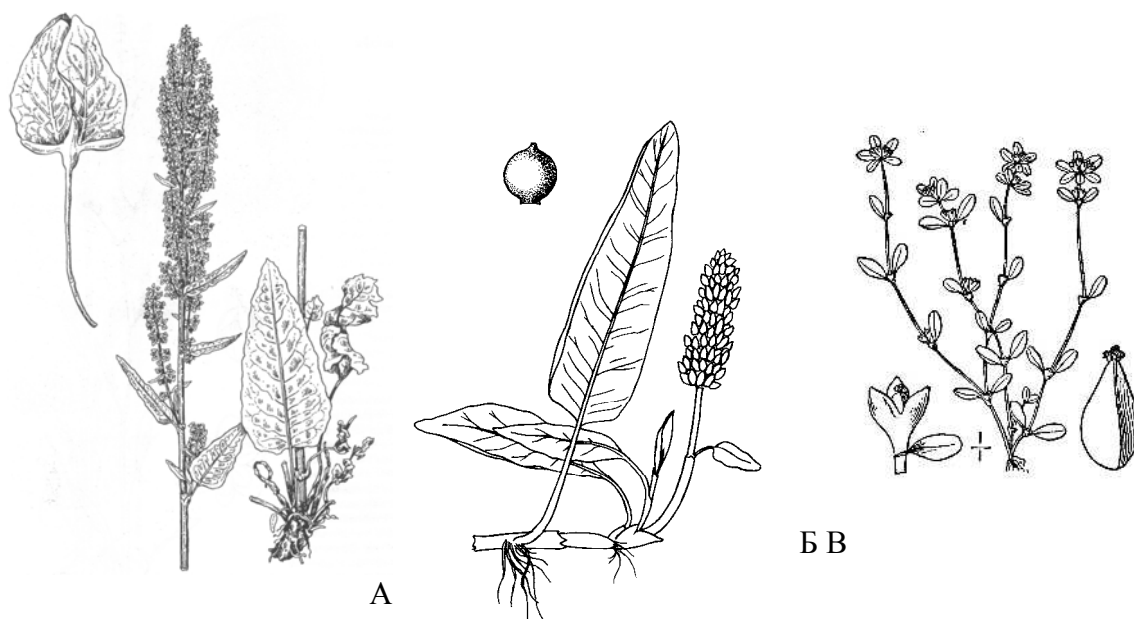


Рис. 54. А – щавель водный [по: Губанов, и др., 1982]; Б – горец земноводный; Б В – кенигия исландская

Род **горец (*Polygonum*)** содержит преимущественно однолетние наземные растения с прямостоячими или лежачими ветвистыми стеблями и венчиковидным околоцветником. Немногие являются водными растениями, например, горец бородатый (*Polygonum barbatum*) образует в тропических водоемах плавающие острова. На территории России встречается 14 гигрофильных видов, большинство из них являются широкоареальными.

ми, но есть и узкоареальные виды, из них только на Дальнем Востоке встречаются горцы стреловидный, Маака, Гунберга, запутанный (*P. sagittatum* L., *P. maackianum* Regel., *P. thunbergii* Siebold at Zuss, *P. chrtekii* (Soják) Czer.). Их местообитания связаны с сырыми лугами и топкими берегами рек, ключевыми болотами и ручьями, озерами и старицами, водохранилищами и прудами. Горец nipпонский (*P. nipponense* Makino) – сорняк рисовых полей.

Полиморфный вид – горец земноводный (*Polygonum amphibium* L.) встречается как в воде на большой глубине, так и на влажной почве. На естественных водоемах заросли его обычно приурочены к глубинам 150–200 см, но известны случаи его обитания в водохранилищах на глубине до 10 м. В водной среде формируются длинные побеги с ползучими корневищами и плавающими ланцетными кожистыми листьями. Мелкие, розовые или розовато-белые цветки образуют густой одиночный колос (рис. 54 Б). При обмелении водоема растение образует наземную форму, которая характеризуется прямостоячим стеблем и ланцетными, короткочерешковыми листьями, покрытыми короткими, прижатыми щетинистыми волосками. Вид широко распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Растение имеет дубильное, кормовое и лекарственное значение, является пионером зарастания акваторий и индикатором непостоянного уровня воды.

Род **кенигия** (*Koenigia*) в пределах России представлен одним видом – кенигией исландской (*K. islandica* L.). Это очень маленькое (3–10 см) однолетнее растение (рис. 54. В) произрастает по осоковым болотам и сплавинам, берегам тундровых рек и ручьев, сырым местам с обнаженным песчаным и илисто торфянистым грунтом. География вида связана с арктическими районами европейской части России, Западной и Восточной Сибири, Дальнего Востока.

Подкласс ДИЛЛЕНИИДЫ – DILLENIIDAE

Порядок ЧАЙНЫЕ – THEALES

Семейство ЗВЕРОБОЙНЫЕ – HYPERICACEAE Juss.

Самый обширный в этом семействе род – **зверобой** содержит одно настоящее водное растение – зверобой болотный (*Hypericum elodes*). Известны также гигрофиты, например, в России, на Дальнем Востоке встречается **трижелезник** японский (*Triadenum japonicum* (Blume) Makino). Это многолетнее растение с простым прямостоячим стеблем высотой от 16 до 45 см, супротивными листьями и пазушными соцветиями из немногочисленных цветков с розовыми лепестками (рис. 55 А). 9 тычинок, расположенных в трех пучках, столбиков – 3. Плод – трехгнездная коробочка с многочисленными семенами. Этот вид отмечается по сырым лугам, берегам озер, заболоченным участкам водоемов, на кочковатых, травяных, осоково-моховых и торфяно-трясиных болотах.

Семейство ПОВОЙНИЧКОВЫЕ – ELATINACEAE Dumort

Семейство содержит 40 видов, распространенных от умеренных зон до тропиков. Они относятся к двум родам – бергия и повойничек.

Род **бергия** (*Bergia*) назван в честь шведского натуралиста XVIII в. П. Бергиуса. Он содержит 20 видов, но лишь немногие из них являются гидрофильными травами. На Кавказе встречается бергия водная (*Bergia aquatica*), а в Средней Азии бергия амманиевая (*B. ammanioides*). Оба вида – сорняки рисовых полей. Это однолетние растения с пятичленными цветками, высотой 10–40 см, с прямостоячим красноватым (бергия водная) или с ветвящимся у самого основания (бергия амманиевая) стеблями.

Латинское название рода **повойничек** *Elatine* получено от слова *elate* – «ель» из-за сходства листорасположения у этих растений с хвоей ели. Повойнички обычно мелкие (2–15 см), невзрачные растения (рис. Б-Г), поэтому нередко просматриваются ботаниками. Род содержит до 25 видов, преимущественно обитающих в умеренной зоне северного полушария или в тропиках обоих полушарий. Обычно это земноводные растения, имеющие однолетние наземные и двулетние водные формы, растущие на глубине от 30 до 220 см. При сильном пересыхании водоемов растения погибают. Воздушно-водные особи имеют ползучие побеги, плотные листья и мелкие незаметные цветки с розовыми лепестками. Погруженные растения с вытянутыми междоузлиями, прозрачными листьями и редкими, очень мелкими клейстогамными цветками с белым венчиком.

Повойничковые – гидрохорные и орнитохорные растения водоемов. Их семена долго сохраняют плавучесть, в стоячей воде опускаются на дно, где сохраняются до следующего года. Для их прорастания требуется много света, поэтому они трогаются в рост только при падении уровня воды и обнажении дна.

Интересна особенность массы семян повойничков, которые развиваются в коробочках. Известно, что на одной особи формируется до 140 плодов размером 3–5 мм с 36–40 семенами (до 0,8 мм) в каждой коробочке, а масса семени составляет всего 0,00003 г. Семенная продуктивность только одной особи повойничка шестилепестного (*E. gexandra*) достигает от 6700 до 27000 семян.

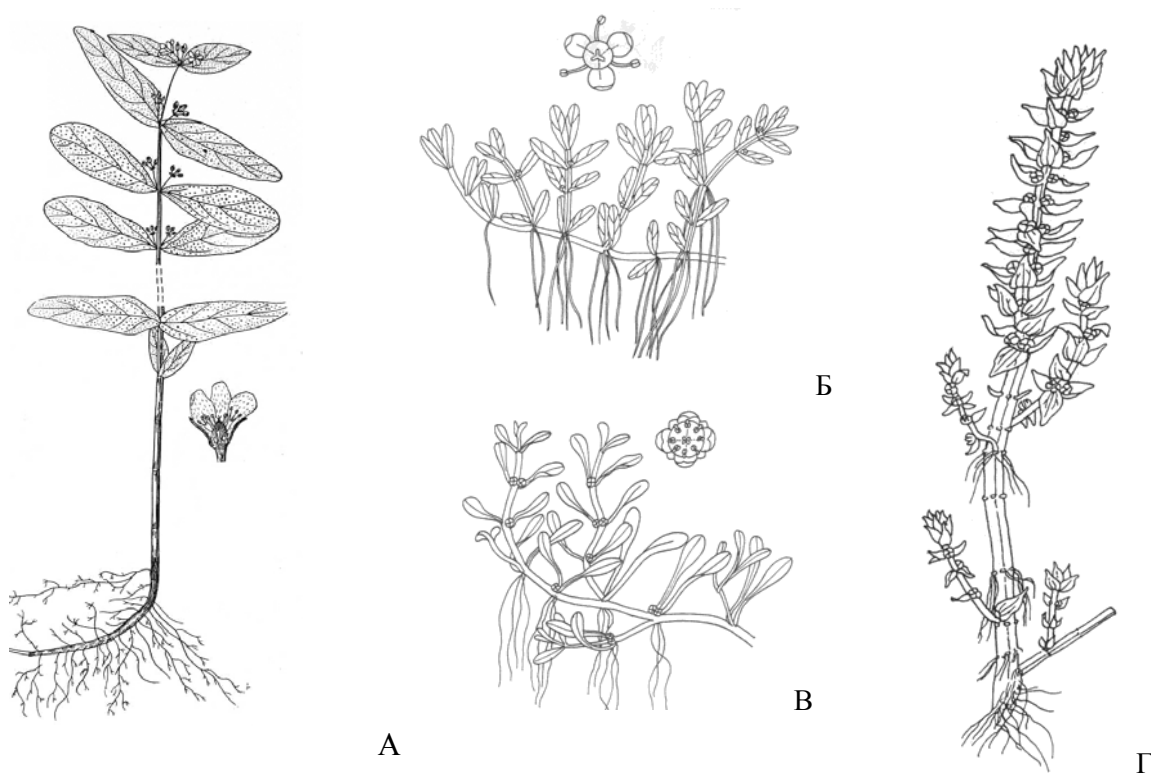


Рис. 55. А – трижелезник японский (по: Определитель растений Приморья); Б – повойничек трехтычинковый; В – повойничек перечный; Г – повойничек мокричный [по: Губанов и др., 1982]

На территории России встречается 8 видов, в основном это евросибирские и европейские виды. В мелких водоемах, по болотистым и иловатым местообитаниям встречается повойничек мокричный (*E. alsinistrum* L.). Это однолетнее растение с ветвистым у основания, мягким, сочным, почти прозрачным восходящим стеблем и мутовчатыми линейными листьями. В пазухах листьев расположены зеленовато-белые или розоватые сидячие цветки с 4 лепестками, 8 тычинками и 1 пестиком. Семена линейные, немного

согнутые. Этот евразийский вид распространен в различных районах европейской части России и Западной Сибири.

Повойничек сомнительный (*E. ambiga* Wigt.) встречается в Алтайском крае, американский (*E. americana* (Pursh.) Arn.) обитает на Камчатке, в слабосоленоватых водоемах морского побережья. Его наземные формы отмечаются на устьевых участках рек и на сырых берегах водоемов.

Порядок КАПЕРСОВЫЕ – CAPPARALES

Семейство КРЕСТОЦВЕТНЫЕ, или КАПУСТНЫЕ – BRASSICACEAE Burnett.

Растения из семейства капустных (крестоцветных) расселены по земному шару крайне неравномерно, в основном они сконцентрированы в умеренной зоне северного полушария, представители южного полушария имеют локальную приуроченность. Среди них часто встречаются растения, обитающие в воде и на сырых берегах. На территории России влаголюбивые растения этого семейства относятся к 18 видам и 4 родам: жеруха, жерушник, шилолистник и сердечник.

Наиболее распространен род **жерушник** (*Rorippa*), который представлен 11 видами. В основном, это широкоареальные виды. На Дальнем Востоке встречаются жерушники рыжиковый и кантонский (*R. cameliane* Fisch. et C.A. Mey., *R. cantoniensis* (Loir.) Ohwi). Первый обитает по влажным местам и речным отмелям, другой – по болотистым местам и берегам рек. Жерушник шаровидный (*R. globosa* (Turcz. ex Fisch. et C.A. Mey.) Spach) занимает сходные биотопы в Восточной Сибири (Даурский район), а также в Приморье и на Амуре.

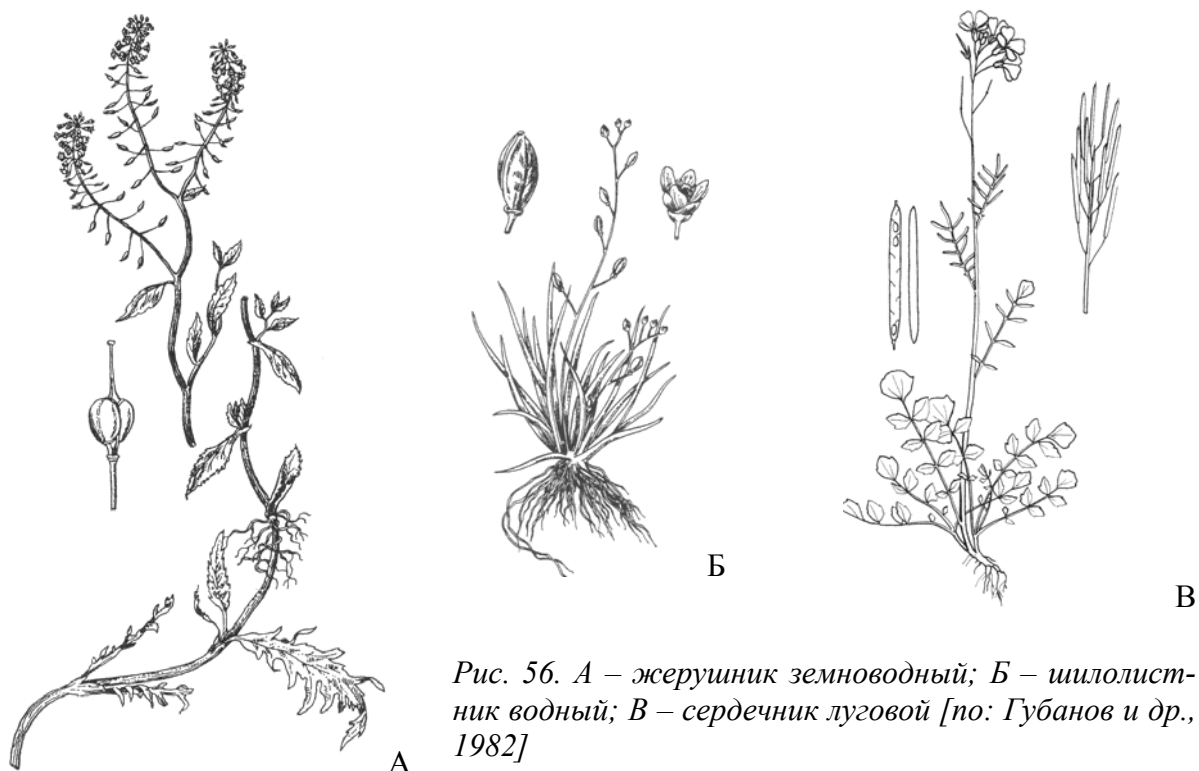


Рис. 56. А – жерушник земноводный; Б – шилолистник водный; В – сердечник луговой [по: Губанов и др., 1982]

Интересен своей полиморфностью в разных экологических условиях голарктический вид – жерушник земноводный (*Rorippa amphibia* (L.) Bess.) Это травянистый вегетативно-подвижный малолетник или однолетник вегетативного происхождения, имеющий ползучий или восходящий, длиной до 100 см и более, обычно укореняющийся в

основании стебель (рис. 56 А). В подводной части стебель полый. В зависимости от условий местообитания листья могут сильно варьировать по форме и величине. Подводные листья, гребенчато-перисто-раздельные, с ланцетно-линейными или почти нитевидными долями. Надводные перисто-надрезанные или лировидно-перисто-выемчатые. Самые верхние, прицветные листья ланцетные, неровно-зубчатые, реже цельнокрайние. Соцветие – щитковидная кисть с золотисто-желтыми цветками из 4 лепестков, которые вдвое длиннее чашелистиков. Плоды – стручки шаровидной или эллипсоидальной формы, в 2–3 раза короче плодоножек с длинным столбиком. Растение способно образовывать наземную форму.

Шилолистник водный (*Subularia aquatica* L.) тоже образует наземную форму, чаще он обитает в воде на глубине до 50 см, реже – на песчаных берегах водоемов и отмелях. Это небольшой (2–10 см) одно- или двулетник с прикорневыми шиловидными листьями и мелкими белыми цветками, собранными в рыхлую кисть (рис. 56 Б). Плоды – двустворчатые стручки длиной 4,5 мм. Общий ареал вида охватывает Европу, Азию и Северную Америку. В европейской части России встречается в северных районах, а также распространен на юге Западной Сибири и Дальнем Востоке.

Род **сердечник** в нашей флоре представлен 5 видами. Это однолетние, как сердечник мелкоцветковый (*Cardamine parviflora* L.), или многолетние корневищные широкоареальные виды растений. Ограниченный ареал имеет сердечник ползучий (*C. prorepens* Fisch.), распространенный в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке (Западный и Восточный Амур).

На сырых лугах, по берегам водоемов и болотам широко распространен сердечник луговой (*C. protensis* L.). Это невысокое (15–30 см) растение с прямостоячим простым или слабоветвистым стеблем, непарноперистыми слабоопушенными листьями. Самые верхние стеблевые листья имеют 2–3 пары линейных листочков, без черешка. Цветки собраны в многоцветковую кисть, которая в начале цветения щитковидная, а позднее вытягивается. Лепестки размером 10–12 мм, белые с лиловыми жилками или лиловые. Тычинки в два раза короче лепестков, с желтыми пыльниками. Плоды – прямолинейные многосеменные стручки, сидящие на косо отклоненных цветоножках (рис. 56 В).

Порядок ИВОВЫЕ – SALICALES Семейство ИВОВЫЕ – SALICACEAE Mirb.

Все влаголюбивые ивовые обитают в условиях умеренного климата северного полушария, в тропиках встречаются лишь единичные виды ив и тополей. Только два вида ив заходят в умеренную зону южного полушария (один в Африке, другой в Южной Америке). Ивовые, растущие у водоемов, – высокоствольные порослеобразующие деревья или кустарники. Они имеют цельные листья, часто с прилистниками, сережковидные соцветия (колос или кисть с поникающей осью). Плод – коробочка, содержащая семена, снабженные хохолком из тонких волосков, благодаря чему легко разносятся ветром. Интересно развитие семян и проростков ивовых. После попадания на влажный грунт семена прорастают в первые же сутки, а в теплую погоду в течение нескольких часов, правда, всхожесть при этом сохраняется всего 3–4 недели. Развитие проростка происходит так же быстро, и в первый год жизни сеянцы многих ив и тополей могут достичь высоты от 30 до 100 см.

Название рода **ива** (*Salix*) происходит от кельтского *саль* – «близко», и *лис* – вода, по преобладающему местообитанию растений. Род представлен многочисленными видами и разнообразными гибридами. Так, только для флоры водоемов бассейна Средней Волги указывается 23 таксона, из которых 11 имеют гибридное происхождение [Папченков, 2001]. На равнинах ивы занимают сырые и влажные пространства: долины и поймы

рек, заболоченные и хорошо увлажненные территории, хорошо выдерживают режим затопления.

Известно, что виды растений из рода *Salix* способны к образованию жизненных форм одноствольного, малоствольного и многоствольного дерева. Последние имеют сходство с кустарниками, но достигают средней высоты деревьев. Так, у распространенного поливариантного вида ивы пятитычинковой (*Salix pentandra* L., рис. 57 А) формы роста имеют определенную экологическую приуроченность. Одноствольные деревья встречаются на разреженных открытых участках осоково-вейниковых лесных болот, мало- и многоствольные – среди загущенного древостоя, по берегам водоемов и влажным оврагам. Разнообразие жизненных форм ивы пятитычинковой в пределах одного фитоценоза способствует удержанию видом периодически освобождающихся экологических ниш и тем самым повышает устойчивость вида в ценозах сырых и заболоченных лесов преимущественно лесной зоны. Для этого вида характерна глянцевая листва, сравнительно позднее цветение и созревание семян в конце лета, а сухие сережки висят на дереве всю зиму.

Обычно в лесной, реже в лесостепной и степной зонах встречается ива ушастая (*S. aurita* L.), более широкий ареал (в пределах от лесотундры до степной зоны) имеет ива шерстистопобеговая (*S. dasyclados* Wimm.), распространенная в европейской части России, Средней Азии, Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке.

Ива белая, или ветла (*Salix alba* L.) – крупное (до 30 м) дерево с беловато-серебристыми листьями. Цветет одновременно с распусканием листьев. Обитает по берегам и поймам рек, вдоль протоков, в местах периодического затопления. Используется в защитном лесоразведении при облесении оврагов, русел рек, каналов, водохранилищ и прудов. Распространено в европейской части России, Средней Азии, Казахстане и юге Западной Сибири.



Рис. 57. А – ива пятитычинковая; Б – ива трехтычинковая [по: Губанов и др., 1982]

Крупным кустарником вдоль рек и по берегам водоемов является ива трехтычинковая (*S. triandra* L., рис. 57 Б), обычно высотой от 2 до 6 м. Реже вид имеет древовидную форму высотой до 10 м. Цветет после распускания листьев. Формирует сплошные заросли в поймах рек по всей Европе и югу Сибири. В культуре в условиях степной зоны применяют при создании берегоукрепительных и наносоаккумулирующих насаждений в руслах рек и по берегам водохранилищ.

Распространенным видом является также ива остролистная, или красная верба, или шелюга (*S. acutifolia* Willd.). Это кустарник или дерево высотой 2–6 м. Сережки распускаются задолго до появления листьев. Ива ломкая, или ракита (*S. fragilis* L.) родом из Средней Азии, но благодаря чрезвычайно быстрому укоренению обломившихся побегов, активно распространилась по всей Европе.

Интересно, что некоторые виды ив способны аккумулировать речные наносы. Так, на реках крайнего северо-востока России «ловит» песок и ветошь ива Крылова (*Salix krylovii*) – невысокий кустарник, образующий обширные заросли в поймах рек. У нее ветвление косо вверх направленных побегов вилковидно раздваивается, и во время паводка в этих местах накапливаются более мелкие частицы песка и ил. Также накапливает речные наносы ива аляскинская (*S. alaxensis* Coville) [Мазуренко, 2010]. М.Т. Мазуренко относит такие растения к особой группе – флювиафитов, растений обитающих в речных поймах и адаптированных к резким паводкам. Эти растения выработали приспособления связанные с адаптацией к жизни в своеобразных условиях речных долин. Их объединяет специфическое строение жизненной формы, крепость побегов и их сильная регенерационная способность, фильтрующая корневая система. Тесно расположенные по отношению друг к другу побеги формирования во время паводка задерживают аллювий, ловят на себя несущиеся в воде ветошь, ил, песок, тем самым создавая для себя субстрат.

Многие прибрежные виды ив имеют мелиоративное, лекарственное, кормовое, декоративное, дубильное, красильное, медоносное и пыльценозное значение. Преимуществом этих медоносов является раннее весеннее нектарообразование. В теплую и прохладную весну, при сравнительно низкой температуре ивы активно выделяют нектар, дают пчелам пыльцу и клей. Известно, что медопродуктивность ивовых зарослей достигает до 100 кг/га и более. Ивовый мед розовато-желтого или темно-янтарного цвета, быстро кристаллизуется.

Порядок ПЕРВОЦВЕТНЫЕ – PRIMULALES Семейство ПЕРВОЦВЕТНЫЕ – PRIMULACEAE Vent.

К первоцветным относятся в основном наземные растения и лишь немногие являются влаголюбивыми или водными, в пределах России они представляют 6 родов: турча, вербейник, наумбургия, самолос, проломник, глаукс.

Турча болотная (*Hottonia palustris* L.) – полупогруженный (соцветие в воздушной среде) травяной поликарпик, летнезеленый вегетативно-подвижный двулетник или озимый однолетник вегетативного происхождения. Растение с членистым стеблем длиной до 50–60 см (рис. 58 А) и гребенчато-перисто-рассеченными листьями, собранными на стебле в мутовки, а у основания цветоноса образующими розетки. Цветоносы высотой до 45 см, покрытые железистыми волосками. В пазухах ланцетно-линейных прицветников располагаются 3–6 довольно крупных цветков, образующих мутовки. Цветки, обоеполые, лепестки венчика беловатые или розовато-лиловые, в зеве желтые. У цветков хорошо выражено явление гетеростилии (разностолбчатости). Опыление осуществляется с помощью насекомых, иногда возможно самоопыление. Вид встречается в стоячих и медленно текущих водах (речных заводях, заливах водохранилищ, в прудах и озерах), а также на болотах. В европейской части России это растение обнаружено во всех районах, кроме Карело-Лапландского, Двинско-Печерского, Заволжья, Нижнее-Волжского и Крыма.

Другой вид, турча вздутая (*Hottonia inflata* Ell.), произрастает в атлантической Северной Америке в местообитаниях, подобных предыдущему виду. Отличается от *H. palustris* вздутыми междуузлиями, в генеративной части с более короткими цветоносами.

Род **вербейник** (*Lysimachia*) назван по имени грека Лизимаха, открывшего это растение. Он содержит два вида. Вербейник монетчатый, или луговой чай (*Lysimachia nummularia* L.) – многолетник с лежачими побегами длиной 30–60 см. Стебель тонкий, ползучий, укореняющийся. Листья супротивные, почти круглые, тупые, при основании часто слегка сердцевидные (рис. 58 Б). Желтые цветки расположены поодиночке в пазухах листьев. Обычно встречается по сыроватым лугам, берегам рек и заросших водоемов.

Вербейник обыкновенный (*L. vulgaris* L.) – высокий (60–100 см) корневищный многолетник с прямым, сверху ветвистым опушенным гранистым стебелем и мутовчаторасположенными (по 3–4) листьями. Короткое конечное соцветие – кисть, которая состоит из крупных желтых цветков. Этот вид широко распространен по сырым лугам и берегам водоемов. Растение имеет декоративное и медоносное значение.

Наумбургия кистевидная (*Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb.) названа в честь Иоганна Самуэла Наумбурга, немецкого профессора ботаники в Эрфурте. Это многолетнее травянистое растение с длинными ползучими корневищами и прямостоячими стеблями высотой 20–60 см. Листья супротивные, сидячие, ланцетные, цельнокрайние, на нижней стороне опушены рыжеватыми длинными спутанными волосками. Цветки мелкие, ярко-желтые, с красно-бурыми точками, собраны в густые кисти длиной 1,5–3 см, выходящие из пазух верхних листьев. Плоды – округлые коробочки с немногими семенами. Цветение с мая до августа, созревание плодов начиная с июня. Растение распространено практически повсюду, кроме сухостепных и полупустынных районов европейской части России и кавказских регионов. Обитает на болотах, в сырых ольшаниках, по топким берегам водоемов и в речных заводях.

Самолюс Валеранда (*Samolus valerandi* L.) – невысокое растение (10–15 см) с простыми или в верхней части разветвленными стеблями. Листья розеточные, цельнокрайние, на верхушке тупые или коротко заостренные, 2–10 см длиной и 1–2 см шириной. Цветки в кистях 8–20 см длиной, мелкие, правильные, пятичленные, белые. Ареал растения охватывает Европу, Кавказ и Среднюю Азию. Обитает на берегах водоемов, сырых лугах и болотистых солонцеватых местах. Самолюс (*samolus*) – древнеримское название растения; *valerandi* – названо по имени ботаника XVI века Douvez Valerand.

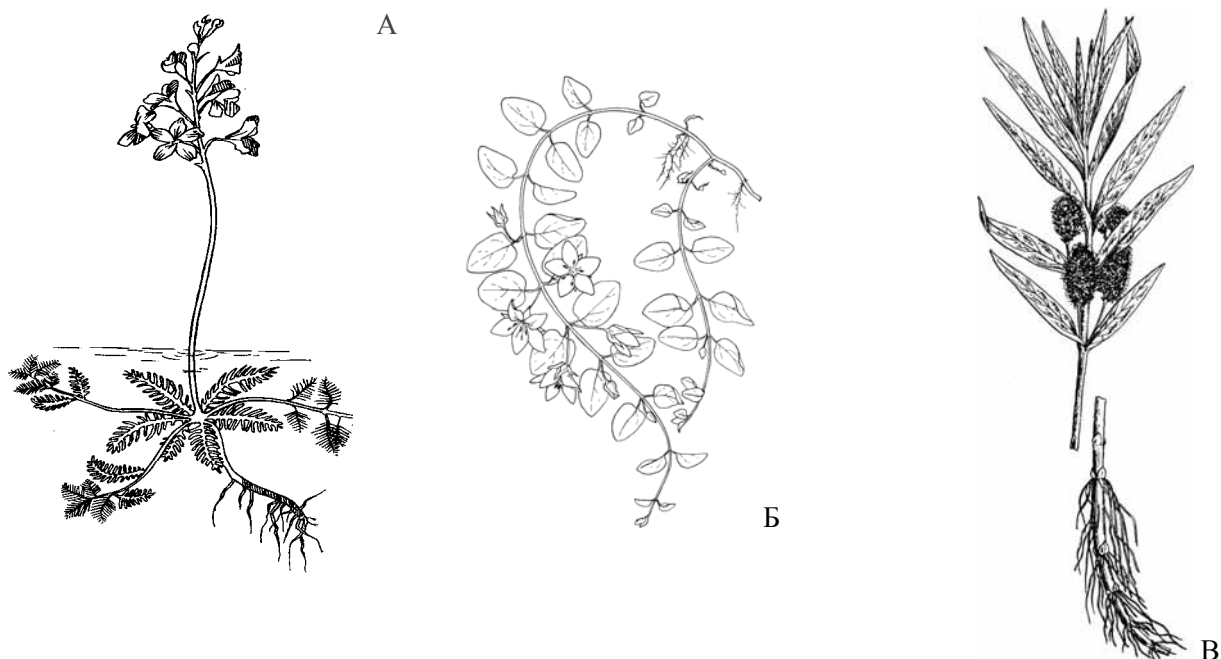


Рис. 58. А – турча болотная; Б – вербейник монетчатый; В – наумбургия кистевидная [по: Губанов и др., 1982]

Порядок МОЛОЧАЙНЫЕ – EUPHORBIALES
Семейство МОЛОЧАЙНЫЕ – EUPHORBIACEAE Juss.

Представители семейства молочайных населяют тропические и субтропические области Африки, Южной Америки, Южной и Юго-Восточной Азии, встречаются и в умеренных областях земного шара, заселяя разнообразные экологические ниши, включая берега водоемов и водную среду. Среди обитателей вод интерес представляет южноамериканский **филлантус** плавающий (*Phyllanthus fluitans* Benth. ex Müll. Arg.). Это свободно плавающее водное растение со щитовидными листьями, внешне напоминающее водный папоротник сальвинию (рис. 59 А). Интересно, что при очень высокой освещенности это растение развивает листья красноватого цвета.

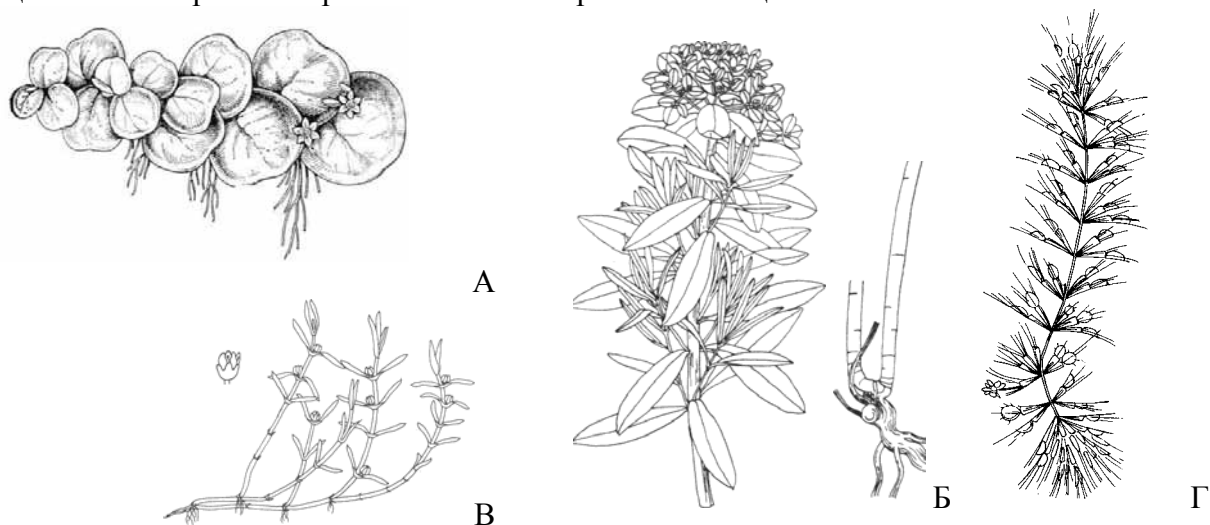


Рис. 59. А – филлантус плавающий (по: Жизнь растений, 1980); Б – молочай болотный [по: Губанов и др., 1982]; В. тиллея водная; Г – альдрованда пузырчатая

В России обычным околоводным растением из этого семейства является **молочай болотный** (*Euphorbia palustris* L.). Это многолетнее высокое (80–150 см) корневищное растение с толстым полым прямостоячим ветвистым стеблем и сидячими ланцетными листьями. Соцветие сжатый зонтик (рис. 59 Б). Обитает на заболоченных мелководьях водохранилищ, сырых лугах, в прибрежной зоне стариц.

Подкласс РОЗИДЫ – ROSIDAE

Порядок КАМНЕЛОМКОВЫЕ – SAXIFRAGALES Семейство ТОЛСТЯНКОВЫЕ – CRASSULACEAE D.C.

Название семейства происходит (от латинского слова «crassus», что значит «толстый») из-за мясистых и сочных стеблей и листьев большинства сухопутных видов, что неявно выражено у обитателей водоемов. К таковым относится, например, толстянка водная (*Crassula aquatica*).

На территории России по берегам рек, болот, озер и солонцеватым местам встречается род **тиллея** (*Tyllaea*). Название растения дано в честь итальянского ботаника Тиллия Микеланжело (1653–1740), составившего перечень растений ботанического сада в Пизе.

Ареал тиллеи Вайяна (*T. vaillantii* Willd.) охватывает северные районы европейской части России, Восточную Сибирь и районы Дальнего Востока. Это миниатюрные (1–5 см) однолетние растения с супротивными линейными листьями и сидячими и на длинных цветоносах цветками, расположенными в пазухах листьев или развилинах стебля. Тиллея водная (*Tyllaea aquatica* L.) распространена в Заволжье, Нижне-Волжском и Нижне-Донском районах (рис. 59 В).

Семейство РОСЯНКОВЫЕ – DROSERACEAE Salisb.

Интересным насекомоядным водным растением из этого семейства является **альдрованда** пузырчатая (*Aldrovanda vesiculosa* L.). В 1747 году описал это растение G. Monti и назвал его *Aldrovandia* в честь итальянского натуралиста Ulisse Aldrovandi (1522–1605). Имя растения, известное сегодня, дал К. Линней. Это малолетнее бескорневое растение с тонким, нитевидным стеблем, нарастающим с одной стороны и постепенно отмирающим с другой (рис. 59 Г), длиной 8–15 см, несущим 12–20 мутовок листьев (по 6–9 листьев в каждой). Листья приспособлены для ловли мелких обитателей водоемов, складываясь вдоль средней жилки. Будучи захлопнутыми листьями-капканами, мелкие гидробионты уже не могут выбраться наружу, так как этому препятствуют острые, направленные вовнутрь зубчики, расположенные по загнутым краям листовой пластинки. Цветки пазушные, белые, чашелистиков и лепестков по 5. Плод – шаровидная коробочка, содержащая гладкие черные семена. При понижении температуры воды и снижении освещенности образуют зимующие органы – турионы. Растение распространено во внутриконтинентальных прибрежных водах всех климатических поясов Земли, исключая самые северные районы. В пределах России этот вид встречается в Предкавказье, в Волжско-Донском, Нижне-Донском и Нижне-Волжском районах, а также на Дальнем Востоке, занесен в Красную книгу Российской Федерации [2008]. Это плавающее в толще воды и не прикрепляющееся к грунту дна водоема растение. Обитает в озерах и старицах с развитой растительностью.

Семейство ПЯТИЧЛЕННИКОВЫЕ – PENTHORACEAE Rydb. ex Britt.

Примером влаголюбивых растений из этого семейства является **пятичленник** китайский (*Penthorum chinense* Pursch) – многолетник, обитающий по берегам рек, иловатым отмелям, дорожным канавам. Это корневищное растение высотой от 40 до 85 см с одиночными прямыми, густо облиственными стеблями и линейно-ланцетными короткочерешковыми листьями. Соцветие щитковидное, верхушечное, из 3–10 ветвей-завитков. Цветки почти сидячие, 5-членные. Чашечка широко колокольчатая, сростная при основании с 5–6 острыми лопастями. Сорняк рисовых полей. На территории России встречается в Приморье.

Порядок РОЗОЦВЕТНЫЕ – ROSALES Семейство РОЗОЦВЕТНЫЕ – ROSACEAE Juss.

Семейство розоцветных содержит незначительное число влаголюбивых видов растений. Во флоре России это гигрофиты и гигромезофиты, которые относятся к трем родам: сабельник, лапчатка и лабазник (*Filipendula ulmaria* L., *F. denudate* (Presl) Fritsch).

Сабельник болотный (*Comarum palustre* L.) обычен на заболоченных участках водохранилищ и озер, сырых лугах, переходных болотах и торфяных карьерах (рис. 60 А). Растение имеет лекарственное и медоносное значение, содержит красильные и дубильные вещества. Обычно сабельник характеризуют как полукустарничек с длинными ветвящимися, одревесневающими, опушёнными в верхней части стеблями. Однако последние исследования свидетельствуют о том, что сабельник – «распростёртый» по поверхности субстрата, ползучий кустарник – стланник.

Виды рода **лапчатка** (*Potentilla*) встречаются по сырым лугам, песчаным и иловатым отмелям, берегам водоемов. Родовое название происходит от латинского слова *potens* – могущественный, сильный. Благодаря исцеляющей силе многих лапчаток в народных лечебниках приводится русское название – могущник. По преданию, живая вода, которой был оживлен Руслан (из поэмы А.С. Пушкина «Руслан и Людмила»), была взята из родника, вокруг которого росла лапчатка прямостоячая (калган), а русский богатырь Илья Муромец, вдохнув запах её корней перед тем как вызвать на бой Соловья разбойника, почувствовал «силу великую, храбрость безмерную». После чего отправился на бой и одержал верх над наглым разбойником.

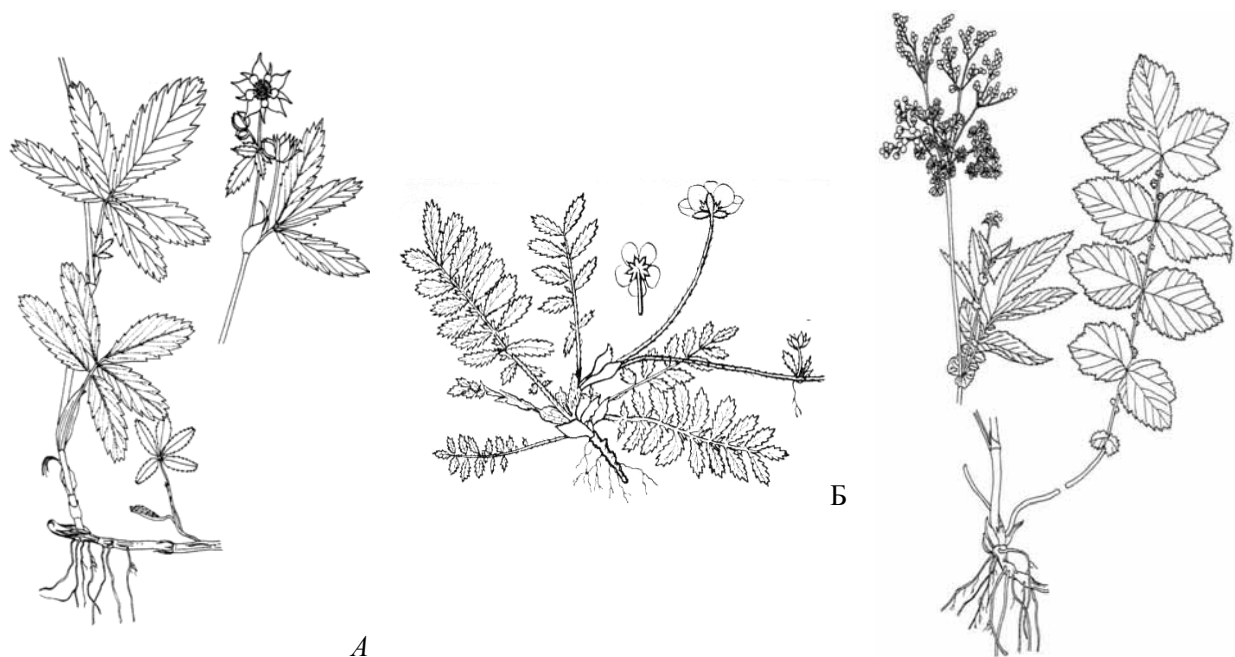


Рис. 60. А – сабельник болотный; Б – лапчатка гусиная; Г – лабазник вязолистный [по: Губанов и др., 1982]

Распространенным растением влажных лугов и сырых побережий водоемов является лапчатка гусиная (*P. anserine* L.). Видовое название происходит от латинского *anser*, что в переводе значит «гусь», поскольку растение нарезалось и с клевером подавалось молодым гусям. Это многолетник с веретеновидными корнями и ползучими, укореняющимися в узлах тонкими столоновидными побегами. Прикорневые листья собраны в розетке, прерывисто-непарно-перистосложные, с шелковисто-войлочными листочками, крупными прилистниками и длинными черешками (рис. 60 Б). Цветки одиночные, крупные, желтые. Неприхотливость, декоративные свойства растения, обусловленные длительным сроком цветения, быстрое размножение ползучими укореняющимися побегами и отрезками корней с придаточными почками позволяют его использовать в оформлении прибрежной зоны водоемов.

Обычным растением сырых заливных лугов, берегов рек и озер, окраин болот является лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria* L.) – высокий (50–180 см) корневищный многолетник. Это ценное лекарственное растение имеет также медоносное, пыльценозное, декоративное, дубильное и красильное значение (рис. 60 В).

Порядок ПОДОСТЕМОВЫЕ – PODOSTEMALES Семейство ПОДОСТЕМОВЫЕ – PODOSTEMACEAE

В порядок *Podostemales* входит одно семейство *Podostemaceae*, представляющее собой ярко выраженную линию гидрофильной эволюции. Оно включает 49 родов и 330 видов, широко распространенных в тропических странах, преимущественно в Азии и Америке; вне тропиков оно встречается в Китае и Японии (о. Кюсю), в атлантической Северной Америке, Южной Африке, на Мадагаскаре и на Сейшельских островах.

Это травы, часто небольших размеров, растущие в быстро текущей воде. Морфология вегетативных органов характеризуется высокой специализацией и крайним разнообразием. От основания обычно маленькой первичной оси развиваются нитчатые или плоские слоевищеподобные образования, которые, лишь за немногим исключением, имеют корневую природу. У некоторых представителей родов **трихостиха**

(*Trichosticha*) и **подостемон** (*Podostemon*) слоевище более или менее нитчатое, ползущее и прикрепленное к подводным камням посредством волосков или специально экзогенно развивающихся прицепков – гаптер (рис. 61 А).

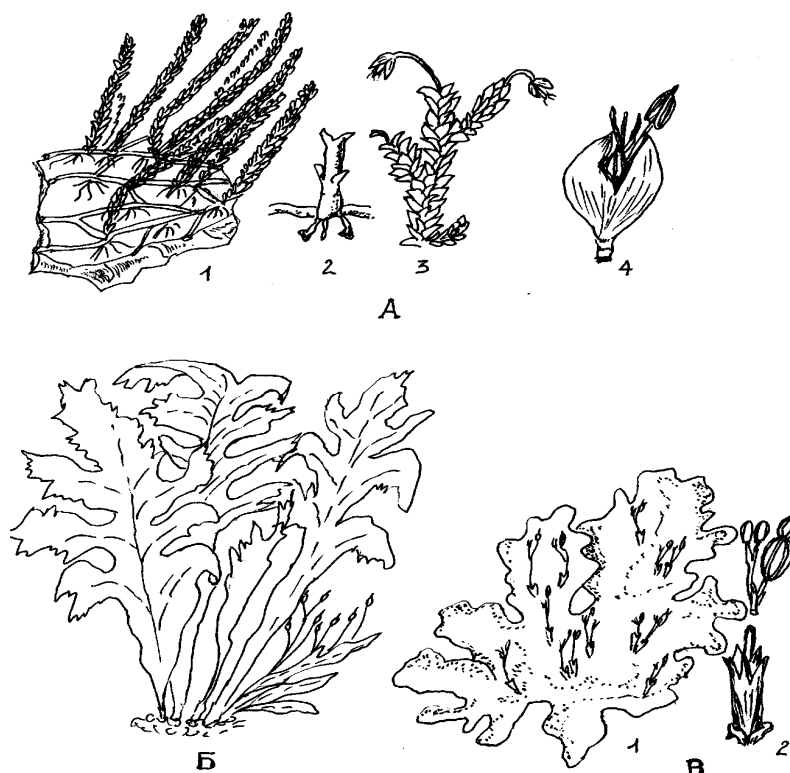


Рис. 61. А – трихостиха моховидная: 1 – общий вид растения, прикрепленного к камню; 2 – часть слоевища с основанием побега и гаптерами; 3 – часть растения с репродуктивными побегами; 4 – цветок со сросшимся околоцветником. Б – маратрум полезный. В – инверсодикрея прозрачная: 1 – слоевище с репродуктивными органами; 2 – репродуктивный побег с покрывалом и зигоморфным цветком

Встречаются и другие формы. От слоевищеподобного тела в большинстве случаев эндогенным путем возникают вторичные побеги. Листья очередные, цельные или более или менее рассеченные, как у **маратрума** полезного (*Marathrum utile* Tul., рис. 61Б). Первичный корень не развивается. Внутреннее строение очень упрощенное, ксилема сильно редуцирована, совершенно лишена сосудов и представлена лишь немногими кольчатыми и спиральными трахеидами, которые иногда могут отсутствовать.

Цветки одиночные или в цимозных соцветиях, очень мелкие, обоеполые, актиноморфные или зигоморфные, энтомофильные, анемофильные или клейстогамные, безлепестные. Околоцветник из 5 или чаще 3–2 свободных или более или менее сросшихся чашелистиков, иногда цветок в бутоне защищен специальным покрывалом, как у **инверсодикреи** прозрачной (*Inversodicraea pellucida* Engl., рис. 61 В). Тычинки в одном или нескольких кругах или, у более редуцированных форм имеется лишь 1 тычинка на нижней стороне цветка. Гинецей вторичносинкарпный, из 2 или реже 3 плодолистиков, со свободными или реже сросшимися у основания стилодиями; завязь верхняя. Плод – коробочка, семена многочисленные, очень мелкие.

Подостемовые с высоким обилием распространены в быстро текущих, богатых углекислым газом водах, с периодически изменяющимся уровнем, зависящим от атмосферных осадков. Нередко некоторые виды образуют подводные ковры, поэтому их называют речными сорняками. Большую часть жизненного цикла подостемовые нахо-

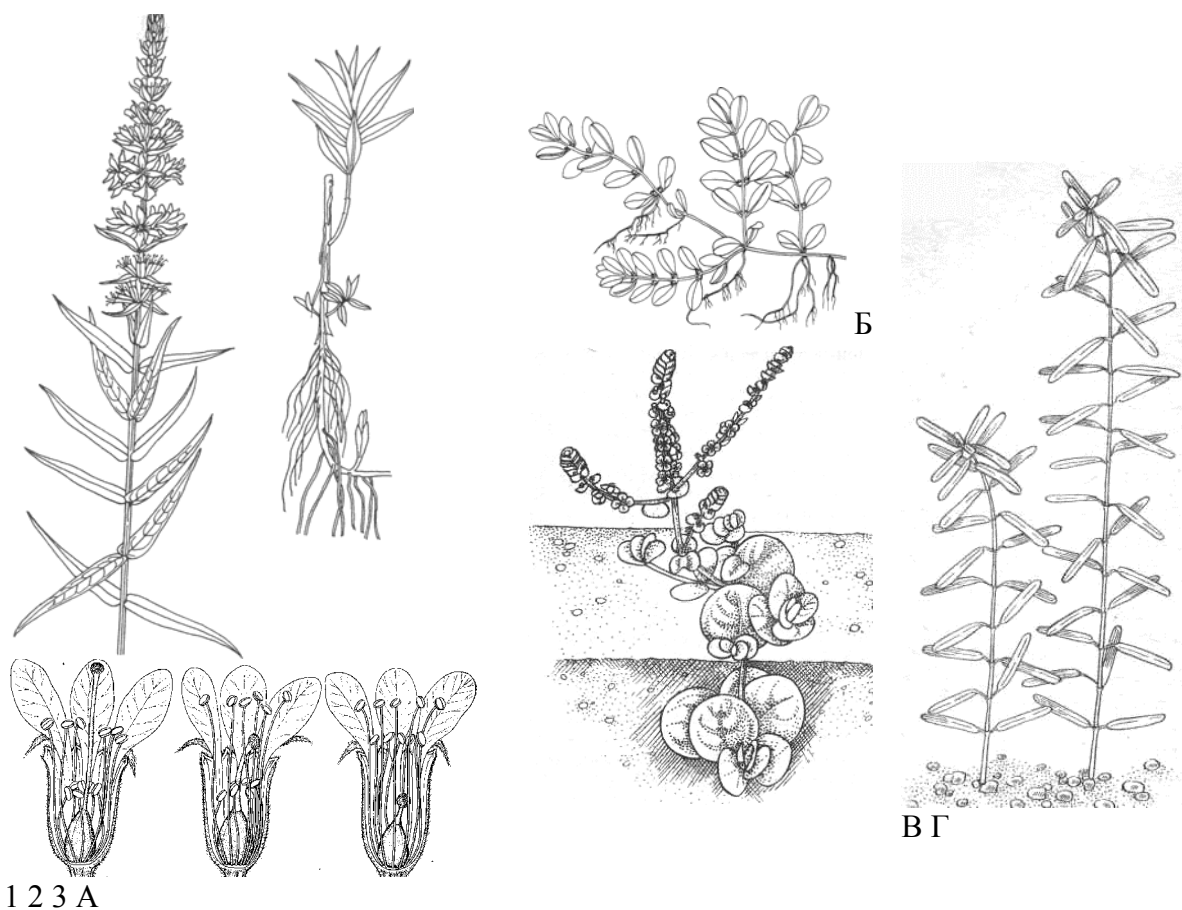
дятся в вегетативном состоянии, полностью погруженными в воду. Репродуктивные побеги размером от нескольких миллиметров до 60 см формируются с наступлением периода низкого уровня воды. В это время цветки выступают над поверхностью воды и раскрываются, опыляясь ветром. Отмечается также самоопыление, клейстогамия и энтомофилия. Подостемовые – однолетние монокарпические растения. Семена высыпаются на выступающие из воды камни и на дно водоемов. После обсеменения растения многих видов погибают и быстро разрушаются. При увлажнении семена очень быстро ослизняются, приклеиваются к субстрату и прорастают. Процесс ослизнения служит приспособлением к распространению семян, которые благодаря слизи приклеиваются к перьям и лапам водоплавающих птиц. Семена также распространяются водой.

Порядок МИРТОВЫЕ – MYRTALES Семейство ДЕРБЕННИКОВЫЕ – LYTHRACEAE J. St. Nil.

Дербенниковые широко распространены во всех климатических поясах Земли, кроме холодного, но особенно часто встречаются в тропических и субтропических областях. Большинство представителей связано с влажными местообитаниями, 9 родов и 78 видов являются водными растениями. По окраинам болот, берегам рек и озер, на сырых лугах растут дербенники, на болотистых местах и в мелкой воде встречаются травы из родов ротала, бутерлак, миддендорфия. На рисовых полях и сырых местах встречаются виды из рода аммания.

Листья растущих в воде видов растений часто диморфные, а погруженные стебли утолщены вследствие развития концентрических слоев аэренхимы. Листья цельные и цельнокрайные, обычно супротивные, редко очередные (у некоторых видов роталы, бутерлака, дербенника) или мутовчатые (у видов роталы), с очень маленькими шиловидными или волосовидными опадающими прилистниками. Способы опыления очень разнообразны: клейстогамия, автогамия, энтомофилия и орнитофилия.

Интересным приспособлением к перекрестному опылению является гетероморфность цветков. Это явление на примере дербенника иволистного подробно изучал Ч. Дарвин (рис. 62 А). Он описал половые взаимоотношения триморфных форм дербенника иволистного (длинностолбчатая, среднестолбчатая и короткостолбчатая), которые всегда представлены в каждой популяции. В цветке каждой формы два круга тычинок и столбик различаются между собой по длине, а в пределах разных форм размер длинных, средних и коротких тычинок совпадает с размером длинных, средних и коротких столбиков. Триморфизм по сравнению с диморфизмом дает больший процент плодovitых скрещиваний и имеет, возможно, большое значение в жизни видов, ограниченных в своем распространении строгой экологической приуроченностью.



1 2 3 А

Рис. 62. А – дербенник иволистный: внешний вид и гетероморфность цветков: 1 – длинностолбчатая форма, 2 – среднестолбчатая форма, 3 – короткостолбчатая форма [по: Жизнь растений, 1980]; Б – бутерлак портулаковый [по: Губанов и др., 1982]; ротала круглолистная В – наземная форма, Г – водная форма, [по: Цирлинг, 1991]

У дербенниковых плоды – коробочки с пленчатыми или кожистыми стенками, не вскрывающиеся, неправильно разламывающиеся или вскрывающиеся зубчиками на верхушке по гнездам или перегородкам. Семена мелкие, часто с небольшим крылом, которое служит для распространения их ветром и приспособлением к плавучести, так как оно состоит из легкой губчатой ткани. Семена дербенника прорастают под водой, проростки всплывают на поверхность и плывут по течению, пока их где-нибудь не прибьет к берегу. Таким образом, вода разносит не семена, которые быстро тонут, а проростки. Семена некоторых водных видов дербенниковых (бутерлака, роталы) обнаруживают замечательную особенность: при попадании в воду их первоначально гладкая поверхность довольно быстро становится грубоволосистой. Волосовидные образования, имеющиеся в наружном слое эпидермы, у сухих семян обращенные внутрь клеток и свернутые, при увлажнении разворачиваются, пробивая эпидерму и выходя наружу, при этом они выделяют слизь, которая способствует прикреплению семян к проплывающим предметам и водоплавающим.

Во флоре России влаголюбивые растения этого семейства представлены 13 видами из 4 родов. Род **дербенник** (*Lythrum*) в прибрежных экотопах представляют 8 видов. Дербенник иволистный, или плакун трава (*Lythrum salicaria* L.), и прутовидный (*L. virgatum* L.) – многолетние растения с широкими ареалами. К однолетникам относятся дербенник карликовый (*L. nanum* Kar. et Kir.) и льнолистный (*L. linifolium* Kar. et Kir.), которые встречаются на территории Западной Сибири по берегам рек и озер, сырым лугам и западинам.

Род **аммания** (*Ammania*) представлен в нашей флоре двумя однолетними видами: амманией мутовчатой и ягодной (*A. verticillata* (Ard.) Lam., *A. baccifera* L.). Они встречаются на сырых болотистых местах в низовьях Волги.

Следует заметить, что однолетние дербенниковые варьируют в размерах, имея высоту от 2 до 30 см. Небольшими размерами (3–12 см) отличается евросибирский однолетник **миддендорфия** днепровская (*Middendorfia boristhenica* (Bieb. ex Schrank) Traut.). Он распространен от Причерноморья до Монголии в пределах степной и полупустынной зон. В Западной Сибири находится на северо-восточной границе ареала. Растение названо в честь русского естествоиспытателя и путешественника, академика Александра Федоровича Миддендорфа (1815–1894). Оно обитает на берегах рек, прудов, канав и на сырых песчаных местах. Это желтовато-зеленое растение с прямостоячим, приподнимающимся или распростертым побегом с сидячими листьями, сверху супротивными, а снизу очередными. Побеги покрыты негустыми щетинковидными волосками. В пазухах листьев на коротких цветоножках расположены одиночные цветки с двумя шиловидно-линейными прицветниками. Лепестки не развиты, чашечка колокольчатая, с 6 широкотреугольными прямостоячими зубцами и 6 более узкими, слегка отклоненными наружными, такой же длины. Тычинок 6, столбик короче завязи. Плод – округло-овальная многосеменная коробочка, раскрывающаяся на верхушке 4 зубцами.

Среди дербенниковых есть сорняки рисовых полей и декоративные растения, а также имеющие лекарственное, медоносное, дубильное и пищевое значение. Листья **бутерлака** портулакового (*Peplis portula* L.) употребляют на салат (рис. 62 Б). В аквариумах и палюдариумах (сосудах, на 1/5 заполненных водой) с успехом выращивается наземная и водная формы **роталы** круглолистной (*Rotala rotundifolia* (Roxburgh) Koehne), растения из Юго-Восточной Азии (рис. 62 В).

Семейство КИПРЕЙНЫЕ – ONAGRACEAE Juss.

Представители семейства кипрейных преимущественно мезофиты, но есть также гидрофиты и гигрофиты, которые сосредоточены главным образом в центральных, южных и западных областях Северной Америки и Мексики. Виды некоторых родов распространены по всему свету или только в тропиках.

В нашей флоре род **людвигия** (*Ludvigia*) включает всего два вида. Это однолетние растения людвигия болотная (*L. palustris* L.) и людвигия кипреевидная (*L. epilobioides* Maxim.). Первая встречается в Закавказье, ареал второго вида связан с районами Дальнего Востока. Есть среди людвигий и аквариумные растения, например, такие североамериканские виды, как людвигия дугообразная (*L. arcuata* Walter) и ползучая (*L. repens* J. R. Forst., рис. 63 А, Б).

В пределах России среди влаголюбивых кипрейных наибольшее число видов (18) содержит род **кипрей** (*Epilobium*). Виды кипрея растут по топким берегам рек и ключей, у канав, на пойменных лугах, на ключевых болотах. Все они многолетние, энтомофильные, анемо-, зоо- и гидрохорные растения. Кипрей мелкоцветковый (*E. parviflorum* Schreb. рис 63 В), как и все другие виды, имеет семена, снабженные длинным хохолком из волосовидных придатков, что позволяет растениям-анемохорам иметь превосходство при захвате свободных эконош. Однако высокий потенциал свободной миграции не всем видам обеспечил широкое географическое распространение. Например, кипрей головчаторыльцевый (*E. caphalostigma* Hausskn.) и амурский (*E. amurense* Hausskn.) – дальневосточные виды, кипрей бергианский (*E. bergianum* A. Skvortsov) и мокричнолистный (*E. alsinifolium* Vill.) встречаются в Арктике и Европейской части России.

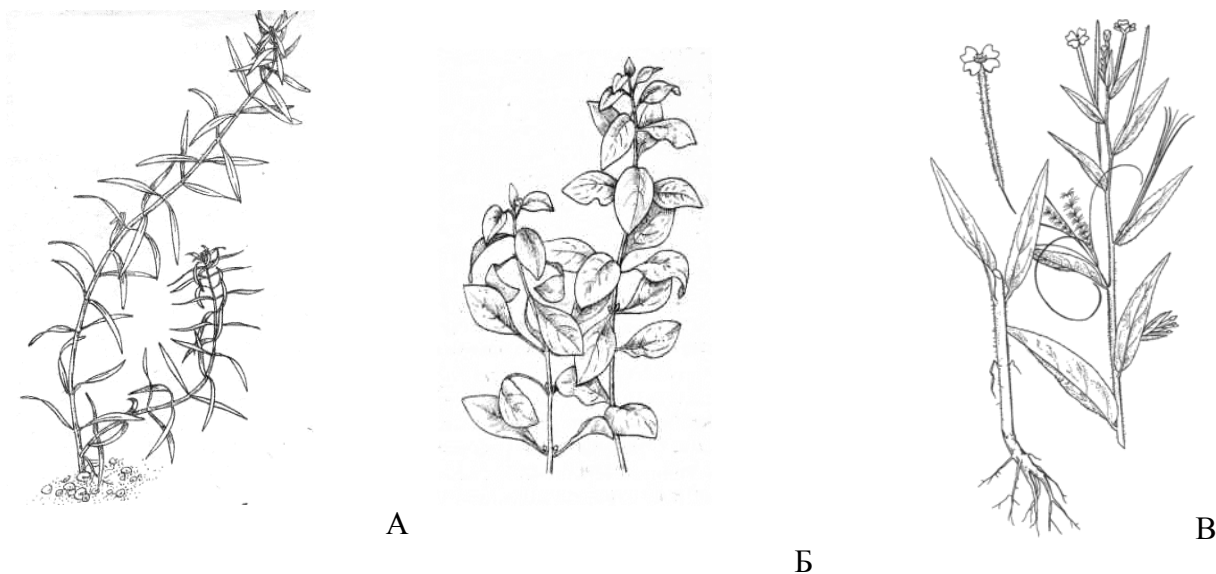


Рис. 63. А – лудвигия дугообразная; Б – лудвигия ползучая [по: Цирлинг, 1991]; В – кипрей мелкоцветковый [по: Губанов и др., 1982]

Кипрейные – хорошие медоносы и имеют декоративное значение. Лудвигию болотную раньше использовали для окраски ткани в желтый цвет. Лудвигия кипреевидная – кормовое, лекарственное и пищевое растение.

Семейство ВОДНООРЕХОВЫЕ – TRAPACEAE Dumort.

Известно, что к семейству водноореховых, или рогульниковых, относится только один современный род – **водяной орех, или чилим (*Trapa*)**. Название растения произошло от латинского слова *calcitrappa* – рогатка, отражающего форму плодов. Еще в начале XX века А.Ф. Флеровым (1908) была установлена сильная изменчивость плодов водяного ореха. Им были обнаружены безрогие, однорогие и двурогие плоды (оз. Эндерхи, пойма правого берега р. Оки). И.И. Спрыгин, изучивший огромную коллекцию плодов водяного ореха из разных водоемов, пришел к выводу, что в каждом из них наблюдается целый комплекс форм, названных им типами.



Рис. 64. А – водяной орех плавающий; Б – уруть колоситая

Современные виды отличаются высоким полиморфизмом, достаточно сильной изменчивостью как вегетативных, так и репродуктивных органов, в особенности строением плода. Сегодня разными учеными в род *Trapa* включаются от 25 до 200 видов водя-

ного ореха. Большинство ботаников все разнообразие сводят к одному космополитному полиморфному виду *Trapa natans* L. s.l.

Водяной орех – однолетнее растение, формирующее на водной поверхности розетки из большого числа плавающих ромбических, мозаично расположенных листьев. Длина стебля сильно варьирует и в значительной степени зависит от глубины произрастания растения. В воде стебель прикреплен к грунту нитевидными буроватыми корнями и прошлогодним орехом, как якорем. Для водяного ореха характерна гетерофиллия (рис. 64 А). В июле – августе в пазухах плавающих листьев розетки развиваются невзрачные цветки, слегка поднимающиеся над поверхностью воды. Цветок этого растения состоит из четырех чашелистиков, четырех белых лепестков, четырех тычинок и одного пестика с двугнездной завязью. Очень характерно явление самоопыления. Ко времени появления первых плодов черешки многих листьев вздуваются за счет разрастания воздухоносной ткани, образующей своеобразные «поплавки». Они удерживают на поверхности воды розетку с созревающими плодами. Плод, переживающий зиму под водой, – крупный орех в форме якоря с двумя–четырьмя роговидными выростами. Изредка встречаются безрогие орехи, еще реже с 5–6 рогами. Переносятся плоды птицами, рыбами, течением и волнами. Жизнеспособность плодов в иле сохраняется до 10 лет, а по некоторым данным и до 50 лет. Высушенные и замороженные ниже +8–10⁰С орехи теряют всхожесть. Прорастание начинается при температуре не ниже +12⁰С в условиях слабо щелочной и слабокислой реакции среды, при изменении рН до 7,8 и 4,3 растения погибают.

Благодаря съедобным вкусным плодам водяной орех был известен человеку с глубокой древности. Плоды содержат 52% крахмала, 13–17% белка, 3,6–8,1% сахара. Они имеют пищевое и кормовое значение для водоплавающей птицы и промысловых животных (бобр, ондатра, нутрия). Издавна водяной орех культивируют и используют в пищу в Индии, Таиланде, Китае, Японии. В средние века его употребляли в пищу в сыром и вареном виде в Южной Франции, Италии, Хорватии и других европейских странах. Из перемолотого ядра пекли хлеб. Печенье и вареные орехи по вкусу напоминают каштан.

Водяной орех имеет лекарственные, дубильные и красильные свойства. В народной медицине плоды ореха используют против диареи, дизентерии, ядовитые вегетативные побеги – при укусах ядовитых животных.

Водяной орех включен в Красные книги СССР, РСФСР, Белоруссии, Болгарии, Грузии, Казахстана, Латвии, Молдовы, Украины и многие региональные списки охраняемых видов растений. На территории России существующая система охраны оказалась эффективной. Оценка современного состояния природных популяций позволила обосновать исключение водяного ореха из Красной книги Российской Федерации (2008).

Семейство СЛАНОЯГОДНИКОВЫЕ – HALORAGACEAE R. Br.

Представители семейства сланоягодниковых распространены по всей Земле, но в основном в южном полушарии. Оно содержит 6 родов и около 130 видов, из них 5 родов и 65 видов являются водными. Это травы с очередными, супротивными или мутовчатыми листьями разной формы и размеров. Цветки, собранные в верхушечные соцветия или сидячие в пазухах листьев, мелкие, анемофильные, однополые или реже обоеполые, 4-членные, иногда 2- или 3-членные. Лепестки часто значительно крупнее чашелистиков, обычно опадающие, иногда отсутствуют. Тычинок обычно 8 в 2 кругах, реже тычинок 4 или 3, обычно с короткими нитями и относительно крупными пыльниками. Гинецей из 4, 3 или 2 плодолистиков, со свободными столбиками; завязь нижняя, 2–4-гнездная. Плоды мелкие, ореховидные или костянковидные.

Самый крупный род семейства – сланоягодник (*Haloragis*). Он включает до 75 видов, но среди них нет водных растений. Переходной ступенью к водным представителям семейства можно считать **мезиеллу** (*Meziella*) – мелкое прибрежное травянистое растение Австралии. К настоящим водным растениям относятся два рода – **прозерпиннака** (*Proserpinaca*) из Северной Америки, **лаудония** (*Laudonia*) из Австралии, содержащий 4 вида, и род **уруть** (*Myriophyllum*), насчитывающий до 40 видов. В водах России встречаются пять видов урути.

Латинское название рода *Myriophyllum* происходит от слов *miros* – бесчисленный и *phylum* – листок из-за многочисленных глубоко рассеченных на нитевидные доли листьев, собранных в мутовки и образующих в воде густое кружево подводных зарослей. Мелкие розоватые или беловатые цветки урути собраны в редкий колос, возвышающийся над водой. Существуют однодомные и двудомные виды растений. К последним относится дальневосточный вид – уруть уссурийская (*M. ussuriensis* (Regel) Maxim.). Опыляется растение ветром, хотя известны случаи энтомофилии, самоопыление встречается как исключение. Плоды созревают в середине сентября, а еще через месяц начинают опадать. Вегетативное размножение осуществляется участками побега или зимующими почками – турионами, но они образуются не у всех видов, например, их не формирует уруть колоситая (*M. spicatum* L., рис. 64 Б)

Виды урути живут в стоячих или медленно текущих пресных водах и, как исключение, на морских побережьях. Подводные луга из урути выполняют средообразующую роль в водных экосистемах. В ее зарослях отмечаются большие скопления мелких беспозвоночных животных, которые являются пищей для многих обитателей водоема. Она служит кормом для растительноядных рыб и птиц (семена), а также субстратом для метания икры рыбами и убежищем для многих гидробионтов, особенно для мальков рыб.

Порядок АРАЛИЕВЫЕ – ARALIALES Семейство ЗОНТИЧНЫЕ, или СЕЛЬДЕРЕЕВЫЕ – APIACEAE Lindl.

Представители семейства сельдереевых, или зонтичных, наиболее многочисленны в умеренно теплых и субтропических областях северного полушария. Семейство включает в себя разные жизненные формы и экологические группы по отношению к воде, от гигромезофитов до гидрофитов, но преобладают воздушно-водные растения. В мировой флоре к водным растениям из этого семейства относится 55 видов из 14 родов.

В атлантической и Средней Европе, в северном Средиземноморье, на влажных местах, болотистых участках и в воде встречается **щитолистник** обыкновенный (*Hydrocotyle vulgaris* L.). В южных и восточных районах Северной Америки и в Центральной Америке обитает гидрокотила мутовчатая (*H. verticillata* Thunb.). У аквариумистов это оригинальное растение с круглыми щитовидными ярко-зелеными листьями известно под названием «водяной пупок» по местообитанию растения и форме листьев (от слов *hydor* – вода, *cotyle* – пуп). От длинного тонкого ползучего побега с придаточными корнями отходят округлые листья, имеющие диаметр около 3 см и черешки высотой до 10 см. Размножается растение небольшими черенками из 4–5 листьев (рис. 65 А). На большой глубине развивается очень медленно, поэтому в объемный аквариум помещают только достаточно окрепшие растения, имеющие с десятков листьев. В тропических областях Южной Америки произрастает гидрокотила белоголовая (*H. leucosephala* Cham. et Schldl.). Это полиморфное земноводное растение с округлыми светло-зелеными листьями (рис. 64 Б). Оно пользуется популярностью у аквариумистов, его можно выращивать на поверхности воды и укорененным в грунт под водой.

На территории России типичных гидрофитов среди зонтичных нет, а влаголюбивые и земноводные растения представляют 15 видов из 6 родов: поручейник, омежник, вех, дудник, тиселинум и поручейничек.

Вех ядовитый (*Cicuta virosa* L.) – евразийский плюризональный полиотопный вид, обитающий на заболоченных мелководьях водохранилищ, озер, рек, болот, сплавиц, в ручьях и канавах на территории европейской части России и Сибири. При условии массового развития указывает на процессы заболачивания, на обнаженных донных отложениях индицирует колебание уровня воды. Минимальная продолжительность жизни веха ядовитого составляет 15 лет. Растение имеет толстое корневище, полое и разделенное поперечными перегородками на отдельные камеры (рис. 65 В), содержит желтоватый сок со своеобразным запахом, напоминающим запах петрушки или сельдерея. Цветет в июне – августе. Размножение в основном семенное. В литературе описана способность вегетативного размножения путем отделения части седа и укореняется. Начинается новый цикл развития – происходит омоложение особи до ювенильного онтогенетического состояния.

Вех – лекарственное и сильно ядовитое растение, известны массовые случаи отравления скота. После сушки ядовитые свойства не исчезают. Наиболее ядовиты корневище и молодая зелень. Растение содержит несколько алкалоидов, в том числе специфичный для этого вида ядовитый цикутотоксин. Яд действует через 5–10 минут после поступления в организм. Опасно попадание смолистого светло-желтого сока растения даже на кожу.

Род **дудник** (*Angelica*) включает 3 гигрофильных еurasийских вида: болотный (*A. palustris* (Boiss.) Hoffm.), лесной (*A. sylvestris* L.) и лекарственный (*A. archangelica* L.). Все они широко распространены по берегам водоемов, болот и сырым лугам европейской части России и Сибири. Дудник лекарственный имеет пищевое значение, его листья, побеги и корни съедобны, в корнях содержится эфирное масло, используемое в парфюмерии, рыбоконсервной промышленности и для ароматизации напитков.

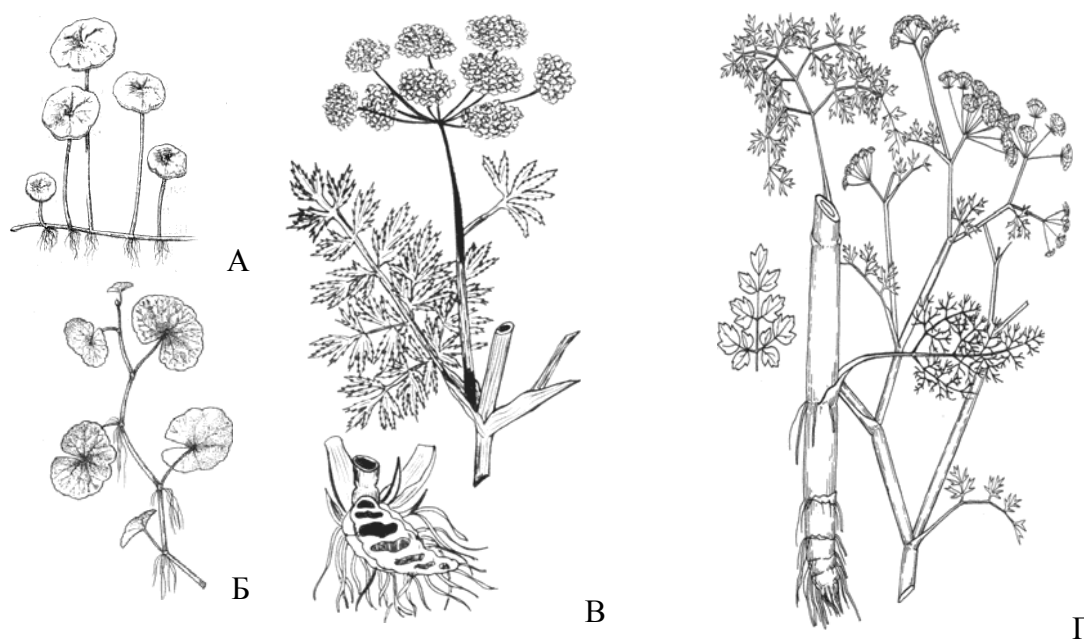


Рис. 65. А – гидрокотила белоголовая; Б – гидрокотила вертикальная [по: Цирлинг, 1991]; В – вех ядовитый; Г – омежник водный [по: Губанов и др., 1982]

Род **омежник** (*Oenanthe*) содержит в нашей флоре 4 вида. Все представители обитают в водоемах, как правило, на границе воды и суши, но выдерживают и длительное затопление на глубине до 100 см. Обычным растением в европейской части России и Сибири является омежник водный (*Oenanthe aquatica* (L.) Poir.) – кистекарневой вегетивно неподвижный двулетник-монокарпик или малолетник-олигокарпик с полурозеточными воздушно-водными побегами высотой 40–150 см. (рис 65 Г). Другие виды

имеют ограниченные ареалы. Так, омежник яванский (*O. javanica* (Blume) DC.) встречается на Дальнем Востоке. На Кавказе встречаются омежники абхазский (*O. abchasica* Schischk.) и морковниковый (*O. silaifolia* Vieb.). Все омежники – ядовитые растения из-за смолоподобного вещества эналтоксина, содержащегося в вегетативных органах, особенно в корнях.

Род **поручейник** (*Sium*) содержит 5 околотовидных видов растений, имеющих неравномерное географическое распространение. На берегах озер и рек Западной Сибири встречается поручейник средний (*S. medium* Fisch. et C.A.Mey.). Ареал, ограниченный пределами Восточной Сибири и Дальнего Востока, имеет поручейник привлекательный (*S. suave* Walt.), обитающий в озерах и старицах, по берегам рек, болотистым местам и солонцеватым лугам. В Приморье, по берегам рек, ручьев и в болотистых низинах встречается поручейник тонкий (*S. tenue* (Kom.) Kom).



Рис. 66. Поручейник широколистный на разных этапах онтогенеза. А – проросток, Б – наземное ювенильное растение, В – водное ювенильное растение, Г – наземное взрослое вегетативное растение, Д – водное взрослое вегетативное растение. Е – генеративное растение. Масштабные линейки, см: А – В – 1; Г, Д – 5; Е – 10

Наиболее широкий ареал имеет евразийский вид – поручейник широколистный (*Sium latifolium* L.). Он образует водную, наземную и переходные экологические формы. Это травянистый кистекорневой многолетник высотой от 80 до 150 см с полурозеточными воздушно-водными побегами. На стебле этого растения могут развиваться несколько форм листьев, представляющих все переходы от наземных до типично водных (рис. 66). По облику листьев гербарного экземпляра можно достаточно точно определить глубину погружения особи в воду. Растение характеризуется полиморфностью и в разные периоды онтогенеза. В оптимальных условиях обитания, при незначительном обводнении, проявляет себя как гетерофилльный гелофит с вариабельностью микро-структуры вегетативных органов. Этот вид распространен на всей территории европейской части России и в Сибири, а также в Западной Европе, Казахстане и, как заносное растение, в Австралии. Произрастает на болотах, по берегам естественных и искусственных водоемов, в стоячей и медленно текущей воде.



Рис. 67. Поручейник сизаролистный на разных этапах онтогенеза. А – проросток, Б – ювенильное растение с розеточным побегом, В – ювенильное растение с полурозеточным побегом, Г – взрослое вегетативное растение, Д – генеративное растение. Масштабные линейки, см: А–В – 1; Г, Д – 5

Поручейник сизаролистный (*S. sizaroideum* DC.) распространен в южных районах России, в Европе, Юго-Западной и Средней Азии, на Кавказе, в Казахстане, Индии и Китае. Обитает по сырым берегам водоемов, на заливных и солонцеватых лугах. Это типичный гигрофит с плавными изменениями структуры листа от цельного у вегетативных особей до перистых у генеративных растений (рис. 67), с большей стабильностью признаков их микроструктуры. Поручейники сизаролистный и широколистный – ядовитые растения.

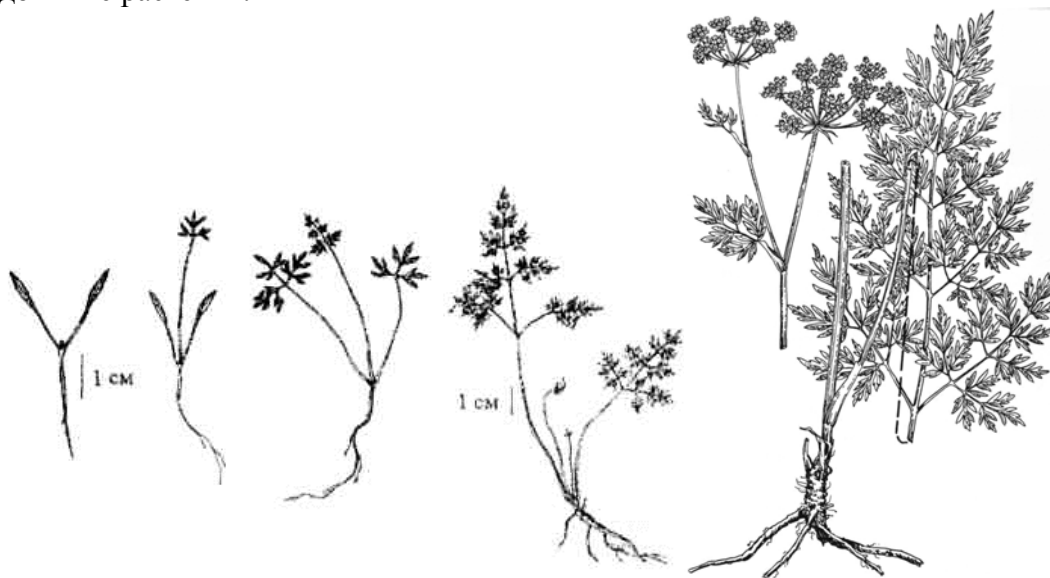


Рис. 68. Тиселинум болотный (проросток, вегетативные и генеративные особи)

Тиселинум болотный, или горичник болотный (*Thyselinum palustre* (L.) Raf.), преимущественно европейское растение: распространено в Скандинавии, Средней Европе, на Балканах. В России встречается в европейской части и Западной Сибири. Это травянистый, короткокорневищный, стержне-кистекопневной многолетник с вегетативными полурозеточными, прямостоячими побегами высотой 50–120 см (рис. 68). Типичный

гигрофит, растет на болотах, сырых и заболоченных лугах и лесах, по берегам водоемов, канавам и вскрытым торфяникам.

Корневище тиселинума содержит кумарины и до 0,88% эфирного масла, поэтому оно используется в кулинарии как пряность, в качестве замены имбиря. Плоды тоже богаты эфирными маслами и кумаринами. Растение применяется в народной медицине как диуретическое и закрепляющее средство, а также при стенокардии, коклюше, от удушья и кашля, при зубной боли.

Подкласс АСТЕРИДЫ – ASTERIDAE

Порядок ГОРЕЧАВКОВЫЕ – GENTIANALES Семейство ВАХТОВЫЕ – MENYANTHACEAE Dumort.

Все вахтовые – многолетние травянистые растения с простертыми побегами и очердными листьями, оставляющими на стебле характерные кольчатые рубцы. Листья почковидные, яйцевидные, продолговатые, цельнокрайние или городчато-зубчатые и тройчатые. Цветки белые, розовые, желтые, всегда пятичленные. Плоды – коробочки. Семена с очень твердой кожурой и у некоторых представителей с крючковатыми выростами в виде волосков и шипиков на поверхности.

Род **болотноцветник** (*Nymphoides*) содержит 25 видов, распространенных от тропической зоны до умеренных широт, и только болотноцветник щитолистный (*Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze) встречается по всей Евразии. В границах России он распространен в европейской части, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Это многолетнее растение. Длинные погруженные цилиндрические побеги отходят от ползучего, расположенного на дне водоема корневища и достигают поверхности воды. Листья, плавающие на поверхности, супротивные, с округлой или округло-эллиптической пластинкой с сердцевидным основанием и пальчатым жилкованием. Прикорневые и нижние листья обычно располагаются поочередно, черешки их длинные, зеленые, цилиндрические, сверху слегка сплюснутые, иногда почти трехгранные. Пластинка подводных листьев около 3–10 см в диаметре, лопасти их на концах закругленные. Сверху листья зеленые, блестящие, снизу – розовато-землисто-зеленые, матовые. Все части растения, погруженные в воду, покрыты весьма многочисленными темными бугорками. Цветки довольно крупные (до 3 см), ярко-желтые, на длинных цветоножках, собранные в зонтиковидных пучках, возвышающиеся над поверхностью воды (рис. 69 А). Чашелистиков, лепестков и тычинок по 5, столбик короткий с лопастным рыльцем. Опыление осуществляется с помощью насекомых. Плод – коробочка около 3–3,5 см в длину, содержащая овальные семена, имеющие по краю реснитчатую кайму. Обитает в стоячих и медленно текущих водах.

В России, в Приморье, известен болотноцветник корейский (*N. coreana* (Levl.) Naga). Он изредка встречается в озерах, ирригационных каналах и на рисовых полях. Растение занесено в Красную книгу Российской Федерации [2008] как находящееся под угрозой исчезновения.



Рис. 69. А – вахта трехлистная; Б – болотноцветник щитolistный – общий вид и цветок; В – валериана лекарственная [по: Губанов и др., 2003]

Род **вахта** (*Menyanthes*) содержит один голарктический вид – вахту трехлистную (*M. trifoliata* L.), занимающий все внетропические области северного полушария.

Латинское название рода произошло от слов *menyo* – «показывать» и *anthos* – «цветок», так как растение имеет не закрывающиеся ночью цветки с бледно-розовыми лепестками, хорошо заметные в темноте и как бы предупреждающие путника о топком месте, где они обычно обитают. Этим же объясняется и русское название растения «вахта». Распространено и другое название – «трифоль», возникшее из-за особенностей строения листа (рис. 69 Б).

Вахта трехлистная обитает на сильно увлажненных субстратах с относительно богатым минеральным питанием: по берегам рек, ручьев, озер, водохранилищ и прудов, заболачивающихся мелководных водоемов, на болотах евтрофного и мезотрофного типов (рН 3,2–6,3), сплавилах. Это поликарпик, многолетнее длиннопобеговое вегетивно-подвижное травянистое растение с удлинёнными укореняющимися плагиотропными побегами. Н. Glük выделил три экологические формы в зависимости от глубины водоема в месте обитания растения: 1) мелководная – обитает на глубине 10–30 см; 2) наземная – имеет меньшие размеры и представляет собой редуцированную мелководную форму; 3) глубоководная – не цветет, листья с длинными тонкими черешками, пластинки листочков вдвое меньше, чем у растений мелководной формы. Растение цветет в конце мая – начале июня, непродолжительно, всего около двух недель. Плоды, шаровидные коробочки с мелкими семенами, созревают в августе. Семена вахты могут плавать, поскольку семенная кожура содержит воздухоносную ткань [цит по: Hutchinson, 1975]. Они сохраняют эту способность в течение года. Размножение главным образом вегетативное.

Растение имеет медоносное, красильное и лекарственное значение. В листьях вахты содержатся гликозиды, алкалоид генцианин, аскорбиновая кислота. Их применяют при изготовлении пива для придания ему особого «бархатного» вкуса.

Порядок ВОРСЯНКОВЫЕ – DIPSACALES
Семейство ВАЛЕРИАНОВЫЕ – VALERIANACEAE Batsch

Многие растения этого семейства предпочитают влажные места обитания – берега рек, озер, родники на равнинах или в горах. В пределах рода **валериана** (*Valeriana*) наблюдаются самые разнообразные жизненные формы. Например, валериана килиманджарская (*V. kilimandscharica* Engl.) – корневищный полукустарник метровой высоты, растет на болотах, кочковатых лугах, вдоль горных ручьев на высоте 2800–4570 м (горы Килиманджаро). На территории России на берегах водоемов, болотах и заболоченных лугах встречаются валериана волжская (*Valeriana wolgensis* Kasak.) и лекарственная (*V. officinalis* L.), достигающие двухметровой высоты. Название рода происходит от латинского слова *valere*, что значит «быть здоровым», и связано с целебным действием растения.

Валериана лекарственная – многолетнее травянистое растение с коротким корневищем с многочисленными придаточными корнями, издающими сильный специфический запах. В первый год жизни развивается только розетка листьев, а на второй год вырастает облиственный стебель высотой 50–100 см, полый внутри, снаружи бороздчатый, заканчивающийся щитковидным соцветием (рис. 69 В). Листья супротивные или в мутовках по 3–4, непарноперистые, из 3–11 листочков различной формы. Цветки мелкие, душистые, лиловые, бледно-розовые или почти белые. Плоды – мелкие бурые продолговатые семянки с хохолком в 1,5 раза длиннее семянки. Это евразийский вид, занесенный в Северную Америку. Обитает на лугах и травяных болотах.

Валериана – ценное лекарственное растение, используемое в официальной медицине многих стран. Лекарственным сырьем являются корневища. Препараты оказывают многостороннее действие на организм: как успокаивающее средство при нервном возбуждении, бессоннице, истерии, судорогах, неврозах, усиливают секрецию желудочно-кишечного тракта, желчеотделение, снимают спазмы гладкой мускулатуры, регулируют деятельность сердца. Извлекаемые из корневищ вещества входят в состав таких известных лекарств для лечения сердечно-сосудистых заболеваний, как валокордин и капли Зеленина.

Порядок МАРЕНОВЫЕ – RUBIALES
Семейство МАРЕНОВЫЕ – RUBIACEAE Juss.

В мировой водной флоре в составе семейства Мареновые 2 рода и 6 видов относятся к водным растениям. В прибрежных экотопах представлены виды из рода **подмаренник** (*Galium*), имеющие евразийские ареалы. На водоемах России обычны подмаренники болотный (*G. palustre* L.), топяной (*G. uliginosum* L.), приручейный (*G. rivale* (Sibth. et Smith) Griseb.) и трехраздельный (*G. trifidum* L., рис. 70 А–Г).

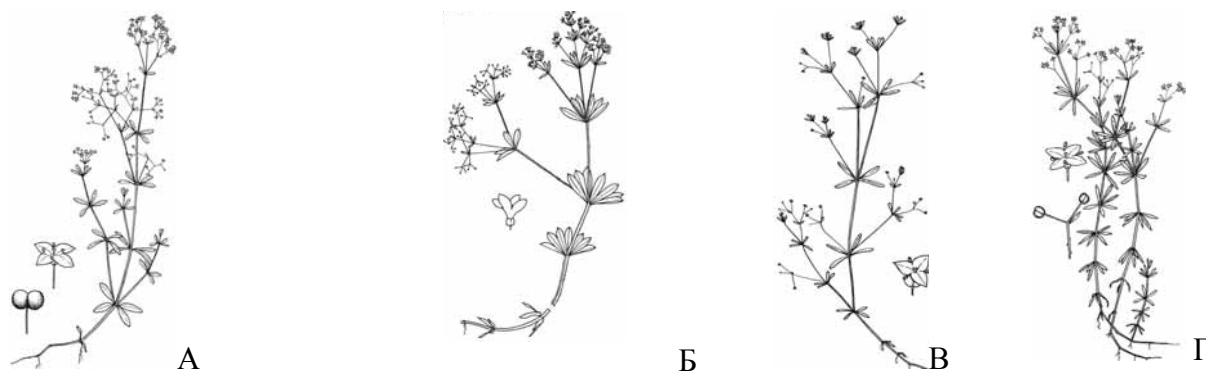


Рис. 70. А – подмаренник болотный; Б – п. приручейный; В – п. трехраздельный; Г – п. топяной [по: Губанов и др., 1982]

Видовые названия указывают на экологическую приуроченность растений, обитающих по берегам озер и болот, мелководьям водохранилищ и прудов, сырым, болотистым и торфяным лугам.

Подмаренник болотный – многолетнее травянистое растение с нитевидным ползучим корневищем, лежащими или восходящими, слабыми, ветвистыми побегами длиной до 60 см. Листья продолговатые, тонкие, с одной жилкой, шероховатые, располагаются по четыре в широко расставленных мутовках. Цветки в малоцветковых полузонтиках на верхушках стеблей и ветвей. Цветоносы дважды–трижды разветвлённые, значительно длиннее листьев. Венчик белый, диаметром 3–4 мм, четырехраздельный на яйцевидные туповатые лопасти. Плоды шаровидные, голые, мелкозернисто-бугорчатые. Цветение в июне – сентябре, плодоношение в июле – сентябре.

Порядок СИНЮХОВЫЕ, или ПОЛЕМОНИЕВЫЕ – POLEMONIALES Семейство ВОДОЛИСТНИКОВЫЕ – HYDROPHYLLACEAE

Водолистниковые распространены на всех континентах, кроме Европы, но главным образом в Северной Америке и Мексике. К водным растениям относится **род гидролея (Hydrolea)**, объединяющий 20 видов, обитающих в тропиках и субтропиках обоих полушарий. Все гидролеи – водные растения или обитатели влажных заболоченных мест (рис. 71 А).

Семейство ВЬЮНКОВЫЕ – CONVULVULACEAE Juss.

Представители семейства распространены по всему земному шару, исключая самые северные области. Экологическая амплитуда вьюнковых широка. Есть среди них обитатели влажных бамбуковых лесов и мангровых зарослей, открытых водоемов, болот, заливных лугов и берегов рек. В большинстве это многолетние и однолетние травы, многие из которых с вьющимися стеблями, клубневидно утолщенными корнями, простыми листьями и крупными одиночными или собранными в пазушные дихазии цветками. Плод – коробочка, редко сочный или ореховидный. Многие виды – типичные гидрохоры, семена растущих на морских побережьях и берегам рек ипомей, вьюнков и повоев переносятся потоками воды. Благодаря воздушной полости они держатся на поверхности воды до тех пор, пока течение не прибьет их к берегу. Часть семян тонет и прорастает под водой или сохраняется в иле и песке до спада уровня воды, после чего прорастает. Вегетативное размножение происходит участками побегов.

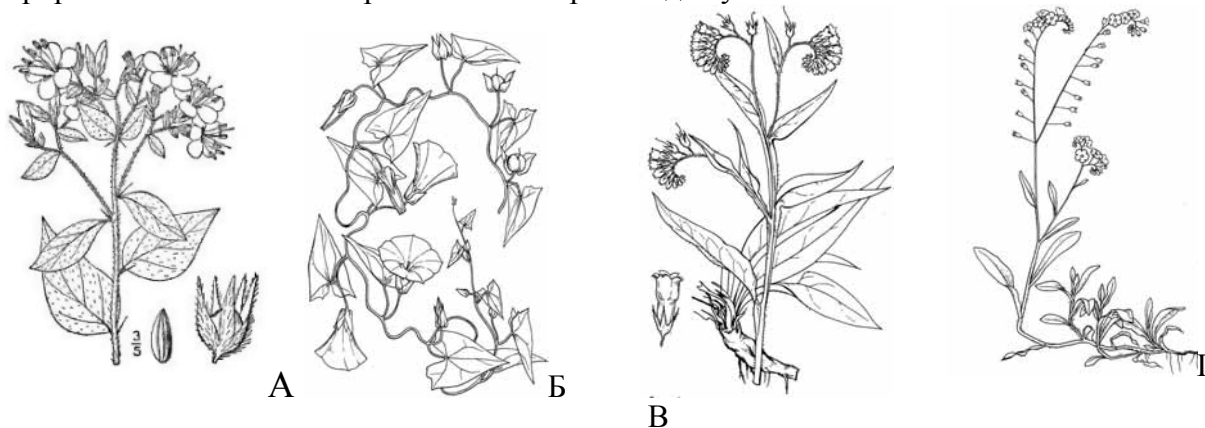


Рис. 71. А – гидролея яйцевидная; Б – повой заборный; В – окопник лекарственный; Г – незабудка болотная [по: Губанов и др., 1982]

В Китае и Таиланде растет **ипомея водная (Ipomoea aquatica)** – растение с ползучим или плавающим стеблем. На островах Микронезии оно растет в открытой воде.

Встречается оно также на болотах, мелководьях водоемов и на рисовых полях. Зеленые части растения используются в пищу и напоминают по вкусу шпинат.

Растения из рода **повой** произрастают главным образом в умеренных областях обоих полушарий. В нашей флоре повсеместно в поймах рек, на берегах прудов и водохранилищ, в зарослях ивняков распространен **повой** заборный, или **калистегия** заборная (*Calystegia sepium* (L.) R. Вг., рис. 71 Б). Это декоративная лиана, ее можно использовать в озеленении прибрежной зоны водоемов, но при этом надо всегда помнить, что растение ядовито.

Семейство БУРАЧНИКОВЫЕ – BORAGINACEAE Juss.

Бурачниковые распространены на всех континентах земного шара, но наиболее широко – в тропических, субтропических и отчасти северных умеренных областях Земли. Они отличаются многообразием жизненных форм, но в основном это наземные мезофильные растения, типично водных представителей нет. На территории России к влаголюбивым видам относятся роды тригонотис, окопник и незабудка. К первому принадлежит сибирский и дальневосточный вид – **тригонотис** незабудковый (*Trigonotis myosotidea* (Maxim.) Maxim. Это невысокое (до 40 см) многолетнее травянистое растение с прямостоячим стеблем, рыхлым соцветием – завиток, плотным во время цветения и вытягивающимся при плодах. Листья сидячие. Плоды – 4-гранно-яйцевидные орешки на маленькой плодоножке. Растение обитает на илистых отмелях, сырых и болотистых лугах.

Род **окопник** (*Symphytum*) представлен двумя гигрофильными видами – окопником донским (*S. tanaicense* Stev.) и лекарственным (*S. officinale* L., рис. 71 В). Это высокие (до 100 см) многолетние стержнекорневые растения. Первый вид – лекарственное, медоносное и ядовитое растение. Он встречается на болотистых и заливных местах по берегам больших рек и их притоков в европейской части России. Второй обычен по берегам водоемов, ручьям, канавам, оврагам и болотистым местам не только в европейской части, но также на Кавказе и Западной Сибири, в Приморье считается заносным видом.

Влаголюбивыми видами рода **незабудка** (*Myosotis*) являются незабудка болотная (*M. palustris* (L.) L.) и дернистая (*M. cespitosa* K.F. Schutz). Это многолетние короткокорневищные растения высотой от 20 до 60 (80) см. Незабудка болотная (рис. 71 Г) – евросевероамериканский вид, обитает в воде и у воды, на заболоченных берегах различных водоемов и заболоченных лугах.

По солонцеватым берегам морей, озер и других водоемов растет **аргузия** сибирская (*Argusia sibirica* (L.) Dandi) – многолетнее травянистое растение, распространенное от Японии через всю Сибирь и европейскую часть России до Румынии.

Порядок ГУБОЦВЕТНЫЕ – LAMIALES

Семейство ГУБОЦВЕТНЫЕ, или ЯСНОТКОВЫЕ – LAMIACEAE Lindl.

В семействе яснотковых, или губоцветных, настоящих водных растений нет, но есть 23 вида из 6 родов. На территории России встречается 16 видов гигрофитов из 4 родов: шлемник, мята, чистец и зюзник, они обитают по берегам водоемов и болот.

К роду **чистец** (*Stachys*) относится 3 гигромезофита: евразийский вид – чистец болотный (*S. palustris* L.), восточносибирский и дальневосточный виды – чистец шершавый (*S. aspera* Michx.) и волжский (*S. volgensis* Wilensky), последний встречается только в Ладожско-Ильменском районе и Нижнем Поволжье.

Широко распространен по заросшим берегам водоемов, сыроватым лугам и болотистым местам чистец болотный (рис. 72 А). Это многолетнее растение высотой от 30 до 100 см с резким специфичным запахом. Побег шершавый от жестких, вниз обра-

щенных волосков, с продолговато-ланцетными при основании слегка сердцевидными листьями. Листовые пластинки острые, с частыми мелкими островатыми зубцами, густо-коротковолосистые; нижние короткочерешковые, верхние сидячие, слегка стеблеобъемлющие. Чашечка трубчато-колокольчатая, с 5–10 жилками и 5 зубцами. Верхняя губа венчика большей частью шлемовидная, нижняя губа с темным рисунком, доли тупые, средняя крупнее, обратнойцевидная или обратносредцевидная. Цветки в мутовках, расположены большей частью в пазухах прицветников и собраны наверху в конечное колосовидное соцветие. Венчик лилово-пурпурный. Ложные мутовки цветков более или менее сближены. Это – ценное медоносное растение.



Рис. 72. А – чистец болотный; Б – мята полевая; В – шлемник обыкновенный; Г – зюзник европейский [по: Губанов и др., 1982]

Род **мята** (*Mentha*) включает 4 влаголюбивых вида: мяту блошницу (*M. pulegium* L.), длиннолистную (*M. longifolia* (L.) Huds.), водяную (*M. aquatica* L.) и полевую (*M. arvensis* L.). Родовое название «mentha» произошло, согласно древнегреческой мифологии, от имени нимфы Минты, которую богиня подземного царства Персефона превратила в душистое растение. Широкое географическое распространение получила мята полевая – голарктический и пюризональный вид. Это травянистое невысокое (15–45 см) растение с ползучим корневищем (рис. 72 Б). Побеги приподнимающиеся или лежащие, ветвистые, с опушенными яйцевидными или продолговатыми листьями длиной 2–7 см и шириной 1–3,5 см, пильчато-зубчатые по краям. Цветки мелкие, многочисленные, в пазушных мутовках. Чашечка часто фиолетовая, колокольчатая, размером 2–4 мм, точно-железистая, опушенная, с пятью острыми зубцами. Венчик лиловый или

розово-лиловый, длиной 3,5–5 мм, широко-трубчато-воронковидный, снаружи волосистый, с четырьмя лопастями, из которых нижняя тупая, почти усеченная, а верхняя выемчатая, шире остальных. Цветение в июне – августе, созревание плодов в июле – сентябре. Растение со специфичным пряным запахом имеет лекарственное, эфиромасличное и медоносное значение. В побегах мяты содержится до 2% эфирного масла, в листьях – фитонциды, дубильные вещества, каротин, флавоноиды, терпены, органические кислоты. Это обеспечило ее целебные свойства: отвары мяты используют при головных болях, воспалительных процессах, нервных расстройствах. Листья и бутоны используют в салатах, они улучшают вкусовые качества и увеличивают срок хранения продуктов; используют также в приготовлении тонизирующих напитков.

Род **шлемник** (*Scutellaria*) в нашей флоре представляют 6 гигрофильных видов, из них чаще встречается шлемник обыкновенный (*S. galericulata* L., рис. 72 В), имеющий лекарственное, медоносное и красильное значение. На Дальнем Востоке по берегам рек, озер, болот и на болотистых лугах обитают шлемник иезский (*S. yezoënsis* Kudo) и шлемник Регеля (*S. regeliana* Nakai).

Род **зюзник** (*Lycopus*) содержит три вида: европейский (*Lycopus europaeus* L.), высокий (*Lycopus exaltatus* L. fil.) и Маака (*L. maackianus* (Maxim.) Makino). Последний вид встречается в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Зюзник европейский (рис. 72 Г) обладает целебными свойствами, зюзник высокий имеет лекарственное, дубильное и красильное значение.

СЕМЕЙСТВО БОЛОТНИКОВЫЕ – CALLITRICHACEAE Link

Семейство болотниковые, или красоволосковые, включает один род **болотник** (*Callitriche*). Он насчитывает по разным данным от 17 до 50 видов, которые распространены очень широко, исключая Южную Африку и высокие широты Арктики. Болотники обитают в стоячих и медленно текущих водоемах и реках и опресненных морских заливах на глубине от 0,3 до 2 м. Часто встречаются большими группами, заполняя небольшие водоемы, формируя на их поверхности сплошной ковер из розеток с мелкими эллиптическими листьями; под водой находятся тонкие и гибкие, волосовидные стебли, из-за которых и дано роду такое латинское название (от слов *callos* – красота и *trichos* – волосы).

Род болотник имеет наземные и водные формы. Более высокоспециализированные к водной среде виды имеют только одну (подводную) жизненную форму с широколинейными полупрозрачными супротивными листьями без прилистников.

Однополые цветки болотниковых без околоцветника (переход к опылению с помощью воды или ветра), располагаются по одному или по два в пазухах верхних, а нередко и средних листьев, на очень коротких, реже более длинных цветоножках. У болотников существуют надводный и подводный способы опыления. У большинства видов пыльники на относительно длинных тычиночных нитях, и нитевидные рыльца выступают из воды в средней части розеток плавающих листьев. Созревание плодов обычно происходит под водой. Доли распадающихся плодов болотника распространяются водными потоками. Очень часто доли плодов переносятся животными, птицами и человеком, о чем можно судить по частой встречаемости болотника на пониженных участках дорог и тропинок. У болотника Нафтольского (*C. naftolskyi*) и у некоторых других видов с длинными цветоножками отмечается явление геокарпии, когда цветоножки после цветения загибаются вниз и сильно удлиняются, погружая созревающие плоды в ил или песок.

У видов с подводным опылением, к которым принадлежат облигатно подводные виды, а также водная форма болотника крючковатого (*C. hamulata* Kütz.), освобождающиеся из пыльника пыльцевые зерна переносятся потоками воды, или длинные нитевидные рыльца непосредственно контактируют со вскрывшимся пыльником. В послед-

нем случае особенно часты случаи опыления женских цветков пылью из мужских цветков того же самого побега. Интересно, что у карликовой наземной формы болотника крючковатого опыление происходит тоже под водой, при временном затоплении растений или в каплях дождевой воды, задерживающейся в пазухах листьев.

На территории России встречается 7 видов болотников: крючковатый, болотный, обоеполюй, изменчивый, прудовый (*C. stagnalis* Scop.), бахромчатый (*C. fimbriata* (Schotsman) Tzvel.) и заволжский (*C. transvolgensis* Tzvel.). Последние два имеют ограниченные ареалы, первый встречается в солоноватых водоемах Волгоградской области (Сарпинские озера), второй – в Низовьях Волги.

Широко распространен болотник болотный (*C. palustris* L.). Его нередко называют водяной звездочкой, так как розетки плавающих листьев напоминают красивую многолучевую звездочку. На более глубоких местах стебли болотника не достигают поверхности воды и несут только подводные листья. Как и многие другие виды этого рода, болотник болотный отличается большим полиморфизмом, сильно изменяясь под влиянием различных условий обитания (рис 73 А). Наиболее обычная форма растет в воде на глубине до 30–40 см. Отдельные особи водных форм (особенно более глубоководной) могут существовать по несколько лет.

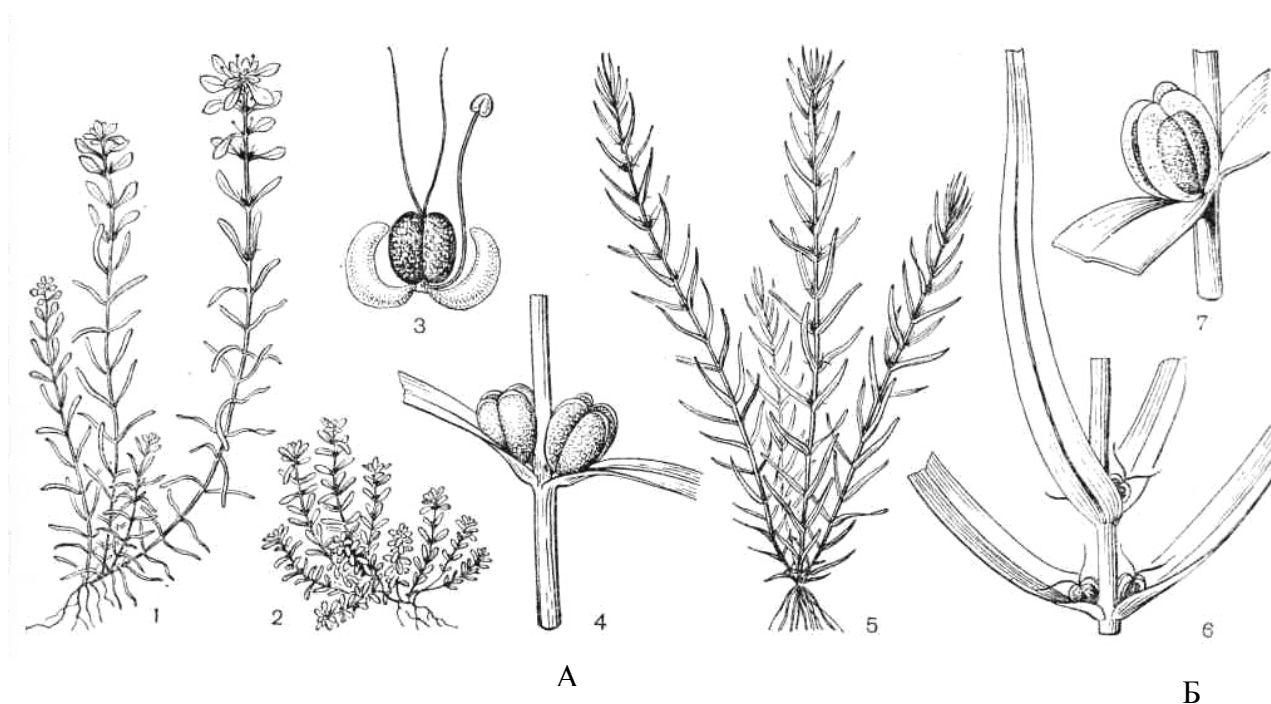


Рис. 73. А – Болотник болотный: 1 – общий вид растения с розетками плавающих листьев; 2 – общий вид наземной формы растения; 3 – мужской и женский цветки с прицветничками; 4 – часть побега с плодами. Б – Болотник обоеполюй: 5 – общий вид; 6 – часть побега с плодами; 7 – плод с частью побега [по: Жизнь растений, 1981]

Интересна наземная форма болотника болотного. Это миниатюрное (до 5 см) растение с лежачими и укореняющимися в узлах стеблями и очень мелкими, узкоэллиптическими или широколинейными листьями. Наземная форма обычно ведет себя как однолетник, который размножается апогамно, образуя большое количество плодов без всякого опыления. Его цветки имеют лишь рудименты гинецея и недоразвитые пыльники без пыльцевых зерен или с немногими сморщенными зернами.

Карликовые наземные формы болотника болотного и многих других земноводных видов этого рода обычно развиваются на месте быстро пересыхающих водоемов, в так

называемых мочажинах. Они могут встречаться даже в сухих местах, развивая при этом генеративные органы, листья размером 1–2 мм и междоузлия в несколько мм.

Болотник обоеполюй (*C. hermaphroditica* L., рис. 73 Б) имеет только водную форму. Это однолетник с тонким стеблем длиной 5–80 см. Встречается в европейской части России, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Произрастает в озерах, старицах, речках с медленно текущей водой, выносит слабо солоноватую воду и нередко в изобилии разрастается на песчаном и илистом дне опресненных реками морских заливов на глубине до 2 м. Цветет с июля до осени.

Болотник изменчивый (*C. sophera* Sendtner) – полиморфный многолетник или однолетник. Встречается в европейской части России, в Западной и Восточной Сибири, а также на Кавказе. Растение обитает по канавам, заводям, старицам, побережьям озер. Водные формы произрастают в пресных водоемах, выносят слабое засоление. Формы с плавающими листьями предпочитают слабое течение, не переносят высыхания водоемов и хуже переносят засоление. Цветение с конца мая до осени.

Болотники являются пищей для брюхоногих моллюсков, водных насекомых, рачков, водоплавающей птицы и ондатры. В странах Западной Европы они считаются водными сорняками, которые вызывают зарастание русел судоходных рек за счет быстрого вегетативного размножения.

Семейство НОРИЧНИКОВЫЕ – SCROPHULARIACEAE Juss.

Норичниковые отличаются большим разнообразием жизненных форм. Многие из них являются истинно водными растениями и часто встречаются в водоемах Центральной и Южной Америки, Юго-Восточной Азии, Юго-Западной Африки. На территории России это семейство представляют 9 родов и 22 вида околоводных растений.

Среди водных однолетних и многолетних трав часто разводится в аквариумах **бакопа** королинская (*Vasora caroliniana* Willdenow), распространенная в водоемах Атлантического побережья Южной и Центральной Америки (рис. 74 А). Это длинностебельное растение с супротивными цельными листьями и стелющимся по дну корневищем. Размножается черенками длиной 15–20 см, посаженными в грунт.

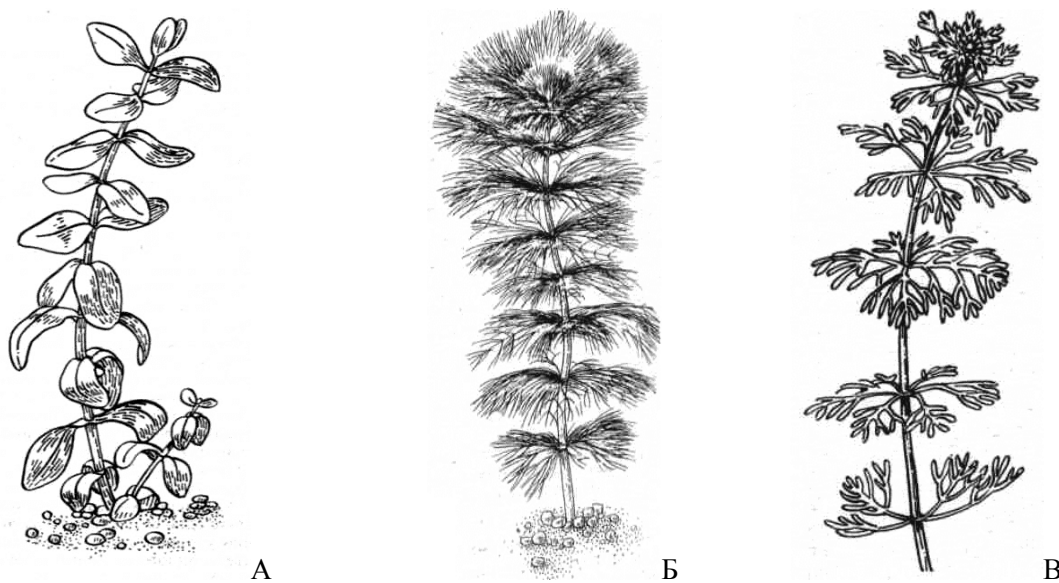


Рис. 74 А – бакопа королинская; Б – лимнофила водная; В – лимнофила сидячецветковая
[по: Цирлинг, 1991]

К гидрофитам относится **лимнофила**: водная (амбулия) (*Limnophila aquatica* (Roxb.) Alston) и сидячецветковая (*L. sessiliflora* (Vahl.) Blume) из Юго-Восточной Азии

(рис. 74 Б, В). Эти виды благодаря сильно рассеченным на нитевидные и линейные доли листьям образуют в воде густые ажурные заросли ярко-зеленого цвета и пользуются популярностью у аквариумистов. Размножаются растения укоренением черенков, имеющих 4–5 мутовок листьев.

Типичной для гидрофитов гетерофиллией обладает лимнофила разнолистная (*L. heterophylla* (Roxb.) Benth.). Ее подводные листья рассечены на линейные доли, а возвышающиеся над водой – цельные, зубчатые.

Многие виды образуют своеобразные земноводные формы, например, хамегигас неустрашаемый (*Chamaeigas intrepidus* Dinter ex Heil), обитающий в Юго-Западной Африке, на небольших временных водоемах, возникающих в западинах с песчаным или каменистым дном. Растение имеет розеточные и удлиненные побеги, которые в течение немногих дней образуются во время дождей. На удлиненных побегах в виде розетки формируются плавающие листья с пазушными цветками (рис. 75 А). После пересыхания водоема на растении остаются лишь видоизмененные прикорневые листья пирамидальной формы с запасами питательных веществ, необходимых для быстрого развития в следующий дождевой сезон. В сухое время года (более 10 месяцев) эти места прогреваются более чем до +50⁰С. В это время растения имеет совершенно высохшие только прикорневые листья.

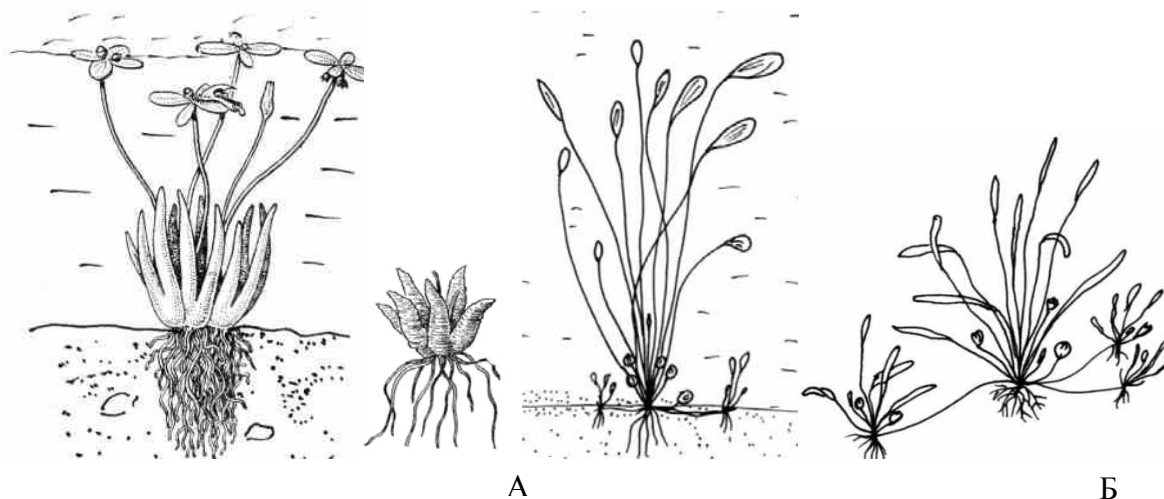


Рис. 75. А – хамегигас неустрашаемый; Б – лужница водная (водные и наземные формы)

На дне неглубоких водоемов полностью погруженным в воду и на влажных местах вне воды с успехом может развиваться, образуя наземную форму, лужница водная (*Limosella aquatica* L., рис. 75 Б). Произрастает на илистых берегах водоемов, в пересыхающих канавах, на сырых лесных дорогах, в торфяных карьерах. Почти космополитный вид, в России распространен в европейской части, включая арктические районы, а также в Сибири и на Дальнем Востоке. С местообитанием растений связано латинское название, происходящее от слова *limosus* – «илистый». Лужница водяная произрастает не только по краям луж, оправдывая свое название, но и по берегам рек, даже по руслам временами пересыхающих рек в пустыне Гоби. Это миниатюрное (5–15 см) бесстебельное однолетнее растение. Оно имеет мясистые эллиптические или линейно-лопатчатые черешковые листья, расположенные на укороченном побеге и на концах удлиненных ползучих укореняющихся побегов. Цветки очень мелкие, одиночные, размещаются в пазухах листьев на длинных цветоножках, раскрываясь только в ясную погоду днем. При затоплении водой цветочные почки не распускаются, и в закрытых цветках происходит самоопыление. Плоды – шаровидные коричневые коробочки с бурыми ребристыми семенами. Цветение с мая до осени, созревание плодов с июня до поздней

осени. Лужница водяная, как всякое однолетнее растение, имеет только семенное размножение.

Род **губастик** (*Mimulus*). Существуют две большие группы видов этого рода: большая группа видов в западной части Северной Америки, а вторая группа с центром разнообразия в Австралии. Несколько видов также распространены в восточной части Северной Америки, Восточной Азии и Южной Африке. В нашей флоре род представлен тремя гигрофильными видами: вздутый (*M. inflatus* (Mig.) Nakai), крапчатый (*M. guttatus* DC.) и мускусный (*M. moschatus* Dougl. ex Lindl.), последний встречается на Курилах.

Интересно, что название рода происходит от латинского слова *mime* – «артист, фокусник, шут» (с греческого это слово означает «имитатор»). Это связано, по-видимому, с сильно изменчивой, пятнистой окраской цветков. По другой версии, латинское слова *mimo* в переводе означает «обезьяна», поскольку венчики некоторых цветков своей формой напоминают лицо обезьяны. По-русски мимюлюсы называют губастиками, а на родине их чаще всего зовут обезьяньими цветами (monkey flowers).

Губастик крапчатый – заносное североамериканское растение, натурализовавшееся в ряде регионов Европы. Растет по берегам рек, в сырых зарослях кустарников и на болотцах. В России спорадически встречается лишь в европейской части. Это многолетнее травянистое растение высотой до 50 см с восходящими ломкими стеблями, укореняющимися при основании столонами. Побеги внизу почти круглые, в верхней части четырехгранные, простые или ветвистые, голые, как и все растение. Листья супротивные, крупные, яйцевидные, по краям неравнозубчатые, нижние черешковые, верхние – сидячие (рис. 76 А). Цветки крупные, до 3,5 см. Чашечка во время цветения колокольчатая, при плодах вздутая. Венчик желтый, в зеве с красными пятнышками, почти вдвое превышает чашечку, ясно двугубый. Плоды – яйцевидные перепончатые коробочки. Цветение в июне – августе, плодоношение в июле – сентябре.



Рис. 76. А – губастик крапчатый; В – мытник болотный [по: Губанов, 1982]

Мытник болотный (*Pedicularis palustris* L.) – европейский вид, распространен повсеместно в европейской части России и на Урале. Растет на болотах, заболоченных лугах, по топким берегам водоемов. Это двулетнее, реже многолетнее растение высо-

той 15–60 см с одиночным ветвистым курчаво волосистым стебелем и перисторассеченными на линейно-ланцетные доли листьями (рис. 76 Б). Цветки в колосовидном соцветии или одиночные, расположенные в пазухах верхних листьев. Чашечка широколопастная, двухлопастная, с надрезанно-зубчатыми курчавыми лопастями. Венчик красный или розовый, длиной 18–22 мм, двугубый. Плоды – яйцевидные или продолговатые коробочки с заостренной верхушкой. Цветение в июне – августе, плодоношение в июле – сентябре.

Род **вероника** (*Veronica*) в прибрежно-водных экотопах представляют 11–14 видов. Среди них вероники: Максимовича (*V. Maximowicziana* Worosch.), распростертая (*V. humifusa* Dicks.), болотниковидная (*V. callitrichoides* Kom.), американская (*V. americana* (Rafin.) Schwein. ex Benth.), которые в пределах России встречаются только на Дальнем Востоке. Другие плюризональные виды имеют голарктические и евразийские ареалы.



Рис. 77. А – вероника поручейная; Б. – авран лекарственный; В. – авран японский [по: Губанов и др., 1982]

Так, вероника поручейная (*V. beccabunga* L.) (рис. 77 А) включает два подвида: subsp. *beccabunga* и subsp. *muscosa* (Korshynsky) A. Jelen. Первый встречается во влажных местах, по берегам рек, озер, каналов, ручьев, на ключевых болотцах, в горах – до альпийского пояса. Этот подвид обладает дизъюнктивным ареалом и представлен изолированными популяциями: равнинной европейской, кавказской и южносибирской; встречается также в Турции, Китае и как заносное – на северо-востоке США и в Калифорнии. *V. beccabunga* subsp. *muscosa* обитает по горным ручьям и болотцам до 3000–3800 м и не ниже субальпийского пояса. Во многих районах это массовое и даже фоновое растение. У *V. beccabunga* subsp. *beccabunga* существуют особи, которых можно отнести к двум экологическим группам: гигрофиты и гидрофиты. Первая в свободных от растительности местах по берегам рек и ручьев, на речных наносах представлена ползучим вегетативным однолетником, вторая – вегетативно-подвижным многолетником. Другой вид, вероника ключевая (*V. anagallis-aquatica* L.), встречается в ручьях глубиной до 30–40 см, на перекатах, на песчаных пляжах и отмелях, вдоль дорог в пойме на заливных лугах. Это растение в зависимости от условий обитания существует в

природе в виде нескольких жизненных форм: в воде – это вегетативный однолетник-поликарпик, на пляжах – однолетник-монокарпик, на суше около водоемов – корневищный вегетативный однолетник-поликарпик (Савиных, 2006). К берегам различных водоемов, окраинам болот или сырым лугам приурочены также вероника длиннолистная (*V. longifolia* L.), вероника щитковая (*V. scutellata* L.) и вероника геурека (*V. heureka* (M.A. Fisch.) Tzvel.).

Род **авран** (*Gratiola*) представлен на территории России двумя видами: лекарственный и японский. Название рода от слова *gratia* – «милость» связано с целебным свойством растения.

Авран лекарственный (*G. officinalis* L.) имеет обширный ареал, простирающийся на значительной территории Евразии и Северной Америки. В России распространен в европейской части, в Предкавказье и на юге Западной Сибири (в бассейне Иртыша и верхнего течения Оби). Распространен по берегам рек, на болотах и сырых лугах. Это многолетнее травянистое растение высотой от 15 до 60 (80) см, с ползучим членистым корневищем, покрытым бурыми чешуйками. Надземные побеги простые или ветвистые, прямостоячие, внизу нередко красновато-фиолетовые, вверху четырехгранные, с супротивными ланцетными листьями. Цветки пазушные, одиночные, на длинных тонких цветоножках (рис. 77 Б). Чашечка в 2–3 раза короче венчика, глубоко разделена на пять почти одинаковых долей, с редкими точечными железками. Венчик длиной до 2 см, с желтоватой трубкой и белым двугубым отгибом и темно-фиолетовыми жилками. Плоды – яйцевидные буровато-коричневые коробочки с многочисленными мелкими почти трехгранными бурыми или коричневыми семенами. Цветение с июня до сентября, плодоношение с июля. Ядовитое растение. Используется в народной медицине.

Авран японский (*G. japonica* Mig.) встречается на Дальнем Востоке. Растение обитает на песчаных и иловатых отмелях озер, стариц, в протоках и речках. Это низкорослый (8–20 см) однолетник с прямыми, восходящими, укореняющимися при основании побегами, несущими слегка мясистые цельнокрайние, продолговатые или ланцетные листья, в пазухах которых почти сидячие одиночные цветки (рис. 77 В). Венчик мелкий (5–6 мм), белый или чуть желтоватый, короткодвугубый.

Семейство ТРАПЕЛЛЕВЫЕ – TRAPELLACEAE Honda et Sakisaka

Единственным представителем этого семейства во флоре вод России является дальневосточный вид – **трапелла** китайская (*Trapella sinensis* Oliv.), обитающая у берегов рек, в старицах и озерах. Растение также распространено в Китае, Корею и Японии. Известно, что с 1998 года оно культивируется в Ботаническом саду-институте ДВО РАН. Это водное растение с ползучим или плавающим, слабоветвящимся, в узлах укореняющимся стеблем длиной от 10 до 100 см. Верхние листья плавающие, супротивные, сердцевидные, тупо округленные, городчатые, с равномерно плоскими черешками. Листовая пластинка до 35 мм длиной. Нижние или подводные листья линейно ланцетные (или продолговатые), до 20 мм длиной, постепенно суженные в черешок (рис. 78 А).

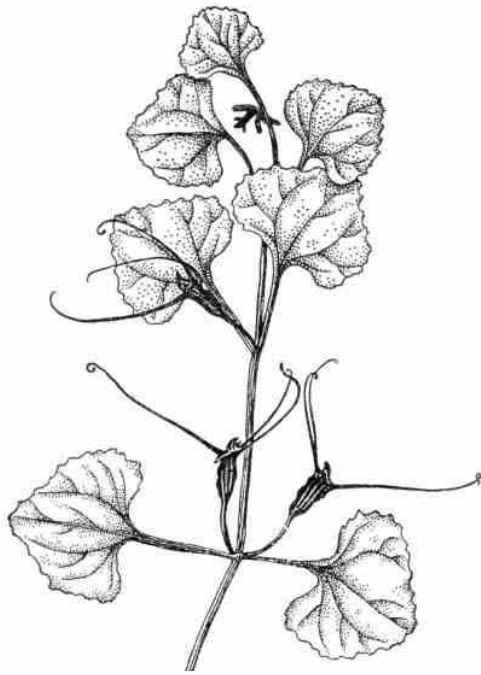


Рис. 78. Трапелла китайская
[по: Определитель растений Приморья, 1966]

Нередко подводные листья отсутствуют. Цветки на утолщенных цветоножках, одиночные, пазушные, двух типов: открытые (размером до 27 мм) и закрытые (клеистогамные, более мелкие). Чашечка цилиндрическая (воронковидная), на верхушке 5-раздельная, с тонкими придатками в виде рожек. Венчик желтого цвета, воронковидный, 5-лопастный. Тычинок 4, из них 2 бесплодные (стаминодии). Завязь нижняя. Цветение в июне – июле, плодоношение в сентябре. Плод по форме цилиндрический, ребристый (5 ребрышек), до 27 мм длины, односемянный, нераскрывающийся, на верхушке с 3–5 остевидными придатками (усаами), которые достигают 7 см длины и в верхней части обычно закрученные или согнутые. Размножение семенное и вегетативное – участками побегов с корнями. Трапелла китайская занесена в Красную книгу Российской Федерации [2008].

Семейство ПОДОРОЖНИКОВЫЕ – PLANTAGINACEAE Juss.

В составе мировой флоры это семейство содержит 15 родов и 91 вид водных растений. Представителем околоводных местообитаний служит род **прибрежница (Littorella)**, распространенный в Европе, на островах Атлантического океана и в умеренных районах Южной Америки (3 вида). В нашей флоре встречается прибрежница озерная (*L. uniflora* (L.) Aschers.) – миниатюрный (2–15 см) земноводный многолетник, который растет по берегам прудов, озер и морским побережьям. Как и многие растения периодически затопляемых экотопов, оно образует две формы – водную и наземную. Водная форма имеет розетку цилиндрических длинных листьев и размножается только вегетативно. Наземная форма имеет розетку узких листьев длиной до 5 см. Из пазух листьев выходит три цветка: один мужской цветок и два сидячих женских, созревающих до появления тычинок.

Семейство ПУЗЫРЧАТКОВЫЕ – LENTIBULARIACEAE

В семействе 4 рода, из которых 2 рода и 70 видов являются водными растениями, произрастающими в умеренной и отчасти в тропической зоне. В нашей флоре представлен только один род – **пузырчатка (Utricularia)**. В России известно 7 видов, из них два – пузырчатка крупнокорневая (*U. macrorhiza* Le Conte) и многошипиковая (*U. multi-spinosa* (Miki) Miki.) – встречаются на Дальнем Востоке.

Род получил свое название от латинского слова *utriculus* – «пузырек» – благодаря наличию у него ловчих бледно-зеленоватых пузырьков для ловли насекомых, расположенных на листьях, реже на стеблях растений (рис. 79). В пузырьке имеется отверстие с разветвленными волосками (антеннами) и жесткими щетинками. Нижний край отверстия (нижняя губа) имеет вид плотного валика, от верхней губы отходит тонкий эластичный клапан с железками, выделяющими клейкое вещество и сахар – приманку для мелких гидробионтов. При соприкосновении с клапаном он открывается, и животное с током воды засасывается внутрь, оттуда оно уже не может выбраться, так как клапан тут же закрывается. Здесь животное переваривается с помощью ферментов в течение 12–48 часов.

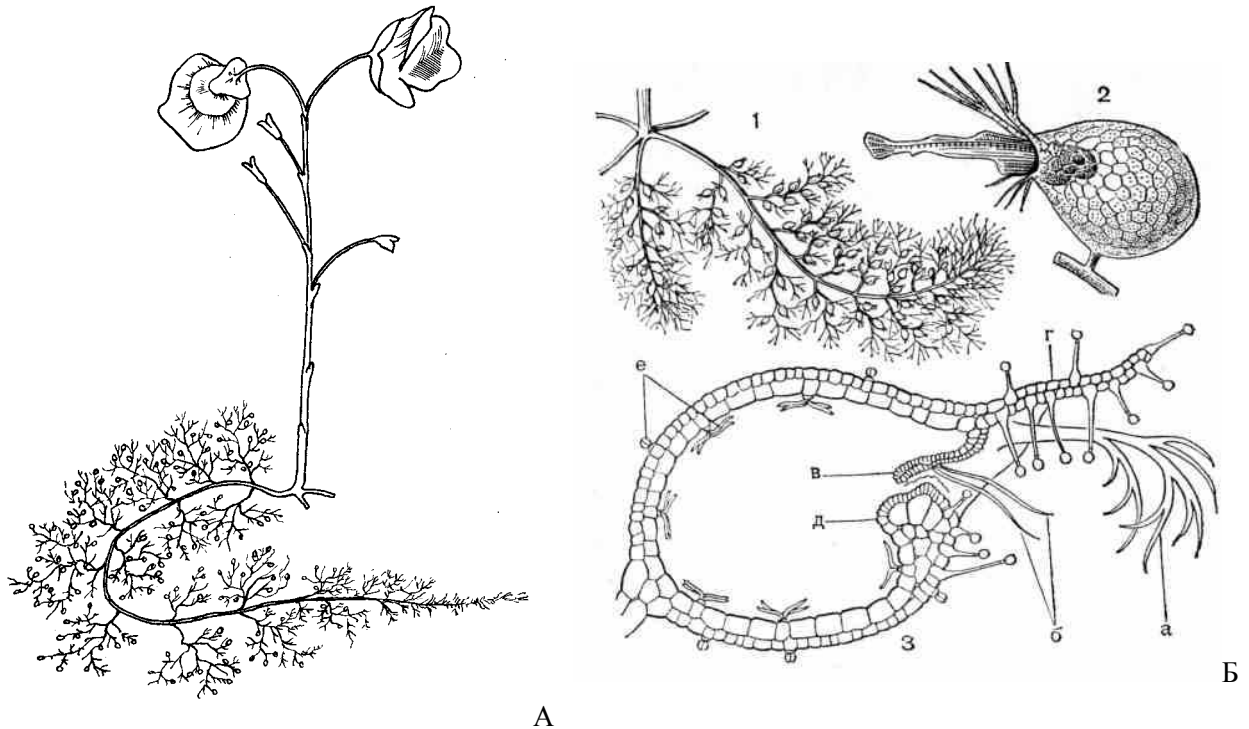


Рис. 79. Пузырчатка обыкновенная. А – общий вид растения; Б. 1 – веточка; 2 – пузырек с добычей; 3 – продольный разрез пузырька (а – антенны, б – щетинки, в – клапан, г – верхняя губа, д – нижняя губа, е – железистые волоски и желёзки) [по: Жизнь растений, 1981]

Водные пузырчатки на всех стадиях развития живут под водой, не прикрепляясь ко дну. К ним относится наиболее широко распространенный вид пузырчатка обыкновенная (*Utricularia vulgaris* L.). Она встречается по тихим участкам рек, озер, прудов, стариц в европейской части нашей страны, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Это растение с сильно ветвящимся стеблем более 100 см в длину. Листовая пластинка 2-3-много-перисто-раздельная, с волосовидными реснитчатыми долями и весьма крупными пузырьками, отсутствующими у основания листьев на главных черешках. Цветочный стебель надводный, зеленый или красно-бурый, с 1–4 чешуйчатыми листочками. Соцветие – кисть, несет 4–15 ярко-желтых цветков от 10 до 20 мм в длину. Верхняя и нижняя губы венчика на верхушке округлые, чашелистики яйцевидные, верхняя доля их тупая, нижняя – выемчатая. Цветonoсы дугообразно отклонены вниз. Опыление цветков происходит с помощью насекомых, привлекаемых нектаром.

На торфяных болотах, небольших озерках и канавах со стоячей водой произрастает пузырчатка малая (*U. minor* L.). Это многолетнее растение. Стебель длиной 5–25 см. Листья трижды-раздельно-рассеченные с повторно вильчатыми долями, цельнокрайние, конечные доли их голые, без ресничек. Цветочный стебель с 2–4 чешуйчатыми листочками, несет от 2 до 7 сравнительно мелких, длиной до 6 мм бледно-желтых цветков. Шпорец в виде короткого тупого бугорка, нижняя губа со сплюснутым, не закрывающим зева венчика горбом. Цветonoсы отогнуты вниз.

Семейство АКАНТОВЫЕ – ACANTHACEAE

Акантовые широко распространены в тропиках и субтропиках обоих полушарий, 18 видов из 3 родов являются водными растениями. По берегам рек, ручьев и на болотах Юго-Восточной Азии растут виды рода **гигрофила** (*Hygrophila*). Многие из них популярны аквариумные растения (рис. 80 А-В).

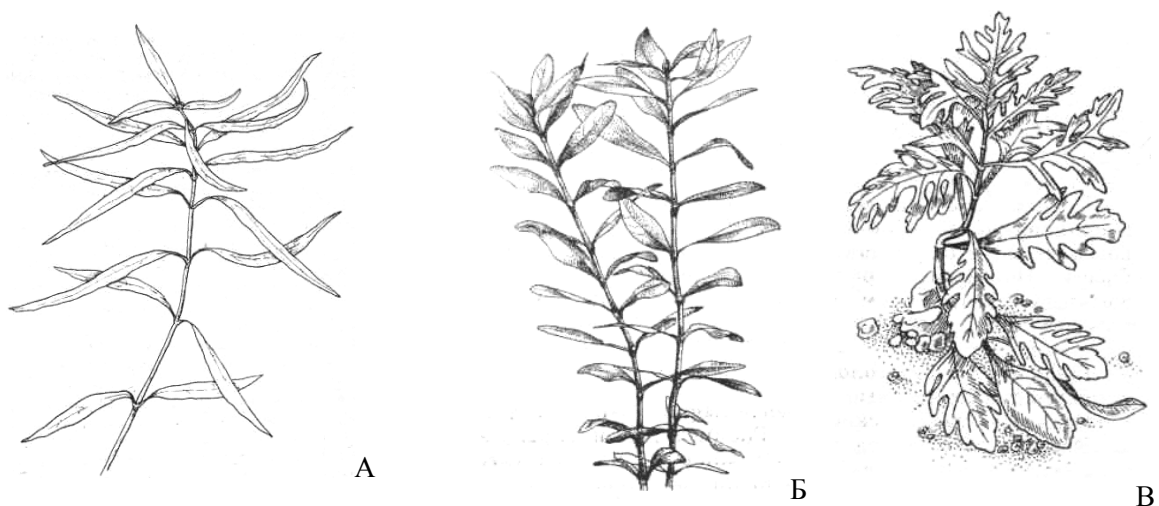


Рис. 80. А – гигрофила длиннолистная; Б – г. многосеменная; В – г. разнолистная [по: Цирлинг, 1991]

Гигрофила длиннолистная (*H. longifolia* Nees) имеет попарно расположенные листья длиной до 20 см при ширине до 1,5 см с выраженной центральной жилкой коричневого или ярко-зеленого цвета и хорошо развитые ползучие корневища. Известна форма с листьями красновато-коричневого цвета (спес. «Reddish») длиной до 8 см и шириной около 5 мм. Достигая поверхности воды, растение образует воздушные побеги.

Гигрофила многосеменная (*H. polysperma* Anderson) известна у аквариумистов под названием «индийская звездочка». Это длинностебельное укореняющееся растение с овальными супротивными светло-зелеными листьями.

Полиморфный земноводный вид – гигрофила разнолистная (*H. difformis* Blume). Она способна образовывать плавающие водные и укореняющиеся наземные формы. От условий освещения зависит размер и изменяется характер листовой пластинки в воде – от цельной до перистораздельной. При умеренном освещении формируются небольшие овальные листья, при ярком освещении размер листьев значительно увеличивается, они приобретают красивую резную форму.

Семейство ХВОСТНИКОВЫЕ – HIPPURIDACEAE Link

К семейству относится только один род – **водяная сосенка**, или **хвостник** (*Hippuris*). На территории России известны четыре вида хвостника: обыкновенный (*H. vulgaris* L.), четырехлистный (*H. tetraphylla* L.), ланцетный (*H. x lanceolata* Retz.) – гибридного происхождения от предыдущих видов, горный (*H. montana* Ledeb.) Последний встречается по мшистым берегам ручьев и небольших водоемов в низовьях Амура, представляет собой очень низкорослое растение (1–10 см).

Самое широкое распространение имеет хвостник обыкновенный. Он встречается в Арктике, в европейской части, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Это полиморфный земноводный многолетник с членистым, полым, простым стеблем высотой до 90 см. Нижняя часть растения, погруженная в воду, дает многочисленные корни, укореняющиеся в грунте. Часто растение развивается на заболачивающихся низинах, на мелководьях до глубины 30–40 см, хотя известны его находки с глубин 1,5–2 м. Верхняя часть растения представляет собой побеги, поднимающиеся над водной поверхностью. Надводные листья линейные или ланцетно-линейные, цельнокрайние, заостренные, собраны мутовками по 4–14, отходят от стебля горизонтально. Подводные листья более нежные, мягкие, отогнутые вниз или даже прижатые к стеблю (рис. 81 А). Цветки мелкие, зеленоватые, сидячие, расположенные в пазухах листьев по одному. Плод – яйцевидная костянка. Растения, развивающиеся под водой, не цветут, а

размножаются образующимися на корневище почками. Встречается по озерам, старицам, прудам, тихим речкам, вдоль берегов.

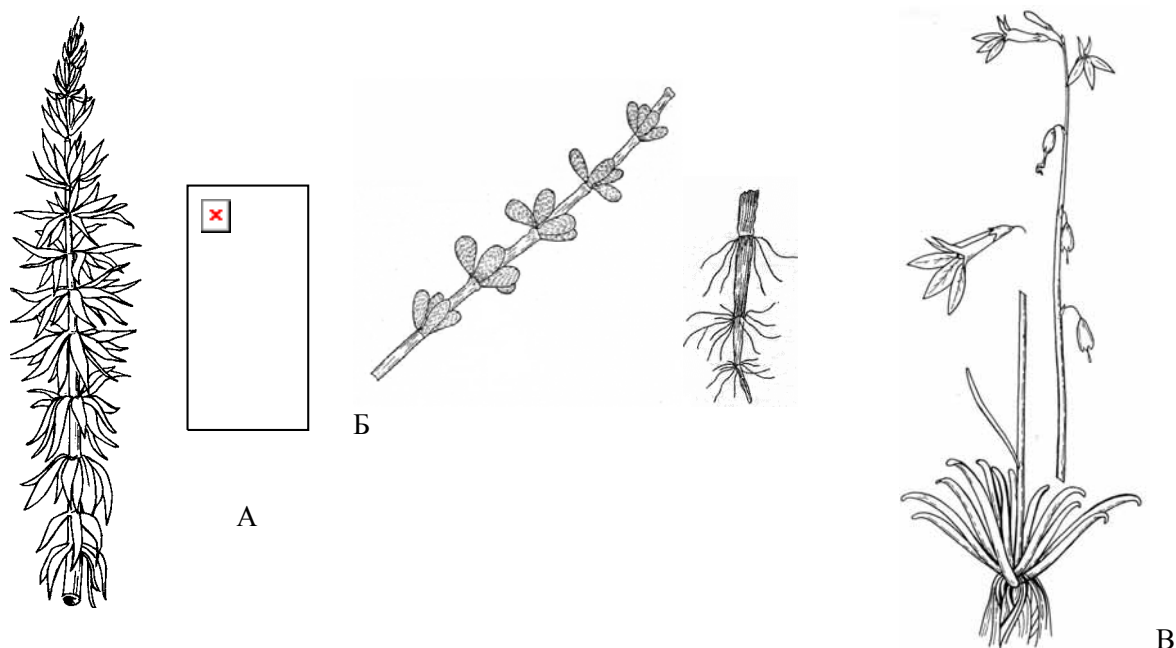


Рис. 81. А – хвостник обыкновенный; Б – хвостник четырехлистый [по: *Определитель растений Приморья*, 1966]; В – лобелия Дортманна [по: *Губанов и др.*, 1982]

Хвостник четырехлистый обитает на морских побережьях в верхней полосе прилива, в протоках с солонцеватой водой, на болотах, в озерах, устьях рек, по илистым отмелям. Это земноводное многолетнее растение с простыми членистыми побегами высотой до 35 см, с мелкими (4–10 мм) надводными обратнойцевидными листьями, расположенными по 4(5) в расставленных мутовках (рис. 81 Б). Междоузлия длиной до 14 см. Подводные листья 3–5 см в длину, слегка отогнуты вниз.

Порядок КОЛОКОЛЬЧИКОВЫЕ – CAMPANULALES
Семейство ЛОБЕЛИЕВЫЕ – LOBELIACEAE R.Br.

Семейство содержит водные растения, относящиеся к одному роду **лобелия** (*Lobelia*), названному в честь нидерландского ботаника Матиаса Лобеля (1538–1616). На Дальнем Востоке и в Сибири встречается лобелия сидячелистная (*L. sessilifolia* Lamb.). В Северной Америке, Скандинавии, Атлантической, Средней и Восточной Европе встречается лобелия Дортманна (*L. dortmannia* L.). Это реликтовый, по происхождению бореальный амфиатлантический океанический вид, находящийся на грани исчезновения, включенный в Красную книгу Российской Федерации, охраняемое растение Беларуси, Литвы, Латвии, Польши.

Лобелия Дортманна – многолетнее водное растение с мочковатой корневой системой и розеткой прикорневых листьев, расположенных под водой (рис. 81 В). Листья мясистые, линейные, тупые, с отогнутыми книзу верхушками, цельнокрайние, внутри полые и разделенные двумя удлинненными перегородками. Цветоносы прямостоячие, высотой 40–80 см, выступают над водой во время цветения и плодоношения, голые, в нижней части имеют несколько чешуевидных листочков. Цветки зигоморфные, двугубые, на поникающих цветоножках в пазухах коротких прицветников, собраны в рыхлую однобокую кисть. Венчик колокольчатый, голубовато-белый. Плод – сухая продолговатая двустворчатая коробочка. Семена мелкие, удлинненно-бугристые. Цветение в конце июля – августе, плодоношение в августе. Это декоративное и лекарственное

растение, пригодное для аквакультуры и декоративного цветоводства, разводится аквариумистами. Растение ядовито. Вид конкурентно не стойкий. Растение обитает на галечном и песчаном грунте, в олиготрофных озерах, обычно на глубине 10–40 см.

Порядок АСТРОВЫЕ – ASTERALES
Семейство СЛОЖНОЦВЕТНЫЕ, или АСТРОВЫЕ – ASTERACEAE Dumort.

В мировой флоре это семейство содержит 24 рода и 56 видов водных растений. На территории России типично водных видов растений нет, а в состав гигромезофитов и мезофитов входит 41 вид из 14 родов. Наибольшее число видов содержат роды **чихотник** (*Ptarmica*) и **крестовник** (*Senecio*) – по 6 таксонов, преимущественно голарктические, евразийские виды (рис. 82 А, Б). К видам, имеющим узкий ареал, относятся чихотник крупноголовый и заостренный (*P. macrocephala* (Rupr.) Kom., *P. acuminata* Ledeb.) с Дальнего Востока и крестовник Литвинова (*S. litvinovii* Schichk.) из Приморья.



Рис. 82. А – чихотник Птармика; Б – крестовник приречный; В – посконник конопляный [по: Губанов и др., 1982]

Род **череда** (*Bidens*) в нашей флоре содержит 5 видов. Название рода произошло от латинских слов *bis* – «дважды» и *dens* – «зуб» по числу осей на семянках. По берегам рек, озер и болот распространены 3 широкоареальные виды череды: трехраздельная (*B. tripartita* L.) – плурирегиональный, поникшая (*B. cernua* L.) – голарктический вид и лучистая (*B. radiata* Thuill.) – евразийский вид. Череда Максимовича (*B. maximowicziana* Oetting.) встречается в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Череда олиственная (*B. frondosa* L.) – заносный североамериканский вид. Этот однолетник проник в Европу в XIII в. и долгое время произрастал только в ботанических садах. В конце XIX века растение стало дичать и во второй половине XX века массово распространилось на Дальнем Востоке и по всему Европейскому континенту. Инвазия вида проявилась в 80–90-е гг. в Волжском бассейне, растение активно распространилось на побережьях Волгоградского, Саратовского, Куйбышевского, Чебоксарского, Горьковского и Ивановского водохранилищ. Это гидро-, зоо- и антропохорное растение, оно расширило границы своего ареала по нарушенным местообитаниям и обсыхающим мелководьям прибрежной зоны естественных и особенно искусственных водоемов. Часто оно занимает экологическую нишу аборигенного вида – череды трехраздельной (*Bidens tripartita* L., рис. 83 А). В связи с этим актуально изучение фенологии, семенной продуктивности и конкурентности этого заносного растения в условиях природных и антропогенных экосистем.

Черда олиственная (рис. 83 Б) стала не только достаточно массовым растением с высокой жизнеспособностью и обильным плодоношением, но и видом с очень высокой гибридогенной активностью. Особенно широко распространенным и обильным в настоящее время стал гибрид *Bidens frondosa* с *B. tripartita* L. (= *B. x garumnae* Jeanjean et Debray). Известны три ростовые формы этого однолетника, которые, вероятно, связаны с разными сроками прорастания семян – летние, позднелетние и осенние, развивающиеся из семян, проросших в конце лета. Они представляют собой почти расплывающиеся растения, остающиеся зелеными до конца октября. Известны и другие гибриды рода *Bidens* [Папченков, 2006].



Рис. 83. А – черда трехраздельная; Б – черда олиственная; В – сушеница топяная [по: Губанов и др., 1982]

Род **сушеница** (*Gnaphalium*) на территории России включает 5 гигрофильных видов. Название рода произошло от слова *gnafallon*, что значит «войлок», из-за мягкого опушения побегов растений. На песчаных отмелях, окраина болот и берегах рек распространены такие широкоареальные виды, как сушеница русская, топяная (рис. 83 В), клубковая (*G. rossicum* Kirp., *G. uliginosum* L., *G. pilulare* Walenb.). География сушеницы маньчжурской и байкальской (*G. mandchuricum* Kirp., *G. baicalense* Kirp.) связана с Дальним Востоком и Восточной Сибирью.

Род **белокопытник** (*Petasites*) в нашей флоре представляют 4 вида. По 2 вида содержат роды **пепельник** (*Tephroses*), **бодяк** (*Cirsium*), **девясил** (*Inula*), **блошница** (*Pulicaria*) и **бузульник** (*Ligularia*) (рис. 84). В прибрежных биотопах России 4 рода сложноцветных включают по одному таксону. Это **осот** болотный (*Sonchus palustris* L.) – растение с евразийским ареалом и европейский вид **посконник** коноплянный (*Eupatorium cannabinum* L., рис. 82 В). Эндемичным видом Дальнего Востока является однолетник илистых и песчаных отмелей и затопляемых берегов – **симфилокарпус** тощий (*Symphyllocarpus exilis* Maxim.), к заносному виду в этом районе относится другое однолетнее растение – **ладонник** коронопусолистный (*Cotula coronopifolia* L.), обитающее на морских берегах и по иловатым болотистым низинам.

Большинство прибрежных видов растений семейства сложноцветных не являются ценозообразователями. С невысоким обилием они встречаются среди тростниковых и кустарниковых зарослей, а также на осоково-разнотравных лугах. Виды череды играют существенную роль в синантропных ценозах на заболоченных участках лугов и в прибрежных зонах водоемов.

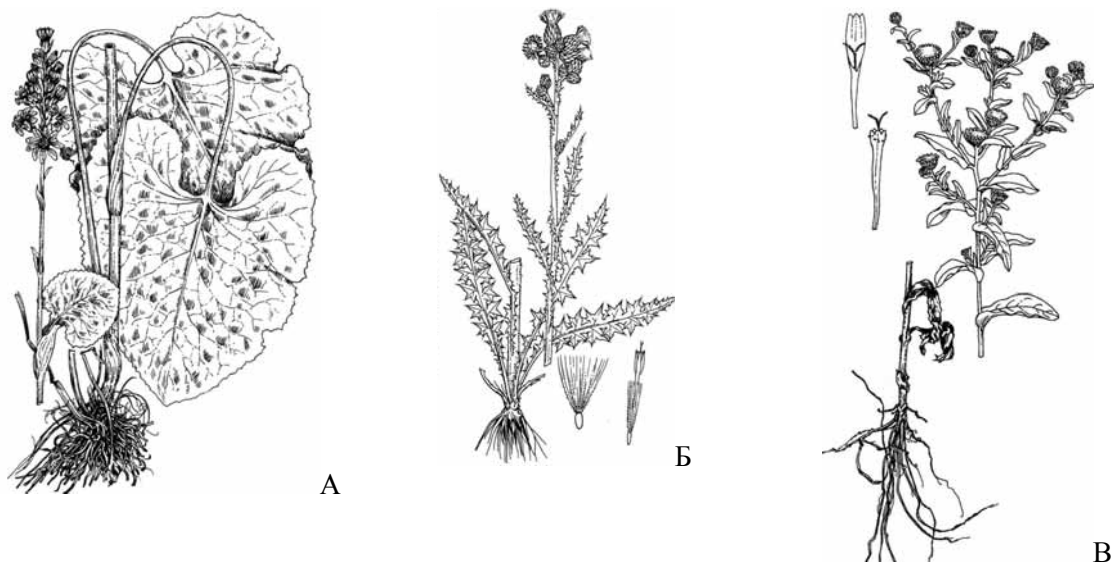


Рис. 84. А – бузульник сибирский; Б – бодяк болотный, В – блошница обыкновенная [по: Губанов и др., 1982]

Многие гигрофильные сложноцветные имеют ресурсную значимость. Бузульник сибирский (*Ligularia sibirica* (L.) Cass., рис. 84 А), череда трехраздельная, череда поникшая – ценные лекарственные растения. Урожайность череды при культуре в специализированных хозяйствах составляет до 12 ц/га. В официальной медицине применяют настой череды трехраздельной как потогонное и мочегонное средство, а также для детей при диатезах, в виде ванн оказывающих антиаллергическое действие. Лекарственные свойства имеет настой сушеницы болотной, используемый как сосудорасширяющее средство, а также наружно при труднозаживающих ранах и язвах.

Блошница обыкновенная (*Pulicaria vulgaris* Gaertn.) обладает инсектицидными свойствами (рис. 84 В). Посконник конопляный и крестовник приречный (*S. fluviatilis* Wallr.) – ядовитые растения.



Рис. 85 А – белокопытник холодный; Б – девясил британский; В – осот болотный [по: Губанов и др., 1982]

К хорошим медоносам относятся бодяк болотный (*Cirsium palustre* (L.) Scop., рис. 84 Б), белокопытник холодный (*Petasites frigidus* (L.) Fries.) Reichenb., рис. 85 А), бодяк щетинистый (*C. setosum* (Willd.) Bess.), девясил британский (*Inula britannica* L., рис. 85 Б), крестовник татарский (*Senecio tataricus* Less.), осот болотный (*Sonchus palustris* L., рис. 85 В).

А.Л. Тахтаджян

Класс Однодольные, или Лилиопсиды – LILIOPSIDA
Подкласс Алисматиды (ALISMATIDAE)

Алисматиды – самый немногочисленный подкласс однодольных. Хотя в него входит 14 семейств, число видов едва ли превышает 475. Все представители этого подкласса – водные или болотные травы. Многие из них произрастают на болотах или по берегам озер, медленно текущих рек, и их фотосинтезирующие органы нормально развиваются над водой. У этих растений, например у сусака (*Butomus umbellatus*) или у видов частухи (*Alisma*), в воде находятся только корни и нижняя часть стебля, а листья и цветки возвышаются над водой. Некоторые алисматиды приспособились к жизни на поверхности воды, как плавающие растения. Примером могут служить водокрас обыкновенный (*Hydrocharis morsus-ranae*) или рдест плавающий (*Potamogeton natans*). Многие другие алисматиды приспособились к подводному образу жизни, причем не только в пресных бассейнах, но и в морях. Примером могут служить валлиснерия (*Vallisneria*), телорез (*Stratiotes*), дзанникеллия (*Zannichellia*), взморник (*Zostera*) и наяда (*Najas*). У дзанникеллии, взморника и наяды цветение, опыление и оплодотворение происходит в воде.

Алисматиды имеют много общего с порядком нимфейных (*Nymphaeales*) из двудольных и обладают рядом примитивных признаков, особенно в строении гинецея. У подавляющего большинства алисматид гинецей типично апокарпный, причем наиболее примитивные их представители, например сусак обыкновенный, имеют примитивные кондупликатные (т. е. как бы сложенные вдоль средней жилки) плодолистики с примитивным избегающим рыльцем. Кроме того, у наиболее примитивных алисматид, в том числе у сусака, семязачатки расположены почти по всей внутренней поверхности плодолистика (ламинально-диффузная плацентация). Такая же плацентация характерна для семейства нимфейных. Пыльцевые зерна у некоторых алисматид, например у сусака, с одной дистальной бороздой. Сосуды у алисматид отсутствуют или имеются только в корнях, а корневища, стебли и листья содержат лишь трахеиды. Так как есть все основания считать, что сосуды у однодольных произошли независимо от двудольных, причем возникли сначала в корнях и лишь после этого в других органах, то наличие сосудов только в корнях (а тем более их отсутствие) следует считать примитивной чертой. В то же время по ряду других признаков алисматиды в эволюционном отношении довольно подвинуты?. Это особенно ярко проявляется в строении семян, которые совершенно лишены эндосперма, и в возрастающем (в некоторых случаях далеко зашедшем) приспособлении к водному образу жизни. Другими словами, алисматиды очень гетеробатмичны, т. е. представляют как бы мозаику признаков разной степени эволюционного развития – от очень примитивных до высокоспециализированных. В прошлом некоторые ботаники считали, что эта группа дала начало всем остальным однодольным. В настоящее время эту точку зрения никто не отстаивает и алисматиды рассматриваются как древняя боковая ветвь родословного древа однодольных. Однако из всех трех подклассов однодольных алисматиды все же, вероятно, наиболее близки к гипотетическим вымершим первичным однодольным, а также к современному порядку нимфейных. В подклассе алисматиды два порядка, объединяемых в один надпорядок.

Жизнь растений. – М., 1982. Т. 6. С. 7–8.

Класс ОДНОДОЛЬНЫЕ, или ЛИЛИОПСИДЫ – LILIOPSIDA
Подкласс АЛИСМАТИДЫ (ALISMATIDAE)

Порядок ЧАСТУХОВЫЕ – ALISMATALES
Семейство СУСАКОВЫЕ – BUTOMACEAE Rich.

К семейству относится один род **сусак** (*Butomus*), включающий два вида. Название рода от греческих слов *bus* – «бык» и *tomnei* – «резать».

Сусак зонтичный (*Butomus umbellatus* L.) – евроазиатский, плюризональный вид. Широко распространен в Европе и внетропических областях Азии, исключая Арктику, север таежной зоны и высокогорья свыше 1000 м над уровнем моря. В настоящее время натурализовался на юго-востоке Канады и северо-востоке США.



Рис. 86. Сусак зонтичный
[по: Жизнь растений, 1982]

Это короткорневищный малолетник вегетативного происхождения. Образует два типа побегов – моноподиально нарастающие розеточные вегетативные (корневища) и цветоносные боковые пазушные однолетние побеги (рис. 86). Корневища плагиотропные (или почти горизонтальные), 1,5–2 см в диаметре, несколько уплощенные в дорзивентральном направлении. На нижней стороне они несут многочисленные корни. На верхней стороне располагаются в два дорзилатеральных ряда зеленые, линейные, внизу трехгранные, желобчатые, при основании влагалищные листья длиной 50–150 см. В верхней своей части листья плоские, шириной от 3 до 10 мм. Цветоносы безлистные, цилиндрические, до 150 см высоты, несут ложный зонтик – соцветие, состоящее из одного верхушечного цветка и трех самостоятельных соцветий – извилин. Последние выходят из пазух прицветников и нередко также разветвлены. В соцветии от 10 до 32 цветков, редко до 50. Цветки до 2,5 см в диаметре; чашелистики красновато-фиолетовые, венчик из розовых или белых лепестков, рыльца изогнутые. Опыляются мухами, жуками, пчелами и другими мелкими перепончатокрылыми насекомыми. Цветение в июне – июле, плодоношение в июле – августе. Плод – многолистовка. Плоды хорошо плавают, переносятся ветром и течением. Salisbury (1942) отмечает, что на северной границе географического распространения вид стерилен и его развитие зависит от вегетативного размножения. Для сусака зонтичного отмечено явление вивипарии, т.е. наличие луковичек, замещающих в соцветии цветки [Lohammar, 1954;

Jans, 1989]. По данным ряда зарубежных ученых, существуют как диплоидные, так и триплоидные популяции этого растения. Причем последние чаще встречаются в регионах с теплым климатом и приурочены к затопляемым речным долинам с щелочными и щелочно-богатыми почвами [Hroudova, Zakravsky, 1993; Krahulcova, Jarolimova, 1993].

Растение имеет лекарственное, пищевое, медоносное и декоративное значение. Листья идут на плетение матов, циновок, корзиночек и т.п. Надземная часть растений домашним скотом не поедается, но траву едят кролики и олени, а корневища – свинья, ондатра и нутрия. Корневища содержат до 66% крахмала и сахара, 14% белка. На Кавказе, Нижней Волге и в Якутии они употребляются в пищу в жареном и печеном виде. Листья содержат аскорбиновую кислоту. В народной медицине сок листьев используют при лишаях, отвары корневища – как слабительное, мочегонное и противодиарейное средство.

Во флоре России встречается также сусак ситничковый (*B. junceus* Turcz.). Его цветоносные стебли около 50 см высоты. Цветки до 1,5 см в диаметре, рыльца прямые. Листья сине-зеленые, прямостоячие, торчащие вверх, узколинейные, до 3 мм шириной. Обитает на болотистых берегах рек, озер и солонцеватых водоемов.

Семейство ЛИМНОХАРИСОВЫЕ – LIMNOCHARITACEAE Takht. ex Gronquist

Это семейство содержит 4 рода и 14 видов, которые в естественной флоре России не представлены. Это исключительно тропические водные и болотные травы.

В тропиках Африки, Азии и Австралии встречается тенагохарис широколистный (*Tenagocharis latifolia* (D. Don) Buchen.). В тропической Америке распространены роды лимнохарис, гидроклейс и остения. Представители последних перечисленных родов имеют длинные плавающие разветвленные стебли. Нередко побеги стелятся по илистой почве и укореняются в узлах. Стебли и их ветви могут обрываться и продолжать свое развитие в свободно плавающем состоянии.

Все лимнохарисовые с обоеполюми актиноморфными цветками, состоящими из трех зеленых, остающихся при плодах чашелистиков и 3 чередующихся с ними лепестков желтой и белой окраски. Тычинок, расположенных в нескольких кругах, от 9 до множества. Пыльники у всех родов двухгнездные с шаровидными безапелтурными или 3–4-поровыми пыльцевыми зернами. Гинецей из свободных или немного сросшихся у основания плодolistиков, число которых варьирует в разных родах от 3 до 20. Цветки опыляются разными насекомыми или самоопыляются. Плод – многолистовка. Семена обладают плавучестью и разносятся водными потоками или распространяются экзозохорно: на шерсти животных или перьях водоплавающих птиц.

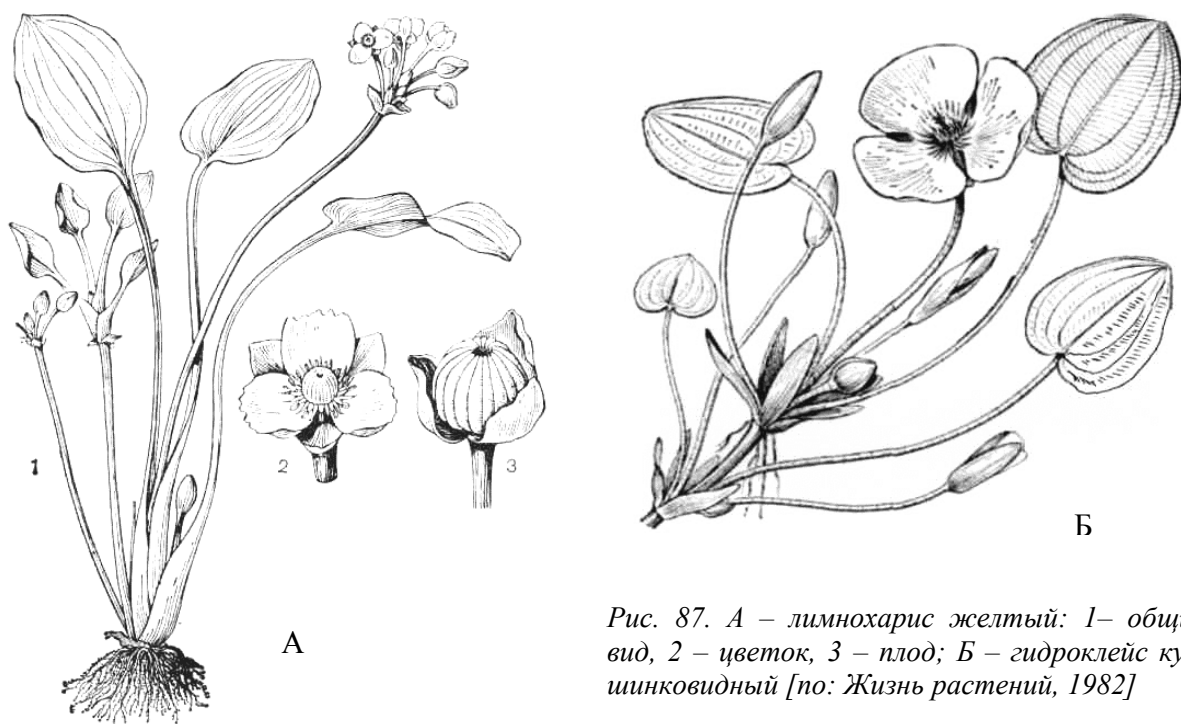


Рис. 87. А – лимнохарис желтый: 1 – общий вид, 2 – цветок, 3 – плод; Б – гидроклейс кувшинковидный [по: Жизнь растений, 1982]

Лимнохарис желтый (*Limnocharis flava* (L.) Buchenau) в постоянно влажных условиях обитания – многолетнее растение, в эфемерных водоемах и местах, с преобладанием сухих сезонов – однолетник. Растение несет розетку крупных листьев и зонтикообразных соцветий, выходящих из пазух листьев. Вид интродуцирован и натурализовался в Юго-Восточной Азии и Индии. Декоративное растение аквариумов и бассейнов. Сочные листья в Южной Америке и Южной Азии используют в качестве ценного салатного растения (рис 87 А), на о. Суматра – в качестве корма для свиней и крупного рогатого скота.

В парках и ботанических садах культивируют **гидроклейс** кувшинковидный (*Hydrocleis nymphoides* (Willd.) Buchenau), который нередко называют водяным маком из-за крупных ярко-желтых цветков, напоминающих полярные маки (рис 87 Б). Этот вид образует наземную и водную форму. У погруженных в воду растений собранные в розетку листья имеют линейную форму, а плавающие разделены на черешок и широкояйцевидную пластинку с сердцевидным основанием. Плавающие ветви заканчиваются пучками укороченных побегов с несколькими листьями и выходящим из пазухи одного из них крупным одиночным цветком диаметром 4–5 см, всегда возвышающимся над поверхностью воды. Растение культивируют как декоративное в оранжереях и крупных аквариумах.

СЕМЕЙСТВО ЧАСТУХОВЫЕ – ALISMATACEAE Vent.

Семейство включает 14 родов и около 100 влаголюбивых видов, которые представлены более в северном полушарии, чем в южном.

Среди частуховых встречаются многолетние, малолетние (вегетативные малолетники) и однолетние растения. Многие виды могут расти как по берегам водоемов, так и в воде. Для земноводных представителей семейства свойственна разнолистность. Их линейные подводные листья не дифференцированы на черешки и листовые пластинки, с параллельным жилкованием. Воздушные листья разнообразной формы, с дуговидно-кривобежным жилкованием, причем основные жилки соединяются поперечными ана-

стомозами. Основания черешков часто расширены в короткие свободные влагалища, в пазухах которых обычно имеются мелкие внутривлагалищные чешуйки с железками, выделяющими слизистый секрет. Цветки частуховых всегда актиноморфные, обоепо-
 лые, реже однополые, в кистевидных или метелкообразных соцветиях, почти всегда



Рис. 88. А – лурониум плавающий; Б – раналисма длинноносиковая: 1 – общий вид, 2 – цветок [по: Жизнь растений, 1982]; В – эхинодорус лопатолистный [по: Цирлинг, 1991]

возвышаются над поверхностью. В узлах соцветий находятся видоизмененные чешуевидные листья и прицветники. Только у лурониума плавающего (*Luronium natans* (L.) Raf.), растущего на мелководьях озер и рек, соцветия несут в узлах нормально развитые плавающие листья, а цветки возвышаются над поверхностью, производя впечатление одиночных, а не собранных в соцветие (рис. 88 А). Почти все частуховые опыляются насекомыми, а отчасти улитками, не исключено опыление ветром. Плодики многих видов имеют подэпидермальную воздухоносную ткань, обеспечивающую их длительную плавучесть на поверхности воды. Гидрохория дополняется анемохорией и зоохорией.



Рис. 89. А – частуха подорожниковая; Б – частуха Валенберга; В – звездоплодник многосемянной [по: Жизнь растений, 1982]

Виды наиболее крупных родов – **стрелолист** (*Sagittaria*) и **эхинодорус** (*Echinodorus*) – особенно многочисленны в Америке. Это преимущественно малолетние розеткообразующие особи с цветоносными стеблями. Однолетним растением является раналисма низкая (*Ranalisma humile* (Rich. ex Kunth) Hutch.), достигающая всего 2–7 см в высоту. Это единственное в семействе растение с одиночными цветками. Листья имеют 1–2 основных жилки, не считая средней (рис. 88 Б).

Южноамериканское растение эхинодорус лопатолистный (*Echinodorus palaefolius* (Nees et Mart.) Macbr.) образует водную форму высотой до 30 см и наземную, достигающую метровой высоты. Подводные листья узкие ланцетовидные, их окраска может меняться от темно-зеленой до коричневой. Воздушные листья по форме овальные, близкие к ромбическим, с хорошо выраженными жилками (рис. 88 В).

На территории России семейство частуховые представляют 16 видов из 4 родов (частуха, стрелолист, кальдезия и звездоплодник).

Самый распространенный род – **частуха** (*Alisma*). Название рода от греческого *als* – «соленая вода». Род содержит 8 видов, обитающих на сырых берегах, у воды и в разнотипных водоемах. Виды растений имеют различное географическое распространение, от узколокальных эндемиков до широкоареальных. Подробная информация о роде (в пределах бывшего СССР) представлена ниже на хрестоматийной странице.

Название рода **стрелолист** (*Sagittaria*) произошло от латинского слова *sagitta* – стрела, что объясняется формой надводных листьев у широко распространенного евроазиатского вида стрелолиста стрелолистного (*S. sagittifolia* L., рис. 90А). Но стреловидные листья характерны не для всех видов. Так, тропический афро-азиатский вид – стрелолист цепкоплодный (*S. lappula* D. Don) – имеет листовые пластинки сердцевидной формы (рис. 90 Б.), а североамериканский стрелолист вальковатый (*S. teres* S. Watson) – цилиндрические, бесчерешковые листья. При этом первый вид формирует только плавающие на поверхности воды листья, а второй – погруженные.

Н.Н. Цвелев

О роде *Частуха* (*Alisma* L.) в СССР

После обработки рода *Alisma* L. во «Флоре СССР» С. В. Юзепчуком (1934) этот род очень основательно изучался в мировом объеме Бьёркквистом. В результате критического пересмотра материала, хранящегося в Гербарии Ботанического института АН СССР (LE), нами лишь несколько уточнено распространение отмеченных ранее для СССР 6 видов этого рода.

1. *A. plantago-aquatica* L. Встречается почти по всей территории СССР, отсутствуя лишь в Арктике и на большей части Дальнего Востока, где известен только из бассейна р. Зеи, а также на Камчатке и Сахалине (быть может, в качестве адвентивного растения).

2. *A. orientale* (Sam.) Juz. Встречается на юге Дальнего Востока (включая Сахалин), на севере доходя до низовьев Амура. От предыдущего вида отличается не только более мелкими цветками и пыльниками, но и строением в среднем более мелких плодиков, боковые стороны которых почти перепончатые, полупрозрачные и внезапно утолщаются близ спинки плодика.

3. *A. lanceolatum* With. Распространен на юге европейской части СССР (но, встречаясь очень спорадично, доходит до юга Литвы и Верхней Волги), на Кавказе и в Средней Азии. Основным отличием этого вида от всех других видов *Alisma* флоры СССР является строение семян, оболочка которых не гладкая, а густо покрытая поперечными рядами бугорков. Кроме того, в отличие от всех видов этого рода флоры СССР, кроме *A. canaliculatum* (у которого $2n=42$), имеет $2n$, равное 26 или 28, а не 14. От *A. plantago-aquatica* легко отличается еще строением плодиков, боковые стороны которых не тонкокожистые, а перепончатые и внезапно переходящие в кожистую спинную часть плодика. По строению семян заметно приближается к видам рода *Damasonium* Mill и, быть может, даже является межродовым гибридом со значительным доминированием признаков рода *Alisma*. Во всяком случае, несмотря на тетраплоидное хромосомное число, гибридом между другими современными видами *Alisma* он быть никак не может.

4. *A. canaliculatum* A. Br. et Bouche. Приводится В.Н. Ворошиловым для Курильских островов (о. Кунашир). По форме листьев сходен с *A. lanceolatum*, но имеет чисто-белые лепестки и кожистоперепончатые по бокам плодики с сильно утолщенным и выступающим в виде бугра основанием стилодия.

5. *A. gramineum* Lej. (= *A. gramineum* C. C. Gmel.; = *A. loeselii* Gorski; = *A. arcuatum* Michal.). Встречается в европейской части СССР (в том числе в Северном Крыму), доходя на севере до Финского залива и Верхней Волги (имеется еще изолированное местонахождение в устье Онеги), в Предкавказье, Средней Азии и на юге Сибири, доходя на востоке до Центральной Якутии и Забайкалья (а за пределами СССР до окр. г. Хайлар в Китае). Встречается в двух формах: наземной – с ланцетными листовыми пластинками и подводной – с линейными листьями и почти перепончатыми по бокам плодиками, причем в северной части ареала подводная форма встречается даже чаще наземной, а в южной значительно преобладает наземная форма. Очень своеобразна и, возможно, даже относится к особому подвиду карликовая эфемероподобная форма этого вида из песков Казахстана и Нижней Волги. По очень мелким экземплярам этого вида был ошибочно указан для Белоруссии вид другого рода сем. *Alismataceae* – *Baldellia ranunculoides* (L.) Raf., по-видимому нигде в СССР не встречающийся. Кроме очень коротких, крючковидно изогнутых стилодиев для *Alisma gramineum* характерны мелкие (0.3–0.6 мм дл.) пыльники.

6. *A. wahlenbergii* (Sam.) Juz. Эндемик северного побережья Балтийского моря, известный в СССР только на побережье Финского залива между Выборгом и Ленинградом. Имеет только подводную форму с линейными, более узкими, чем у предыдущего вида, листьями. От подводной формы предыдущего вида отличается изогнутым книзу и обычно погруженным в песок соцветием с облигатно клейстогамными цветками и более мелкими плодиками, имеющими почти целиком перепончатую оболочку.

Мы считаем целесообразным дать бинарные названия еще двум, вероятно гибридогенным, таксонам. Один из них встречается в изобилии на побережье Финского залива в пределах Ленинградской обл., а также по берегам более крупных озер Карелии и Псковской обл. За пределами СССР он, по-видимому, обычен по северному побережью Балтийского моря, но, как и *A. wahlenbergii*, отсутствует на его южном берегу и в республиках Прибалтики. Многими авторами он определялся как «*A. lanceolatum*» и действительно по строению листьев неотличим от этого вида. Род *Alisma* в пределах Ленинградской обл. очень обстоятельно исследовался Л. А. Александровой (1967), которая пришла к выводу, что *A. lanceolatum* из Ленинградской обл. достаточно четко отличается от обычного здесь *A. plantago-aquatica*, но имеет $2n=14$, а не $2n=26, 28$, как типичный *A. lanceolatum*. По строению плодиков ленинградские популяции «*A. Lanceolatum*» также совершенно отличаются от типичного *A. lanceolatum*, но вполне сходны с *A. plantago-aquatica*. Тем не менее мы не считаем возможным принять их только за водную форму последнего вида, так как *A. plantago-aquatica* в других районах, даже обитая в воде, не дает таких узких, постепенно суженных к основанию листьев. Нам представляется очень вероятным, что ленинградские популяции «*A. lanceolatum*» являются результатом интрогрессивной гибридизации *A. plantago-aquatica* × *A. gramineum*. Образовавшиеся гибриды стабилизировались в результате дополнительной интрогрессии генов *A. plantago-aquatica* при повторных скрещиваниях с последним видом, но без удвоения числа хромосом. Отметим, что полученные Бьёркквистом [Bjorkqvist, 1968] гибриды *A. plantago-aquatica* × *A. gramineum* имели $2n=14$, как и их родительские виды. Гибридогенный таксон мы называем в честь автора обработки рода *Alisma* во «Флоре СССР» – С. В. Юзепчука.

Alisma × *juzepczukii* Tzvel. sp, hybr. nov. (*A. plantago-aquatica* × *A. gramineum* × *A. plantago-aquatica*). – Haec species speciei *A. plantago-aquatica* L. valde similis, sed foliorum laminis lanceolatis, prope basin sensim angustatis differt.

Т у р u s: Prov. Leningrad, isthmus Karelicus, ad littorem sinus Fennici inter pag. Ozerki et Luzhki, 10 VIII 1975, n° 80, N. Tzvelev (LE).

Habitat ad littora maris Baltici et lacuum majorum in prov. Leningrad, Pskov et Karelia.

Другая, по-видимому также гибридогенная, форма *Alisma* обнаружена нами среди гербарного материала из Оренбургской обл. и Зап. Сибири. Это небольшие (10–30 см выс.) экземпляры, по строению листьев вполне сходные с *A. plantago-aquatica*, но имеющие мелкие (1.5–2 мм дл.) плодики с характерным для *A. gramineum* коротким и крючковидно согнутым стилодием, а также с недоразвитыми пыльниками 0.2–0.3 мм дл. Мы предполагаем, что эти экземпляры являются гибридами того же происхождения, что и *A. juzepczukii*, но значительно более уклоняющимися к *A. gramineum*, чем к *A. plantago-aquatica*. Экземпляры со зрелыми плодами в Гербарии Ботанического института АН СССР отсутствуют, но по всегда недоразвитым пыльникам можно предположить, что эти гибриды или стерильны, или облигатно клейстогамны. Тем не менее они заслуживают бинарного названия, которое мы даем в честь монографа рода – И. Бьёркквиста. – *Alisma* × *bjorkqvistii* Tzvel. sp. hybr. nov. (*A. plantago-aquatica* × *A. gramineum*). – Haec hybrida speciei *A. gramineum* Lej. valde similis, sed foliorum laminis ovatis, prope basin rotundatis vel leviter cordatis differt.

Typus: Prov. Orenburg, in valle fl. Buzuluk, 25 VI 1914, n° 284, D. Janishevski (LE).

Паратипы (paratypi). Оренбургская обл., долина р. Бузулук, 6 VI 1914, n° 73, Д. Янишевский; Илекский р-н, долина р. Урал, между пос. Илек и Ямалом, 27 VI 1928, Б. Федченко и А. Борисова; на болотистом лугу левого берега р. Туры у г. Тюмень, 2 VIII 1915, n° 41, С. Мамеев; п. Тюменский, сел. Бочандинское, болотце в лесу, 20 VI 1916, Б. Городков.

Новости систематики. 1978. Т. 15. С. 14–17.

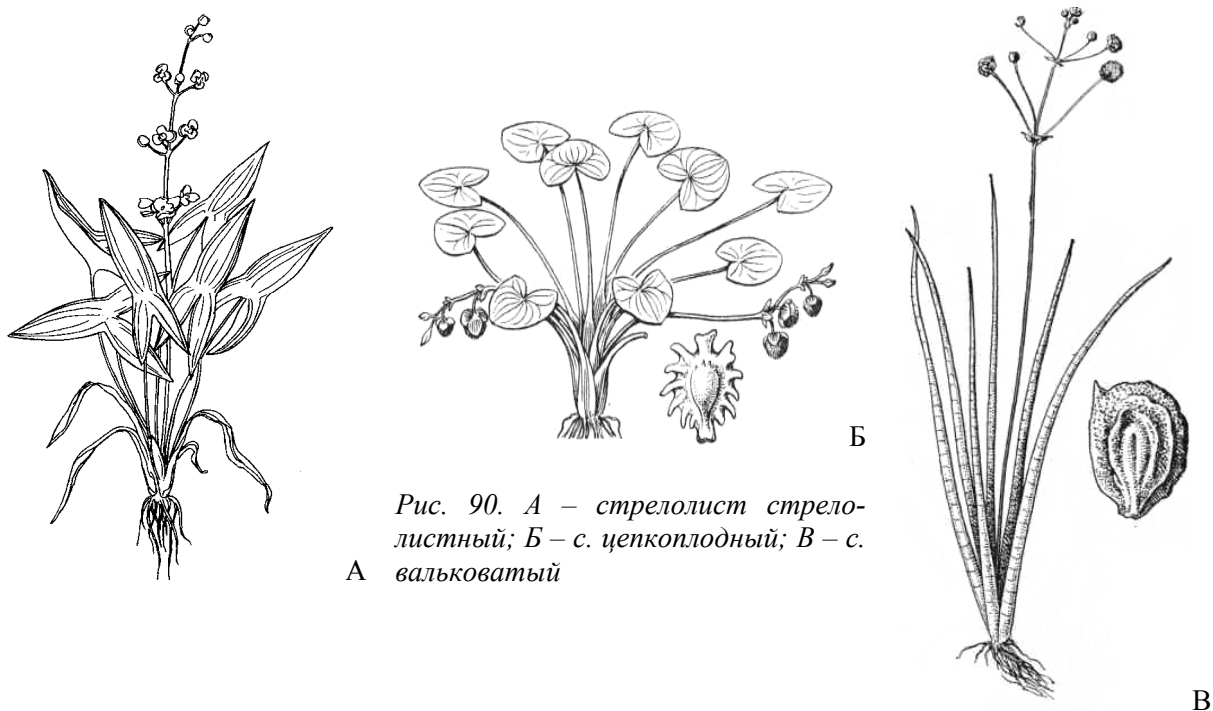


Рис. 90. А – стрелолист стрелолистный; Б – с. цепкоплодный; В – с. вальковатый

Во флоре России род стрелолист содержит 4 вида. Три из них с евроазиатским ареалом – стрелолистный (рис. 90 А), плавающий (*S. natans* Pall.) и трилистный (*S. trifolia* L.). В Приморье встречается стрелолист Агинаси (*S. aginachi* Makino).

Стрелолист обыкновенный, или стрелолистный. Это вегетативно подвижный однолетник с подземными столонно-клубневыми побегами и мочковатой системой придаточных корней. Надземные побеги, полурозеточные, с погруженными, плавающими и воздушными листьями. Листья, собранные в розетку, отличаются большой изменчивостью, их размер сильно варьирует (10–150 см). На глубине от 2 до 5 м формируется стерильная погруженная форма с листовыми пластинками длиной до 1,5 м. Плавающие листья имеют глубоковыемчатую в основании пластинку сердцевидной или яйцевидной формы длиной до 10 см и более слабый тонкий черешок. Растения, выросшие на берегу вне воды, образуют листья стреловидной формы с выдающимися продольными жилками. Лопастей равно листу или несколько длиннее его. Цветки трехлепестковые, собраны мутовками по три в кистеобразные соцветия. Немногочисленные нижние цветки на коротких цветоножках – женские, более многочисленные верхние на более удлиненных цветоножках – мужские. Лепестки белые, у основания темно-фиолетовые. По половой характеристике структуры соцветий это полиморфный вид, за счет модификаций двух нижних мутовок главной кисти по количеству и полу находящихся в них цветков. По мере ухудшения среды обитания наблюдается уменьшение габитуса соцветий, снижается интенсивность их ветвления, исчезновение особей с обоеполами цвет-

ками; увеличение процента растений с тычиночными соцветиями; соотнесение цветков в соцветиях сдвигается в женскую сторону.

Плоды крылатые, почти округлой формы, снабжены воздухоносной тканью, в результате чего легко плавают по воде в течение нескольких недель и даже месяцев, переносясь ею на большие расстояния. Цветение с июня до сентября. Плодоношение в июне – августе. Кроме семенного размножения, стрелолист может размножаться и вегетативным путем за счет формирования в конце июня – начале июля пазушных столонов с апикальными клубнями. Они содержат до 34% крахмала и в печеном виде могут употребляться человеком в пищу. В поджаренном и размолотом состоянии клубни стрелолиста можно использовать в качестве суррогата кофе. Стрелолист является ценным кормом для нутрии, ондатры и водоплавающих птиц.

Растение произрастает по сырым берегам, в стоячих и проточных эвтрофных пресноводных водоемах с песчаными, глинистыми, илистыми отложениями и непостоянным уровнем воды. Растение ядовито.

Стрелолист плавающий – многолетник либо двулетник от 7 до 50 см высотой. Плавающие листья многочисленные, длинночерешковые, заканчиваются продолговатой, заостренной у основания и верхушки пластинкой с тремя ясно заметными жилками. Ширина листовой пластинки около 2–3 см, длина до 8–10 см. Надводные листья по внешнему виду напоминают листья стрелолиста обыкновенного. Соцветие состоит из двух мутовок: нижняя с женскими, верхняя – с мужскими цветками. Цветки немногочисленные, белые, вдвое меньше по размеру, чем у предыдущего вида. Плоды размером до 2 мм, с узкими неровным крыльями. Цветение и плодоношение в июле – августе. Встречается в озерах, старицах со стоячей и медленно текущей пресной или солоноватой водой.

Семейство ВОДОКРАСОВЫЕ – HYDROCHARITACEAE Juss.

Ареал представителей этого семейства: они встречаются в соленых и пресных водоемах Западного и Восточного полушария от тропического до умеренного поясов (Ancibor, 1979; Цвелев, 1982). Это одно из наиболее интересных современных семейств цветковых растений, включающее по данным разных авторов, 14(16)–20 родов, объединяющих 150–200 видов.

В составе семейства погруженные и плавающие растения, главным образом, стоячих и текучих вод. Погруженными укореняющимися пресноводными видами представлены рода бликса (*Blyxa*), нехамандра (*Nechamandra*), валлиснерия (*Vallisneria*), оттелия (*Ottelia*). В морях встречаются виды родов солелюбка (*Halophila*) и талассия (*Thalassia*). В роды эгерия (*Egeria*), элодея (*Elodea*), гидрилла (*Hydrilla* Rich.) и лагаросифон (*Lagarosiphon*) включены погруженные свободноплавающие виды, изредка контактирующие с субстратом. Особи монотипного рода телорез (*Stratiotes*) существуют в виде погруженной и плавающей форм. Виды водокраса (*Hydrocharis*) и лимнобиума (*Limnobium*) представлены растениями, листья которых расположены на поверхности воды [Ancibor, 1979].

Семейство водокрасовые характеризуется широким биоморфологическим разнообразием. Согласно описаниям видов, выполненным Е. Ancibor [1979], в пределах этого семейства можно выделить следующие варианты биоморф: короткорневищные розеточные (виды родов *Ottelia* и *Blyxa*), длиннокорневищно-розеточные травы, у которых побег *n*-го порядка – удлиненное корневище, а боковые – розеточные ассимилирующие (*Thalassia*), столонообразующие розеточно-турионовые (*Stratiotes*, *Hydrocharis*, *Limnobium*) и длиннопобеговые (*Elodea*) растения. Листья у большинства водокрасовых простые, различные по форме и размерам. Для некоторых видов (например, *Ottelia alismoides* (L.) Pers.) свойственна гетерофиллия. Листья, расположенные в воде, обычно

линейные (например, *Ottelia alismoides*, *Vallisneria americana* Michx., *Thalassia testudinum* Banks et Sol. ex K.D. Koenig); плавающие дифференцированы на черешок и листовую пластинку (например, *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Limnobium spongia* (Bosc) Steudel). Размеры листьев также разнообразны: около 1 см у элодеи, до 30–40 см у телореза [Цвелев, 1984]. Корни у представителей *Hydrocharitaceae* адвентивные, неветвящиеся без корневых волосков.

У представителей водокрасовых разнообразны не только вегетативные, но и генеративные органы. У некоторых, например *Bottia cordata* (Wall.) Dandy, обнаружены довольно примитивные черты строения цветков среди однодольных растений: крупные энтомофильные обоеполые цветки с хорошо развитым двойным околоцветником собраны в многоцветковые цимозные соцветия. В роде *Ottelia* есть виды, соцветия у которых также представляют сложную систему симподиев. Мужские соцветия водокраса и телореза представлены малоцветковыми симподиями, а женские редуцированы до одного цветка. При этом у многих видов цветки крайне редуцированы: одиночный цветок *Maidenia* состоит из единственной тычинки. Эволюция соцветий в семействе шла, вероятно, по пути срастания и укорочения осей, утраты позже формирующихся цветков, а также потери всех прицветников, за исключением одного или двух нижних

В эволюции строения цветков водокрасовых просматриваются две основные линии: 1) от обоеполых цветков (подобных у видов *Ottelia*) к однополым; далее от однодомных растений к двудомным (*Stratiotes*); 2) от энтомофильных (*Stratiotes*, *Hydrocharis*, *Ottelia*, *Limnobium*) к анемофильным (*Hydromystria*) и гидрофильным (*Halophila* и *Thalassia*).

Энтомофильные цветки у представителей рода эгерия (*Egeria*). У некоторых видов оттелии в пазухах листовых влагалищ развиваются погруженные в воду клейстогамные цветки с частично редуцированными, но функционирующими тычинками, у которых пыльники не вскрываются, а их стенка разрушается в местах соприкосновения с рыльцевой ветвью. Анемофилия представлена лишь у американского тропического рода гидромистрия (*Gydromystria*). Многие водокрасовые имеют способ опыления, переходный от анемофилии к гидрофилии, – гидроанемофилию. В этом случае опыление происходит с помощью ветра, но на поверхности воды. Например, у элодеи болотниковидной (*Elodea callitrichoides* (Rich.) Casp.) женские цветки обычно погружены в воду, на поверхности которой остаются рыльца с водоотталкивающей поверхностью. Пыльники мужских цветков, возвышаясь над водой, активно вскрываются, рассеивая по воде несмачиваемые пыльцевые зерна, приходящие в соприкосновение с рыльцами женских цветков. Настоящую гидрофилию имеют два морских рода – талассия и солелюбка (рис. 91). Высокая специализация проявляется в склеивании пыльцевых зерен в цепочкообразные нити, которые в таком виде имеют больше шансов зацепиться в воде за длинные рыльца.

Плоды водокрасовых многосемянные. Они обычно не вскрываются, а семена освобождаются после разрушения и ослизнения мясистого околоплодника. Семена у большинства водокрасовых покрыты клейкой массой, они распространяются как потоками воды, так и зоохорно.

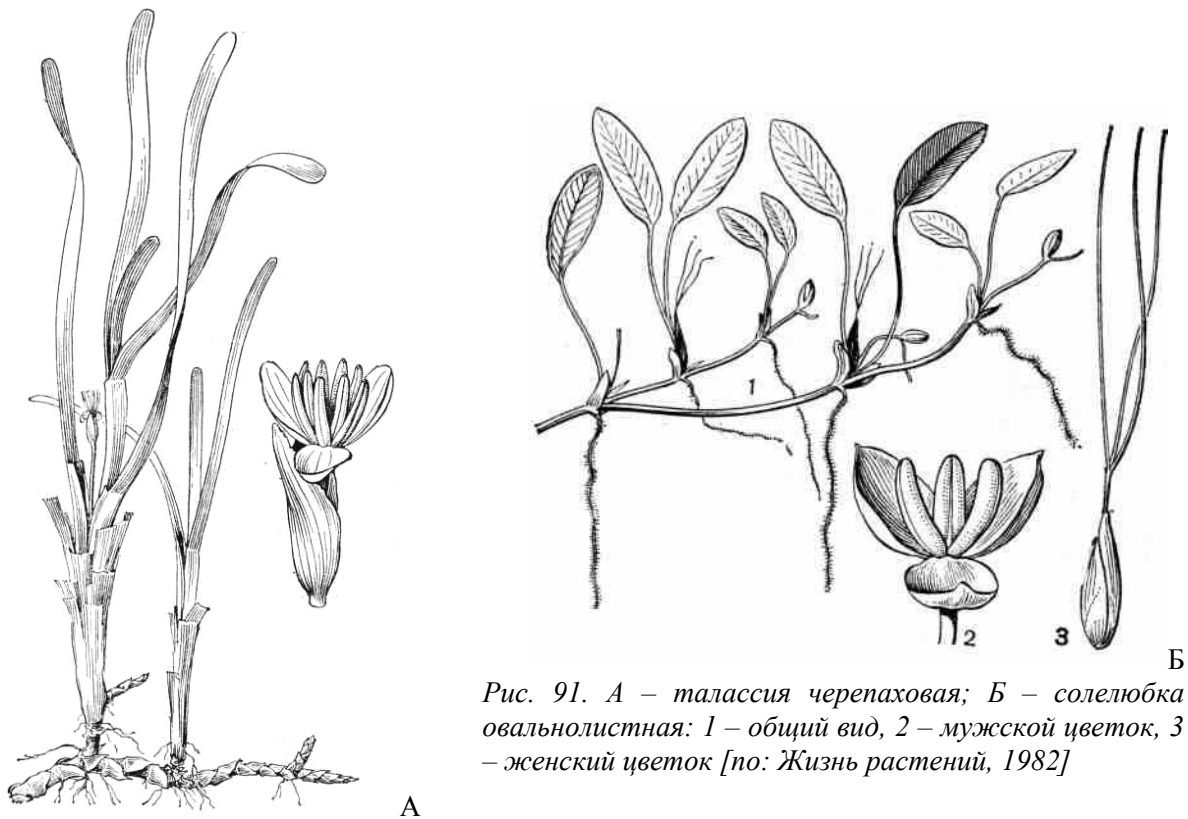


Рис. 91. А – талассия черепаховая; Б – солелюбка овальнолистная: 1 – общий вид, 2 – мужской цветок, 3 – женский цветок [по: Жизнь растений, 1982]

Большинство водокрасовых размножается вегетативно. У элодеи, гидриллы и других родов с длинными ветвистыми стеблями каждая часть растения, несущая почку или хотя бы один узел, способна регенерировать. Возможности полового размножения водокрасовых очень ограничены. Многие из них редко цветут и еще реже плодоносят.

Во флоре России семейство представляют 8 видов из 6 родов.

Из рода **оттелия** в нашей флоре встречается только один вид – оттелия частуховидная (*Ottelia alismoides* (L.) Pers.). Это укореняющееся растение с розеткой хрупких, черешковых погруженных или плавающих листьев (рис. 92 А). Общая высота растения 50–70 см. Размер листовой пластинки вариативен и зависит от условий произрастания. Форма листа яйцевидная или немного сердцевидная, края зачастую загнуты, верхушка заострена. Цветки крупные, голубые, с завязью, скрытой в трехкрылом покрывале. Цветение в июле. Распространена на Юге Приморья в заводях, озерах и старицах. Ее общий ареал включает водоемы Австралии, южной части Европы и Азии, севера Африки.

Род **телорез** представлен одним видом – телорезом алоэвидным (*Stratiotes aloides* L.). Это полупогруженное раздельнополюе растение с розеточными побегами, интеркалярными соцветиями, актиноморфными цветками (женскими и мужскими). Телорез алоэвидный – вегетативно-подвижный столонно-розеточный поликарпический вегетативный малолетник. Его корневая система мочковато-шнуровидная, вторично гоморизная двух морфогенетических типов, сменяющих друг друга в онтогенезе [Ефремов, 2010]. Листья (их от 30 до 50) жесткие и ломкие, сидячие, от узкотреугольных до линейных, суженные в апикальном направлении, шиповато-зубчатые (рис. 92 Б). Мужские соцветия имеют в среднем до 6 цветков (с колебаниями от 2 до 10), каждый из которых покрыт брактеолей, женские – 1-цветковые с ланцетовидными брактеолоподобными образованиями в основании цветоножки. Лепестки свободные, широкояйцевидные, до 30 мм длиной, белые, крупнее чашелистиков. Цветение в июле – августе. Опыление энтомофильное. Из-за частичной разобщенности мужских и женских особей опыление и оплодотворение может не произойти. Созревание плодов происходит под

водой. Плод – нижняя гемипаракарпная многолистовка [Ефремов, Филоненко, 2009]. Семена цилиндрические, изогнутые у микропилярного конца, 5,8–10,6 мм длиной и 2,3–3,0 мм шириной, эпидермис с одноклеточными волосками, теста деревянистая. Зародыш крупный, имеет до 10 листовых зачатков [Cook, Urmi-König, 1983].

В региональном отношении это евро-сибирский, в зональном – бореально-субмеридиональный вид. Встречается в Европейской части России, на Кавказе и в Западной Сибири. Телорез алоэвидный обитает в стоячих, малотекучих водах – речных старицах, заводях, озерах, глухих заливах водохранилищ; в реках встречается редко, в прудах отсутствует [Папченков, 2001].

В начале вегетационного периода растения представлены различными типами особей: в виде побегов, развивающихся из турионов; в виде одиночных розеточных побегов; в виде стolonно-розеточных побегов; в виде системы стolonно-розеточных побегов – сложного индивида из парциальных образований двух порядков ветвления.

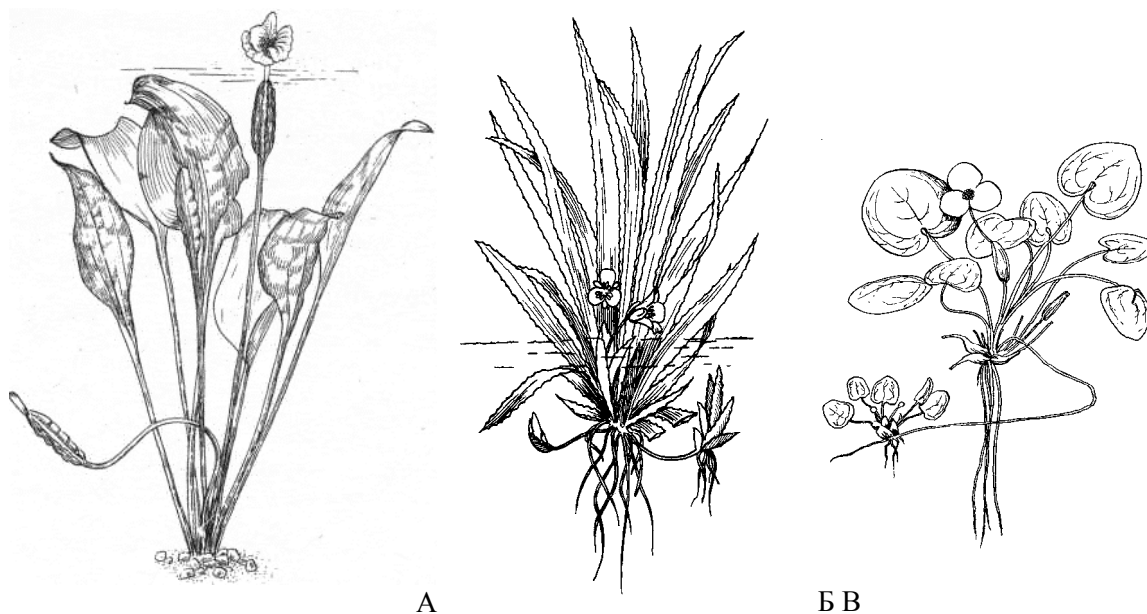


Рис. 92. А – оттеля частуховидная [по: Цирлинг, 1991]; Б – телорез алоэвидный; В – водокрас обыкновенный

Род **водокрас** (*Hydrocharis*) включает три аллопатрических вида (Cook, 1982; Пшенникова, 2005): *H. morsus-ranae* L. (ареал: Европа, Средняя Азия, Западная Сибирь), *H. dubia* (Blume) Backer (ареал: Дальний Восток, Япония, Китай, п-ов Корея, Австралия) и *H. chvalieri* (De Wildeman) Dandy (ареал: Центральная Африка). Два первых вида представлены во флоре вод России. Название рода произошло от греческих слов *gidro* – «вода» и *haris* – «краса, украшение».

Водокрас обыкновенный, или лягушатник (*H. morsus-ranae* L.), – летне-зеленый, вегетивно-подвижный, стolonно-верхнерозеточный, полицентрический, розеточно-турионовый, свободно-плавающий однолетник вегетативного происхождения с мочковатой корневой системой и плавающими листьями, у которых хорошо развита воздухоносная ткань (рис. 92 В). Стебель розеточного участка побега постоянно находится под водой. Листорасположение спиральное. Листья черешковые с двумя пленчатыми прилистниками. Длина черешка регулируется положением верхушки побега относительно поверхности воды. По данным А.В. Frank [1872], листья розеточного участка побега имеют разную длину черешка: от 1(5) см (ближе к конусу нарастания) до 14 см (у основания). Различная длина черешка листьев одного розеточного побега обеспечивает вынос фотосинтезирующей поверхности к свету и его максимальную освещенность. Такое расположение листьев подобно листовой мозаике у древесных растений. Прилистники

свободные, до 2,5 см длиной. Кроме того, прилистники уравнивают особь на первых этапах ее развития (до появления корней). Листовая пластинка простая цельнокрайняя. Форма ее меняется от сердцевидной до округлой. Длина – 1–2 см, ширина – 1,3–6,3 см.

От основания каждого побега отходят группы придаточных корней, которые на мелководье проникают в субстрат. Они зеленоватые, быстро растут, не ветвятся. На большей части своей поверхности корни густо покрыты длинными волосками, между которыми накапливается детрит.

Цветки водокраса лягушачьего раздельнополые. Мужские цветки актиноморфные, трехчленные, диаметром 1–4 см с двойным околоцветником. Чашечка из трех свободных белых или зеленоватых чашелистиков длиной 4–5,5 мм. Венчик образован тремя свободными белыми лепестками, форма которых меняется от яйцевидной до округлой. Длина лепестков 9–19 мм. Тычинки расположены на четырех витках спирали: на нечетных витках – напротив чашелистиков, на четных – напротив лепестков. Основания тычинок разных витков спирали попарно срастаются.

Женские цветки актиноморфные, с двойным околоцветником, располагаются на цветоножках до 9 см длиной. Чашечка из трех зеленоватых чашелистиков длиной 4 – 5 мм. Венчик образован тремя белыми обратнойяйцевидными или округлыми лепестками длиной 10–15 мм. Стаминодии линейные, простые или неравно раздвоенные. Столбиков шесть, они плоские. Рыльца длиной 5 мм, двулопастные или двураздельные (разделенные на 1/4 – 2/3 длины).

Плод водокраса относится к типу ценокарпии, классу многосемянные; подклассу нижние; вид ягода. Семена эллиптические, 1–1,3 мм длиной.

Тяготеет к стоячим и медленно текущим водам. Чаще встречается в прибрежной зоне в зарослях тростников, камышей, рогозов, где плавает на поверхности воды. Водокрас может служить показателем чистоты воды, так как благодаря своей чувствительности к загрязнению он преимущественно произрастает в водоемах с чистой, прозрачной водой.

Встречается на Кавказе, в европейской части России, в Западной и Восточной Сибири, в Средней Азии.

Водокрас сомнительный (*H. dubia* (Blume Backer) отличается от предыдущего вида наличием мужских цветков, собранных по 2–4 вместе. У основания черешка два прилистника. Листовая пластинка округлая, в основании широкосердцевидная. Воздухоносная ткань не развита. Встречается в европейской части России, Предкавказье, Западной и Восточной Сибири.

Род **валлиснерия** представлен в нашей флоре одним видом (*Vallisneria spiralis* L.). У валлиснерии спиральной укороченный, около 2 см длины стебель с многочисленными тонкими корнями. Листья собраны в прикорневую розетку, лентообразные, ярко-зеленые, иногда с красновато-коричневым оттенком, до 80 см в длину и шириной 0,5–1,5 см (рис. 93 А), с 3-5-ю продольными жилками. Растение двудомное: женские цветки образуются на одних особях, а мужские – на других. Цветки невзрачные, зеленоватого цвета. Женские цветки одиночные, развивающиеся на концах длинных (до 100 см и более), тонких, спирально-закрученных цветоносов. Ко времени цветения последние выносят женские цветки на поверхность воды. Мужские цветки мелкие, около 0,5–1 мм в диаметре, на коротких цветоносах, скупенные у основания листьев розетки. Предпочитает неглубокие водоемы со стоячей или проточной водой. На глубине до 1 м иногда образует густые заросли. Встречается в Европейской части России, на Кавказе, в Западной Сибири и на Дальнем Востоке.



Рис. 93. А. Валлиснерия спиральная; Б. Элодея канадская: 1. вегетативные побеги, 2. цветущее растение, 3. женский цветок [по: Жизнь растений, 1982]; В – гидрилла мутовчатая

Известно, что род *элодея* включает 18 американских видов. Родина элодеи канадской (*Elodea canadensis* Michx) – Северная Америка. Она широко встречается в северо-восточных и западных штатах США, реже в центральных и южных. Первые достоверные сведения об элодее канадской в Европе относятся к 1842 году, когда она была впервые замечена в Шотландии. Уже в 50-х гг. XIX в. она распространилась по всей Англии, создавая серьезные затруднения для судоходства, а в настоящее время – в Евразии и Австралии.

В водах России встречается также элодея зубчатая (*E. densa* (Planch.) Caspari). Она отличается от предыдущего вида более крупными размерами листьев, собранных в мутовки по 4–6 штук. Места обитания растения достоверно известны в Московской области. Вероятно, оно занесено из аквариумов и пока не получило широкого распространения. Это двудомное растение, вегетативно подвижный турионообразующий однолетник со стеблеродными придаточными корнями, всплывающими удлинёнными поликарпическими побегами. Длина стеблей может достигать трех метров и более, обычно же она не превышает 40–50 см. Стебель слабоветвистый, боковые ветви отходят из узлов стебля (рис. 93 Б). При основании боковой ветви имеются два треугольных заостренных полупрозрачных листочка длиной около 1–1,5 мм. Листья мелкие, около 5–12 мм в длину и 2–4 мм в ширину, продолговатые, полупрозрачные, суживающиеся к верхушке, по краю мелкопильчатые. Листорасположение мутовчатое, листья расположены по 3–4 в узлах. Корневая система слабая, представлена тонкими, нитевидными, неветвящимися придаточными корнями, образующимися в любом узле стебля, нередко достигающими 10–15 см в длину.

Цветки элодеи развиваются на длинных цветоносах, выходящих недалеко от верхушки стебля из пазухи листа. Цветки одиночные, число их на одном растении обычно колеблется от 1 до 4. Околоцветник двойной, чашечка трубчатая тонкая, нежная, внешне похожая на цветонос, состоит из 3 красноватых или зеленоватых сросшихся

чашелистиков. Венчик образуют 3 беловатых округлых лепестка. Рыльце пестика пурпурное. Завязь с 3–20 семязпочками.

На территории России, как и Западной Европы, особи с обоеполюми и мужскими цветками не встречаются. У американских, аборигенных, растений встречаются цветки тычиночные, пестичные и обоеполые. Мужские цветки почти сидячие. Во время цветения сформировавшийся бутон мужского цветка отрывается от цветоножки, всплывает на поверхность воды, где и распускается. Созревшая пыльца переносится водой к женским цветкам и опыляет их. Плоды кожистые, длиной около 8 мм, содержащие мелкие семена. Несмотря на отсутствие семенного размножения, элодея размножается очень быстро, за что в странах Европы получила второе название – «водяная чума». Растение предпочитает пресноводные слабо проточные водоемы с нейтральной и слабо щелочной реакцией, с невысоким содержанием взвешенных частиц, богатые соединениями кальция; выдерживает антропогенное влияние.

Род **гидриллы** представлен в нашей флоре одним видом (*Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle). Это растение с удлинённым стеблем и немногочисленными побегими, на которых кое-где образуются зимние почки, опадающие осенью на дно водоема. Растет под водой. Листья сидячие, по 3–8 в мутовках, острые, плоские, однонервные, полупрозрачные. Мутовки в верхней части стебля сближенные, в нижней расставленные (рис. 93 В). Листовая пластинка линейной формы, длиной 1–2,5 см и шириной 0,1–0,3 см, с зубчатым краем, с закругленной или острой верхушкой, на которой под лупой виден острый зубчик, от светло-зеленого до темно-зеленого цвета, иногда с красной главной жилкой. Цветки однополые, одиночные в пазухах листьев. Женские цветки с 3 сидячими рыльцами, мужские с 3 тычинками, иногда еще с 3 стаминодиями. Обитает в озерах, прудах, медленно текущих реках. Встречается в европейской части России, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Общий ареал охватывает Европу, Азию, Африку (Мадагаскар), Австралию.

Порядок НАЯДОВЫЕ – NAJADALES

Семейство АПОНОГЕТОНОВЫЕ – APONOGETONACEAE O. Agardh

Семейство представлено одним родом **апоногетон** (*Aponogeton*), включающем 45 видов, естественный ареал которых охватывает Африку к югу от Сахары, Южную Азию и Северную Австралию. Особенно широко представлен род на Мадагаскаре – 11 видов, эндемичных для этого острова и близлежащих Коморских островов.

Все виды апоногетона – розеткообразующие растения с выходящими из пазух листьев розетки безлистными цветоносами и клубневидно утолщённым симподиальным корневищем, от которого отходят многочисленные тонкие корни.

Листья апоногетона обычно отчетливо разделены на короткое влагалище, черешок и цельнокрайнюю пластинку, форма которой варьирует от линейной до яйцевидной, по чаще всего бывает эллиптической или ланцетной (рис. 94-95). Вполне сидячие линейно-ланцетные листья имеет африканский апоногетон валлиснериевидный (*A. vallisnerioides* Baker), а у африканского апоногетона ситникового (*A. junceus* Lehm. ex Schltld.) листовая пластинка редуцирована до средней жилки, в которую непосредственно переходит черешок. У многих видов или только погруженные, или только плавающие листья (последние обычно с более широкими и менее прозрачными пластинками), но не так уж редко наличие и тех, и других на одном и том же растении. Замечательны листья у разводимого в аквариумах апоногетона мадагаскарского (*A. madagascariensis* (Mirb.) H. Bruggen), более известного под названием апоногетона продырявленного (*A. fenestralis* Hook), а также «растения-сетки», или «растения-кружева» (рис. 94 А). Его листовые пластинки уже в самом начале своего развития теряют ткань между жилками, действительно становясь похожими на мелкоячеистую сеть или кру-

жево. При обитании в быстро текущих ручьях и речках эта особенность в какой-то степени предохраняет листовую пластинку от повреждений.

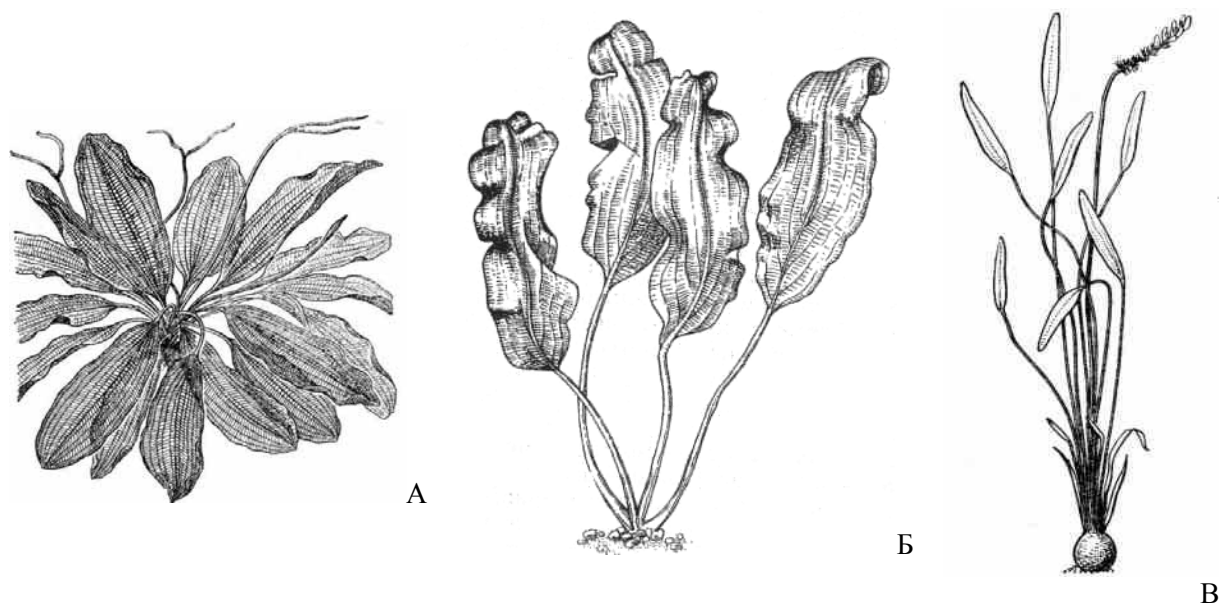


Рис. 94. А – апоногетон мадагаскарский; Б – апоногетон ульвовидный; В – апоногетон изящный

Соцветия колосовидные, простые, из одной оси (рис. 94 А) или делятся при основании на 2, реже 3–10 ветвей, располагаются над поверхностью воды. В основании соцветия есть покрывало, опадающее после выхода из воды. Цветки обоеполые, реже однополые, зигоморфные или актиноморфные, первично трехчленные, без прицветников. У одних видов однополые цветки встречаются в одном и том же соцветии, у других – в нижней части колоса цветки обоеполые, а в верхней – мужские с рудиментами плодolistиков, у третьих – нижние цветки обоеполые, верхние женские. Сегменты околоцветника лепестковидные, белого, розового или желтого цвета, но остающиеся при плодах и зеленеющие, или прицветниковидные. 6–12 тычинок с длинными нитями расположены в 2–4 круга. Гинецей из 3, реже 2–9 сидячих свободных плодolistиков. Яркие соцветия и присутствие септальных нектарников между плодolistиками свидетельствует об энтомофилии растений, но не исключено опыление ветром. Самоопыление исключается за счет протандрии. Плод – многолистовка. После созревания лишённые эндосперма семена сразу падают на дно или несколько часов плавают на поверхности воды и довольно быстро прорастают: в течение одного дня или нескольких недель.



Рис. 95. А – апоногетон курчавый; Б – апоногетон волнистый: 1 – общий вид, 2 – соцветие, 3 – цветок

В экологическом отношении некоторые виды апоногетона не имеют узкой приуроченности, другие, напротив, обитают или только в быстро текущих речках и ручьях, или только в стоячих водоемах. Есть виды, например австралийский апоногетон шестистичковый (*A. hexapetalus* Н. Bruggen), растущие в водоёмах, существующих только 3–4 месяца в году, а затем сильно пересыхающих. При обитании в относительно глубоких водоемах соцветия могут не достигать поверхности воды и оставаться заключенными в покрывало. В этом случае одни виды, например австралийский апоногетон пузырчатый (*A. bullosus*), не образуют плодов, другие, например апоногетон мадагаскарский, опыляются клейстогамно, образуя более мелкие плоды с небольшим количеством семян.

Во всех тропических странах, где встречаются виды семейства апоногетоновых, местные жители употребляют в пищу в печеном или вареном виде их богатые крахмалом клубнеобразные корневища. Кроме того, многие виды апоногетона культивируют в качестве аквариумных растений, например, апоногетон курчавый и волнистый. Среди них особенно также популярен южноафриканский апоногетон двуколосый, введенный в культуру уже с 1780 г. и натурализовавшийся во многих водоёмах Западной Европы, Австралии и Южной Америки.

Семейство СИТНИКОВИДНЫЕ – JUNCAGINACEAE Rich.

К ситниковидным относится 5 родов и около 20 видов, ареал которых охватывает почти все внетропические области северного и южного полушария и горные районы тропиков. Самое широкое географическое распространение имеет род **триостренник** (*Triglochin*), включающий 15 видов. Роды **цикногетон** (*Cycnogeton*) и **маундия** (*Maundia*) встречаются в Австралии и Тасмании, **тетронциум** (*Tetroncium*) – во внетропической части Южной Америки, род **лилея** (*Lilaea*) – вдоль тихоокеанского побережья Америки от Юго-Западной Канады до Чили включительно. Единственный вид из этого семейства во флоре водоемов России – триостренник болотный (*Triglochin palustris* L., рис. 96 А).

Все ситниковидные – влаголюбивые растения болот, болотистых лугов и берегов водоемов. Настоящим водным растением является австралийский цикногетон высокий (*Cycnogeton procerus* (R. Br.) Vuchenaу), обитающий на глубине более 1 м, но способный образовывать и наземные формы. Представители семейства – розеткообразующие корневищные многолетники с линейными или щетиновидными листьями и колосовидными соцветиями, или однолетники. Размножаются многолетники с помощью корневищ и луковичек. Плоские или полуцилиндрические листья ситниковидных в основании расширены, и, как у большинства водно-болотных видов растений, внутри основания листовых влагалищ имеют чешуйки с выделяющими слизь железками.

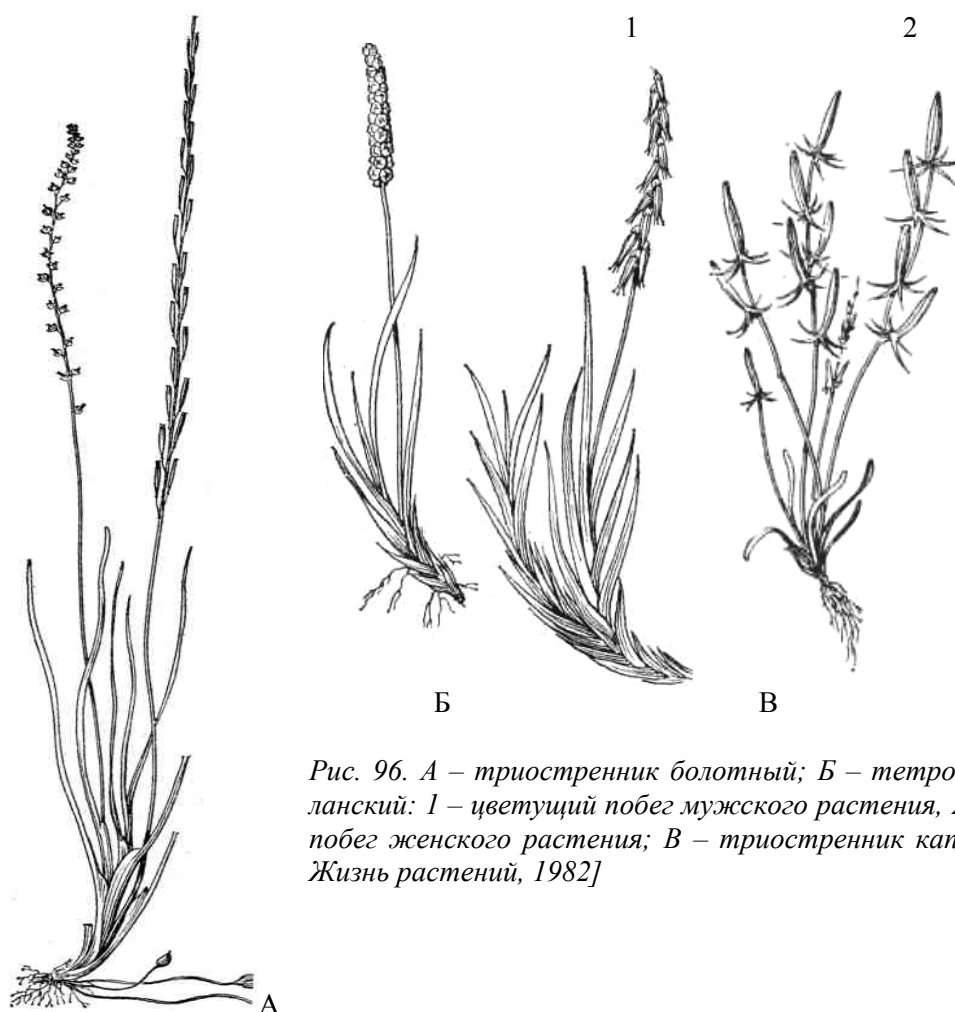


Рис. 96. А – триостренник болотный; Б – тетронциум магелланский; 1 – цветущий побег мужского растения, 2 – цветущий побег женского растения; В – триостренник капканский; [по: Жизнь растений, 1982]

Соцветия верхушечные, строение цветков различно: обоеполые или однополые, актиноморфные или зигоморфные (у лилеи). Опыление с помощью ветра, самоопылению препятствует протогиния, а у тетронциума магелланского (*Tetroncium magellanicum* Willd.) – однополость и двудомность цветков (рис. 96 Б). Плод обычно состоит из свободных или сросшихся нескрывающихся односеменных частей, число которых соответствует числу фертильных плодолистиков. Семена всех ситниковидных без эндосперма. Распространяются плоды потоками воды, у многих видов отмечается экзозоохория. У триостренника капканного (*Triglochin calcitrapa* Hook.) на каждой части плода есть шипообразный вырост, который цепляется за шерсть зверей и перья птиц (рис. 96 В). Представители семейства имеют пищевое и кормовое значение. Так, водный цикногетон высокий образует довольно крупные клубни, богатые углеводами и употребляемые населением в пищу. Триостренник морской – хорошее пастбищное кормовое растение, а его вегетативные побеги после предварительного ошпаривания кипятком используются в пищу в качестве салата.

Триостренник болотный – многолетнее корневищное растение, которое осенью образует тонкие горизонтальные побеги длиной до 15 см, несущие луковицеобразную зимующую почку. Почти все листья прикорневые, полуцилиндрические, узколинейные, с влагалищем и язычком у основания. Соцветие кистевидное, многоцветковое, негустое. Цветки обоеполые, на коротких цветоножках, мелкие, желто-зеленые. Листочки околоцветника располагаются по 3 в два круга. Гинецей состоит из 6 сросшихся плодолистиков, из них три стерильны. Зрелые плоды сухие, распадаются на три отдельные части, снабженные внизу острием, что объясняет русское и латинское название этого рода.

Семейство РДЕСТОВЫЕ – POTAMOGETONACEAE Dumort.

Семейства названо по характеру местообитания: по-гречески «потамос» – река и «гетон» – родство. Растения космополиты, встречаются в пресных и слегка солоноватых водоемах всех континентов. Семейство включает 5 родов и 117 видов, во флоре России два рода – рдест и гренландия.



Рис. 97. А – гренландия густолистная; Б – рдест сарматский; В – рдест злаковидный: 1 – форма с плавающими листьями, 2 – форма только с подводными листьями [по: Жизнь растений, 1982]

Род **гренландия** (*Groenlandia*) представлен всего одним видом – гренландией густолистной (*G. densa* (L.) Fourg.), известной лишь из относительно немногих местонахождений в Евразии и Северной Африке. У гренландии, все листья попарно (иногда по 3) сближены, располагаясь почти супротивно. Листья, расположенные у выхода ножек соцветия имеют два почти свободных прилистника, а остальные листья вообще лишены прилистников. Соцветия образованы лишь немногими, часто только двумя цветками (рис. 97 А), в отличие от обычно многоцветковых соцветий рдестов. Орешкообразные плодики, по-видимому, хорошо плавают и распространяются только при помощи водных потоков. Гренландия густолистная характерна для ручьев и речек с довольно быстрым течением и чистой водой.

Род **рдест** (*Potamogeton*) включает около 100 видов, распространенных в пресных, реже солоноватых водоемах обоих полушарий, но преимущественно вне тропиков. На территории России произрастает 43 вида рдестов. В составе флоры Восточной Европы рдесты представлены 71 таксоном (38 видов и 33 гибрида).

Все рдесты – настоящие водные растения (гидрофиты), вегетативно подвижные одолетники или малолетники вегетативного происхождения, некоторые в благоприятных условиях (например, в тропиках и субтропиках) вегетируют круглогодично. Растения либо имеют мощно развитые корневища, либо, некоторые (например, рдест гребенчатый) формируют столоны, на концах которых образуются клубни. Причем клубни у таких рдестов – единственные элементы структуры побегового тела растения, сохраняющиеся до следующего вегетационного периода. Размножаются рдесты семенами, участками корневищ или побегов, клубнями или с помощью специальных зимующих диаспор-турионов. У рдеста курчавого (*P. crispus* L.) турионы представляют собой небольшие (1-5 см длиной) побеги с видоизмененными короткими плотными жесткими, не наслаивающимися друг на друга, а отстоящими от оси побега на 70-90° тремя-восьмью листьями, в пазухах которых закладываются почки возобновления [Sculthorpe, 1967]. Как и у подавляющего большинства водных растений, у рдестов вегетативное размножение превалирует над семенным. Кроме того, для большинства видов растений характерна склонность к образованию между собой различных гибридов, а также экологических форм, часто резко различающихся по внешнему облику.

Побеговые системы рдестов, как правило, симподиальные, образованы монокарпическими погруженными укореняющимися анизотропными и плагиотропными всплывающими побегами различного типа с разной степенью ветвления. Средние и апикальные участки всех побегов выносятся в верхние горизонты за счет выталкивающей силы воды; базальные участки анизотропных побегов – геофильные.

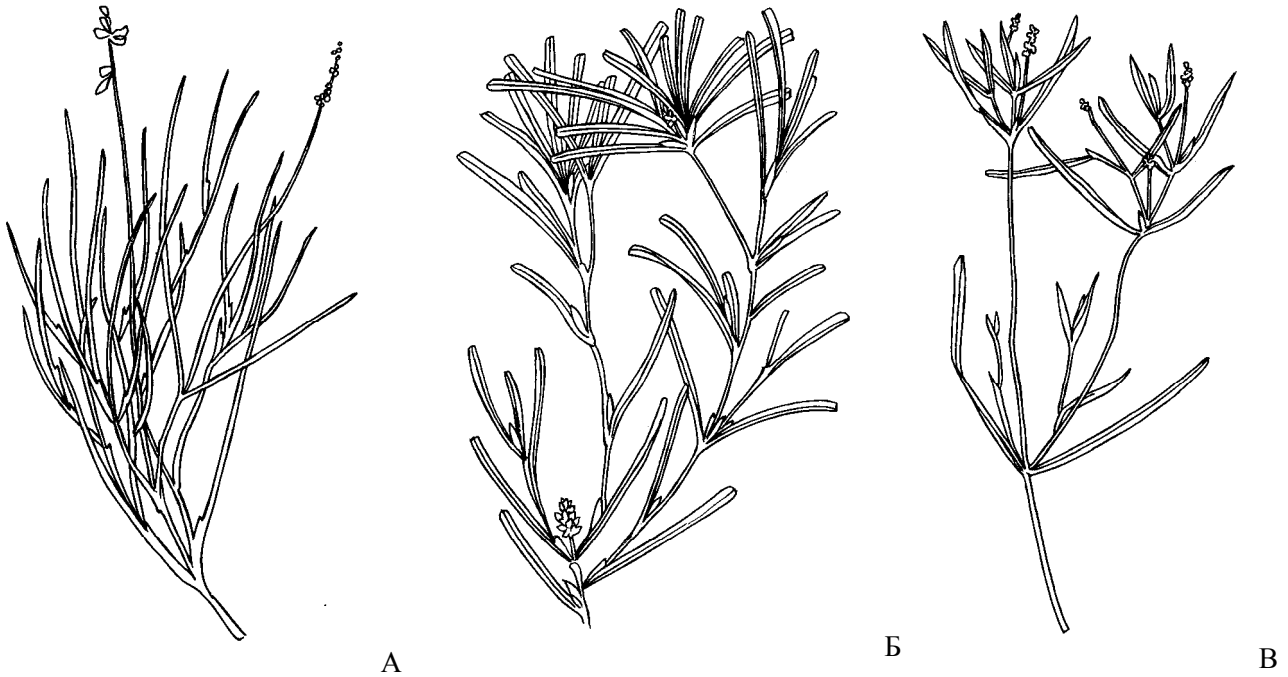


Рис. 98. А – рдест гребенчатый; Б – рдест туполистный; В – рдест Берхтольда

Листорасположение очередное, погруженные в воду листья – полупрозрачные, верхние – плавающие на поверхности воды – кожистые или пергаментовидные. Форма листовой пластинки у рдестов очень разнообразна. Как и у других водных растений, нередко отмечается гетерофиллия, или разнолистность.

У большинства видов листья сидячие, от узколинейных, почти нитевидных, до линейных, как у рдестов гребенчатого (*P. pectinatus* L.), туполистного (*P. obtusifolius* Mert. et Koch), рдеста Берхтольда (*P. berchtoldii* Fieb., рис. 98 А-В). Многие рдестовые имеют цельнокрайние листья, но не так уж редки и виды с зубчатыми по краю листьями, а у рдеста курчавого (*P. crispus* L.) листья по краю волнистые (рис. 99 А). Широкояйцевидные листья со стеблеобъемлющим основанием у рдеста пронзеннолистного (*P. perfoliatus* L.), широкоэллиптические – у рдеста блестящего (*P. lucens* L., рис. 99 Б, В). Длинные черешки имеются у листьев с плавающими на поверхности воды эллиптическими или ланцетными пластинками. Наиболее широко распространенный вид с такими листьями – рдест плавающий (*P. natans* L., рис. 99 Г), у которого много плавающих листьев и относительно мало подводных листьев с очень узкими, иногда почти полностью редуцированными пластинками. Жилкование листьев у рдестовых дуговидное или параллельное, причем у узколистных видов с линейными пластинками количество жилок имеет большое систематическое значение.

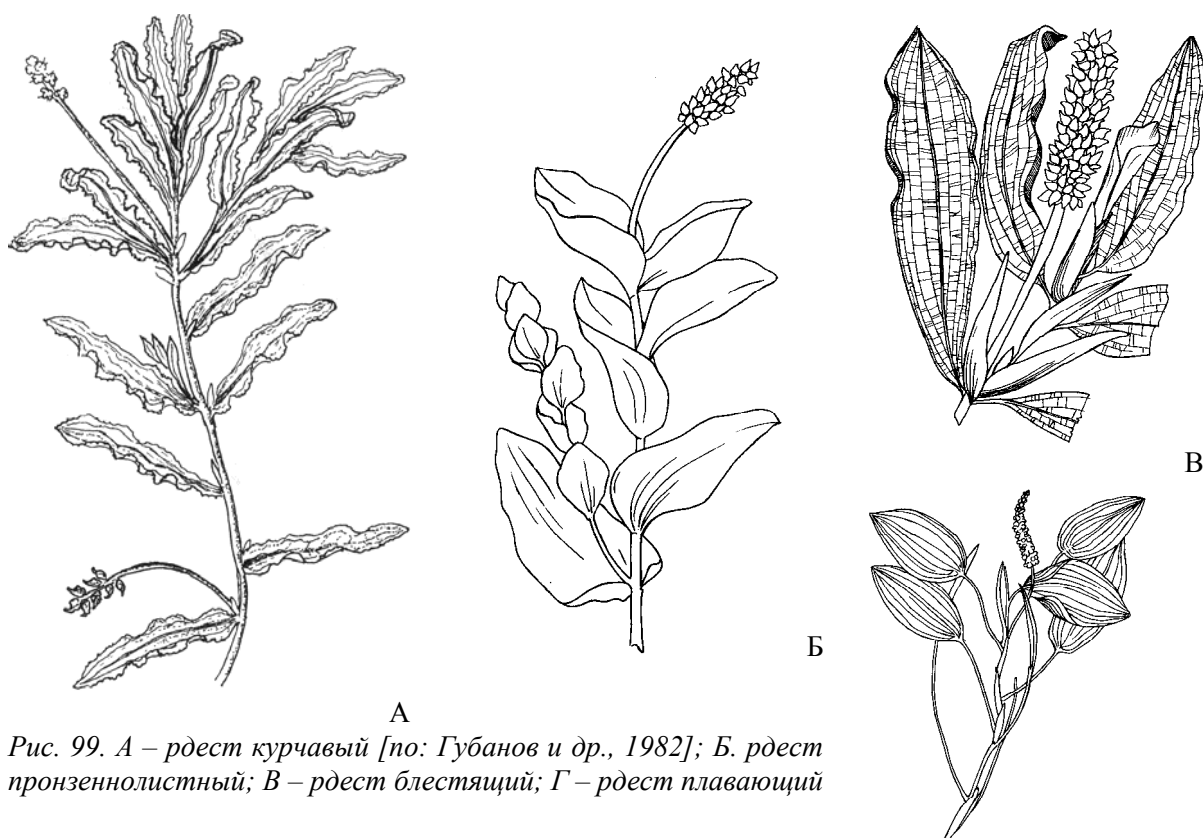


Рис. 99. А – рдест курчавый [по: Губанов и др., 1982]; Б. рдест пронзеннолистный; В – рдест блестящий; Г – рдест плавающий

Цветки всех рдестовых очень сходны по строению. Они не имеют прицветников, всегда обоеполые, актиноморфные и четырехмерные. Их интересной особенностью является необычное расположение тычинок: сидячие или почти сидячие пыльники прикреплены здесь к ноготкам сегментов околоцветника, составляя с ними одно целое и располагаясь непосредственно над ними. Завязь одногнездная, семяпочка одна. Опыление только перекрестное. Отчетливо выражено явление дихогамии в виде протерогинии. Если соцветия поднимаются над водой, происходит автогамия. У некоторых видов наряду с анемофильными, надводными цветками, имеются нераскрывающиеся, клейстогамные, погруженные в воду. Преобладает анемофилия.

Плоды рдестов олигомерные многоорешки (чаще всего четырехорешки) [Левина, 1987], толстостенные, нераскрывающиеся. Детали их строения имеют большое систематическое значение. У некоторых видов, например у дальневосточного рдеста гребнеплодного (*P. cristatus* Regel et Maack), плоды имеют шипообразные выросты вдоль килля. Плодики большинства рдестовых плавают очень короткое время (от 2 до 10 дней [Левина, 1967]) или даже совсем не могут плавать. Лишь у рдеста плавающего и близких к нему видов плодики долго не тонут и могут распространяться водой на большие расстояния. Важную роль в распространении плодиков рдестов играют также рыбы и водоплавающие птицы, поедающие их (эндозоохория). Некоторые виды рдестов, например рдест узловатый, в северной части своего ареала не плодоносят.

Некоторые широко распространенные виды могут расти на разных глубинах, как в стоячих, так и в быстро текущих водоемах; другие более требовательны к условиям обитания. Так, рдест длиннейший (*P. praelongus* Wulf.), как правило, растет в довольно больших и глубоких озерах. Некоторые виды рдестов встречаются в горных озерах на высоте свыше 3000 м. Рдест узловатый обычен для рек с относительно большой скоростью течения. При пересыхании водоемов многие виды рдестов погибают, но рдесты злаковидный и альпийский могут некоторое время существовать на бывшем дне водоема, образуя своеобразную карликовую наземную форму. Рдест злаковидный очень ча-

сто цветет и плодоносит, не образуя плавающих листьев, причем наличие или отсутствие у него плавающих листьев далеко не всегда определяется глубиной водоема.

Рдестовые имеют средообразующее значение. При развитии рдестов в водоеме в небольшом количестве они имеют положительное значение для рыбного хозяйства, так как в их зарослях рыбы мечут икру и мальки находят себе защиту. Они служат кормом для водоплавающих птиц (кряква, серый гусь, свиязь, гоголь, черныш), поедающих семена, молодые побеги и почки. Рдесты – хороший корм для ондатры, водяной крысы, нутрии, бобра. Высушенные растения поедаются домашним скотом, особенно свиньями. В сухом виде они содержат 19,9% протеина, 2,4 % жира, 14,3% золы, 21,5% клетчатки, 41,9% безазотистых экстрактивных веществ. Однако большие заросли рдестов во многих случаях препятствуют движению мелких судов и лодок. При очистке водоемов рдестовые можно использовать как ценное удобрение для полей. Богатые крахмалом клубни рдеста гребенчатого и некоторых других видов можно употреблять в пищу. Листья некоторых видов используют как пряности.

Семейство РУППИЕВЫЕ – RUPPIACEAE Hutch.

Семейство включает всего один род – **руппия** (*Ruppia*), около 10 видов которого широко распространены во внетропических областях обоих полушарий и в горных районах тропиков. На территории России встречается 5 видов руппий: усиконосная (*R. cirrhosa* (Petagna) Grande, рис. 100 А), западная (*R. occidentalis* S. Watson), морская (*R. maritima* L.), коротконожковая (*R. brachypus* J. Gay) и трапанинская (*R. drepanensis* Tineo).

Руппии – полностью погруженные водные растения, напоминающие по облику узколистные рдесты. Это пресноводные растения, выдерживающие высокий уровень солености и щелочности. Так, *R. maritima* – в основном прибрежный вид, обитающий в солоноватой воде, лучше растущий в условиях стабильного уровня, хотя и выносящий воздействие приливов, тогда как *R. cirrhosa* – растение, в основном, внутренних водоемов, произрастающее в щелочных озерах. Виды руппиевых заметно различаются по отношению к солености воды. К высокому содержанию солей хорошо приспособлена руппия морская (*R. maritima* L., рис. 100 Б). Она встречается на Беломорском побережье, на Чукотке, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. На Кавказе это обычное растение в водоемах, образованных солеными источниками. В горько-соленых озерах юго-востока России (Маньчжские озера, Состинские озера) встречается руппия трапанинская (*R. drepanensis* Tineo). В морских заливах и приморских лагунах Дальнего Востока – руппия западная (*R. occidentalis* S. Watson). Они имеют более толстые корневища, благодаря чему могут обитать на больших глубинах. Наименее галофильный вид – руппия коротконожковая (*R. brachypus* J. Gay) – растет у берегов Финского залива, в приморских лагунах с очень слабой соленостью воды.

Руппии могут быть многолетними и однолетними и обладать высоко вариабельной формой в зависимости от условий окружающей среды. Размножаются семенами, фрагментами корневищ, иногда образуют зимующие почки.

Руппии морская и усиконосная имеют крошечные цветы (3-5 мм в диаметре), лепестки и чашелистики у которых отсутствуют. Цветы располагаются парами на цветоножке. Опыление часто происходит под водой или на поверхности воды. После опыления цветонос спирально скручивается (руппия усиконосная). У руппии очень хорошо выражена протандрия, препятствующая самоопылению, и цветки каждого соцветия проходят как бы две фазы развития: сначала мужскую, потом женскую.

Плод руппии – многокостянка – очень своеобразен: ее плодики сидят на длинных тонких ножках, их экзо-мезокарпий мясистый, богатый крахмалом [Левина, 1987]. Плодики распространяются ветром и морскими течениями, а также рыбами и птицами,

использующими мясистую оболочку в пищу, в то время как твердая косточка проходит через пищевод без повреждений (эндозоохория). Рупия легко размножается вегетативно, частями корневищ и плавающих побегов, способных укореняться.



Рис. 100. А – рупия усиконосная: 1 – общий вид; 2 – соцветие с двумя цветками в мужской фазе цветения; 3 – оно же в женской фазе цветения; Б – рупия морская: 4 – общий вид; 5 – плодик [по: Жизнь растений, 1982]

Семейство ЗАННИКЕЛЛИЕВЫЕ – ZANNICHELLIACEAE Dumort.

К семейству относится 4 рода и около 15 видов. Все они высокоспециализированные водные растения пресных и солоноватых водоемов обоих полушарий, исключая Арктику и значительную часть таежной Евразии и Северной Америки. Наиболее распространен крупный род **занникеллия**, содержащий 9-10 видов. Род **лепилена** (*Lepilaena*) включает 4 вида из Австралии и Новой Зеландии. Монотипный род **псевдальтения** (*Pseudalthenia*) встречается в Южной Африке. Другой монотипный род – **альтения** (*Althenia*) – имеет евроазиатский ареал.

У представителей семейства невзрачный облик, поэтому ботаники нередко их не замечают или принимают за проростки и вегетативные побеги других водных растений, чаще за узколистные виды рдестов.

Большинство видов – многолетние полностью погруженные в воду растения с длительно существующими или распадающимися на зиму стеблями. Однако в пересыхающих водоемах они могут вести себя как однолетники, образуя большое количество плодов. Так, капский эндемик псевдальтения Ашерсона (*Pseudalthenia aschersoniana* (Graebn.) Hartog.) обитает только в пересыхающих водоемах и ежегодно отмирает, являясь уже настоящим однолетником. Корневища дзанникеллии почти не отличаются по

внешнему виду от часто также стелющихся по дну стеблей, но у представителей других родов они более обособлены и имеют в узлах опадающие чешуевидные листья.

Сильно разветвленные тонкие и гибкие стебли несут очередные супротивные или расположенные по три в ложных мутовках узколинейные и нитевидные сидячие листья с одной не всегда заметной жилкой. Цветки у занникеллиевых однополые, сильно редуцированные, опыляются в воде. Самоопылению препятствует протандрия и двудомность цветков. У альтении и лепилены мужские и женские цветки развиваются на разных особях. Плоды состоят из нескольких (реже одного) односемянных невскрывающихся костянквидных плодиков. Они распространяются водными потоками и поедающими их животными – рыбами и водоплавающими птицами.

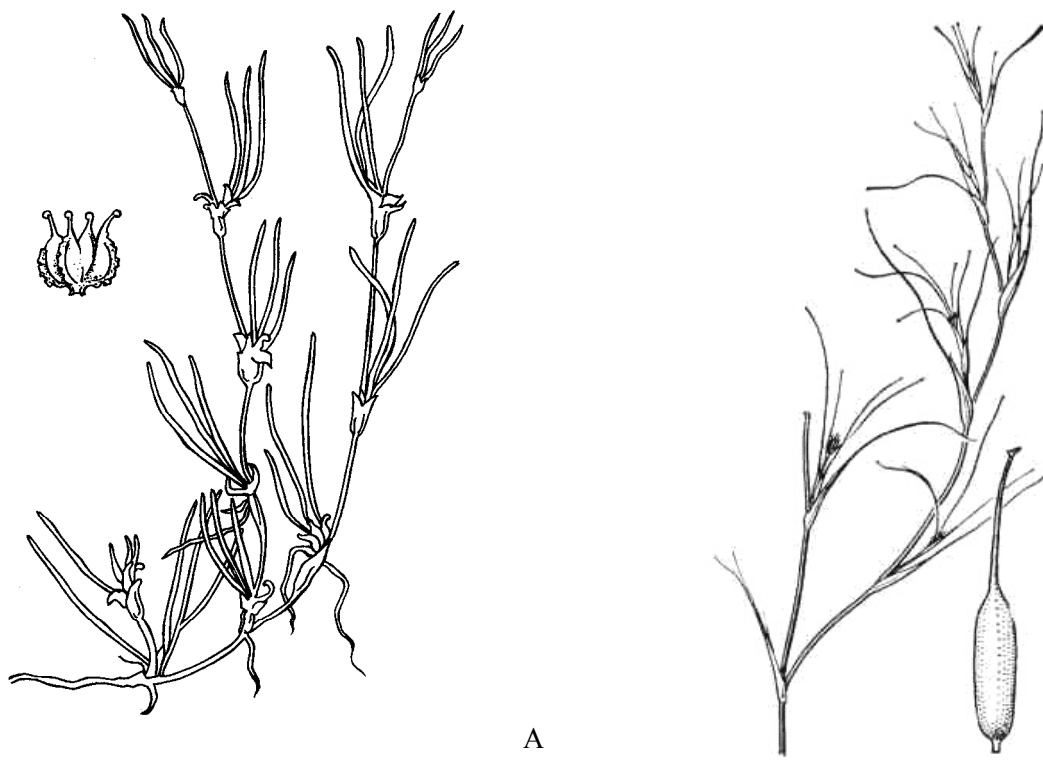


Рис. 101. А – занникеллия болотная; Б – альтения восточная (общий вид растений и плодики)

Растения из этого семейства приспособлены к водоемам с различной степенью солености – от пресноводных до горько-соленых. При этом даже в пределах одно и того же вида наблюдается интересная корреляция между галофильностью и строением плодиков: чем выше содержание солей, тем длиннее ножки плодиков и их столбики. Вероятно, это связано с особенностями опыления в соленой воде.

В пределах России встречается 2 рода и 7 видов растений из этого семейства. Род **занникеллия** (*Zannichellia*) представляют 6 видов. Из них 4 евроазиатских вида: болотная, стебельчатая, ползучая и большая (*Z. palustris* L., *Z. pedunculata* Reichenb., *Z. repens* Voenn., *Z. major* Voenn.). Два вида имеют ограниченные ареалы. занникеллия Комарова (*Z. komarovii* Tzvel.) встречается на морских побережьях Камчатки, а эндемичный вид занникеллия Клауса (*Z. clausii* Tzvel.) – в Сарпинских озерах (к югу от Волгограда). Все виды очень сходны по облику, но существенно различаются строением плодов. Многие ботаники считают род монотипным, но при этом отмечают большую изменчивость в зависимости от экологических условий. Н.Н. Цвелев объясняет существование переходных форм не влиянием среды, а межвидовой гибридизацией. Вероятно, что новые виды имеют не только карпологические особенности, но отличаются и микроструктурой вегетативных органов, которая еще недостаточно изучена.

Занникеллия болотная – растение с ползучим, укореняющимся, нитевидным стеблем (рис. 101 А). Оно названо в честь итальянского ботаника Занникелли, изучавшего флору Венеции. Листья узколинейные или нитевидные, светло-зеленые, прозрачные, однонервные, заостренные, 1–10 см в длину. Цветки однополые. Мужской и женский цветки сидят близко друг от друга. Мужской цветок на удлинённой ножке без околоцветника, с одной тычинкой, женский состоит из 4 плодолистиков, столбик удлинённый. Плоды сидячие или почти сидячие, до 2 мм длины. Зрелые плоды кожистые, сжатые с боков. Цветет в июне – июле.

Альтения восточная (*Althenia filiformis* F. Petit subsp. *orientalis* Tzvel.) имеет тонкие стебли и нитевидные листья около 0,1 мм шириной, без жилок. Влагалища перепончатые, хорошо развитые, беловатые. Язычки длинные. Цветки однополые, на верхушках побегов по одному или по нескольку. Тычиночный цветок имеет одну тычинку и трехзубчатый чашевидный околоцветник. Пестичный цветок – 3 свободных маленьких листочка околоцветника и 3 свободных прямых плодолистика. Плодики 1,5 – 2 мм длиной и 0,5 – 0,7 мм толщиной, узкоэллипсоидальные, с кожистой оболочкой и прямым стилодием, по длине равным плодику или более длинным (рис. 101 Б). Встречается на Манычских озерах (Нижний Дон) и Алтае (курорт «Аул», горько-соленое оз. Горчины). Территориально местонахождение озера находится в Казахстане, за пределами Западной Сибири (в нескольких километрах от границы), однако растение может быть обнаружено в горько-соленых озерах прилегающей территории Сибири. Общий ареал охватывает также северо-запад Средней Азии и Казахстан.

Семейство ЦИМОДЕЕВЫЕ – CYMODEACEAE N. Taylor

Это «морские травы», погруженные в воду многолетние корневищные растения, обитающие преимущественно в тропиках на песчаном или каменистом дне морских заливов и бухт на глубине 3 м и более. Корневище ползучее, либо травянистое моноподиальное, укореняющееся в узлах (*Cymodocea*, *Syringodium*, *Halodule*), либо одревесневающее и укореняющееся в междоузлиях (*Amphibolis*, *Thalassodendron*). В семействе насчитывается 5 родов и около 15 видов.

В северном полушарии за пределами тропиков встречается **цимодоцея** узловатая (*Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson, рис. 102 А). На коралловых рифах Индийского и Тихого океанов обитает **талассодендрон** реснитчатый (*Thalassodendron ciliatum* (Forsskayl) den Hartog, рис. 102 Б). Растение имеет прочные деревянистые корневища и пучки кожистых, двурядно расположенных листьев шириной около 1 см.

Цимодеевые растения двудомные. Цветки образуются по одному или несколько на сильно укороченных боковых веточках, окруженных листовыми влагалищами. Цветки у цимодей узловатой формируются в слое песка или ила, из которых обычно выступают лишь расположенные на длинных нитях пыльники мужских цветков и длинные нитевидные рыльца женских. Пыльцевые зерна нитевидные. Плоды костянквидные, образованные 1 или 2 сросшимися плодолистиками, но всегда односемянные. Во время бурь и штормов плоды и проростки могут распространяться по воде на большие расстояния. Иногда плоды имеют специальный гребневидный вырост, способствующий закреплению в грунте на мелководных морских участках, где, прорастая, образуют обширные колонии, служащие убежищем и местом икротетания для многих видов рыб. Выброшенные на берег листья и побеги используются как хорошее удобрение для полей.



Рис. 102. А – цимодоцея узловатая: 1 – общий вид растения с плодами, 2 – растение с мужским цветком, 3 – сросшиеся пыльники, 4 – пыльцевое зерно; Б – талассодендрон реснитчатый [по: Жизнь растений, 1982]

Семейство ВЗМОРНИКОВЫЕ – ZOSTERACEAE Dumort.

Взморниковые включают 3 рода и 23 вида. Из них наиболее крупный род – **взморник** (*Zostera*) с 15 видами – делится на 2 географически обособленных подрода. Подрод зостера (*Zostera*) встречается во внетропической части северного полушария. Подрод зостерелла (*Zosterella*) распространен по морским побережьям обоих полушарий, но вне Арктики и преимущественно вне тропиков, хотя некоторые его виды заходят в тропические области Юго-Восточной Азии, Африки и Австралии. Монотипический род **гетерозостера** (*Geterozostera*) обитает главным образом в Австралии (включая Тасманию), но встречается также на небольшом участке южноамериканского побережья в пределах Чили. Ареал **рода филлоспадикс** (*Phyllospadix*) с 7 видами ограничен северной частью Тихоокеанского побережья Азии и Северной Америки.

В составе флоры вод России род **взморник** представляют 6 видов. Взморники японский, азиатский, дернистый и стебельчатый (*Z. japonica* Aschers. et Graebn., *Z. asiatica* Miki, *Z. caespitosa* Miki, *Z. caulescens* Miki) встречаются на Дальнем Востоке. Взморник узколистый (*Z. angustifolia* (Nomem.) Reichenb.) распространен на побережьях Белого и Балтийского, Охотского морей и на Командорских островах. Взморник Нольта (*Z. noltii* Nornem) кроме Дальнего Востока встречается на Кавказе и в низовьях Дона.

Род филлоспадикс включает два вида, распространенных в заливах и открытых морях на Дальнем Востоке, – иватинский и Юзепчука (*Ph. iwatensis* Makino, *Ph. juzepczukii* Tzvel.),.



Рис. 103. А – взморник морской: 1 – общий вид, 2 – соцветие с мужскими и женскими цветками, 3 – оно же на поперечном срезе, 4 – плод, 5 – семя, 6 – мужской цветок, 7 – пыльцевое зерно; Б – филлоспадикс иватинский: 1 – общий вид, 2 – соцветие с мужскими цветками и ретинакулами, 3 – плод [по: Жизнь растений, 1982]

Все виды взморниковых образуют большие колонии подводные луга– подводные луга, преимущественно в морских заливах. Филлоспадиксы обитают исключительно на подводных камнях и скалах, прикрепляясь к ним толстыми и прочными корнями. В связи с этим их листья также очень прочны за счет обилия механической ткани и, в отличие от листьев взморника, редко встречаются среди береговых выносов. Отмершие листья филлоспадикса оставляют на корневищах у основания побегов много волокон, по наличию которых можно легко отличить виды этого рода от видов взморника (рис 103 Б).

Почти все взморниковые имеют длинные горизонтальные корневища и несут укороченные вегетативные побеги с линейными листьями шириной 0,3–15 мм и длиной до 1,5 м. Корневища обычно моноподиальные, неодревесневающие, за исключением гетерозостеры, имеющей симподиальные одревесневающие корневища. Генеративные побеги, у многих взморниковых образующиеся не каждый год, могут быть довольно длинными и разветвленными, с несколькими, иногда многочисленными початковидными соцветиями. У большинства видов рода филлоспадикс репродуктивные побеги очень короткие, боковые по отношению к вегетативным побегам и несущие только одно соцветие. Каждое из соцветий состоит из сильно сплюснутой и немного утолщенной оси, на одной стороне которой у однодомного взморника располагаются, чередуясь, мужские и женские цветки, а у двудомного филлоспадикса – только мужские или только женские цветки. У филлоспадикса такие початки выступают из влагалищ кроющих листьев-покровал и несут по бокам довольно крупные зеленые листочки, называемые ретинакулами (рис. 103 Б).

Цветки взморниковых сильно редуцированы: мужской состоит из одного сидячего пыльника с гребневидным связником, а женский представлен, по-видимому, двуплодолистиковым гинецеем, состоящим из 1-гнездной завязи с 1 висячим ортотропным семязачатком и короткого столбика с 2 рыльцами. Происхождение ретинакул не вполне ясно: их принимают или за рудимент околоцветника, или за прицветники, или за выросты оси соцветий. Преобладает перекрестное опыление. У филлоспадиксов оно обеспечивается двудомностью, а у взморников – протогинией. Пыльца переносится водой, нитевидная форма пыльцевых зерен способствует более эффективному опылению. Обладая гибкостью и плавая под водой, они способны закручиваться вокруг выступающих из влагиалищ кроющих листьев рылец. Чаще опыление происходит под водой, но для видов, растущих на мелководьях, отмечается также опыление на поверхности воды: плавающие пыльцевые зерна касаются хотя бы временно выступающих из воды рылец.

Плод у видов взморника эллипсоидальный или яйцевидный, с перепончатым околоплодником, у видов филлоспадикса – серповидный или стреловидный с дифференцированным на мягкий экзокарпий и жесткий эндокарпий околоплодником. Семена обоих родов без эндосперма, эллипсоидальной формы. Плоды и легко обламывающиеся у своего основания плодоносящие соцветия с сохранившимися на них плодами разносятся морскими течениями. В береговых выносах Японского моря нередко можно встретить множество таких соцветий. Очень эффективно и вегетативное размножение с помощью корневищ. Вырванные во время штормов побеги с кусками корневищ могут разноситься на большие расстояния и вновь укореняться, давая начало новым клонам.

Взморниковые обитают преимущественно на илистых и песчаных мелководьях, часто в зоне морских отливов, или на глубинах свыше 1 м на песчаном или песчано-галечниковом грунте. Самый глубоководный, растущий на глубинах от 3 до 10 м взморник азиатский имеет наиболее широкие (8–15 мм) листья, что является приспособлением к недостаточному освещению на таких глубинах.

Практическое использование взморниковых разнообразно. Сухие листья издавна использовали для набивки матрацев, мягкой мебели и других предметов обихода, а также в качестве упаковочного материала. Выносимые в больших количествах на берег побеги взморника используют как ценное удобрение для полей (в свежем состоянии или после сжигания). Имеются сведения об использовании плодов взморника в пищу (в качестве муки) одним из племен мексиканских индейцев.

На территории России из этого семейства встречается 2 рода и 8 видов.

Семейство ПОСИДОНИЕВЫЕ – POSIDONIACEAE Hutchinson

В семействе один род и три вида. Посидониевые – полностью погруженные в воду однодомные многолетние корневищные растения. Корневище неодревесневающее, ползучее, моноподиальное, с ветвящимися корнями в узлах. Род **посидония** (*Posidonia*) имеет поразительно узкое распространение: посидония океанская (*P. oceanica* (L.) Delile) встречается только в Средиземноморье и в умеренных водах Австралии. Название рода посидония (*Posidonia*) не случайно: оно происходит от имени древнегреческого бога – повелителя морей Посейдона. Вместе с другими «морскими травами» в заливах и бухтах на глубине 30–50 м они образуют обширные подводные луга.

Посидония южная (*P. australis* Hook. f.) распространена по берегам Тихого океана во внутритропической Австралии. Посидония океанская (*P. oceanica*) – вдоль побережья Средиземного моря и близлежащих частей Атлантического океана (рис. 104), где формируются колонии из побегов двух типов: в центре прямостоячие, а по периферии и в разреженных зарослях стелющиеся побеги. Образование побегов двух типов способствует быстрому вегетативному размножению и активному распространению на новых участках дна. Разносимые водой корневища и участки побегов легко укореняются. На

верхушках укороченных побегов развиваются двурядно расположенные очередные широколинейные листья. Они дифференцированы на не сросшееся краями влагалище и листовую пластинку с 11–17 жилками до 50 см в длину и около 10 мм в ширину.

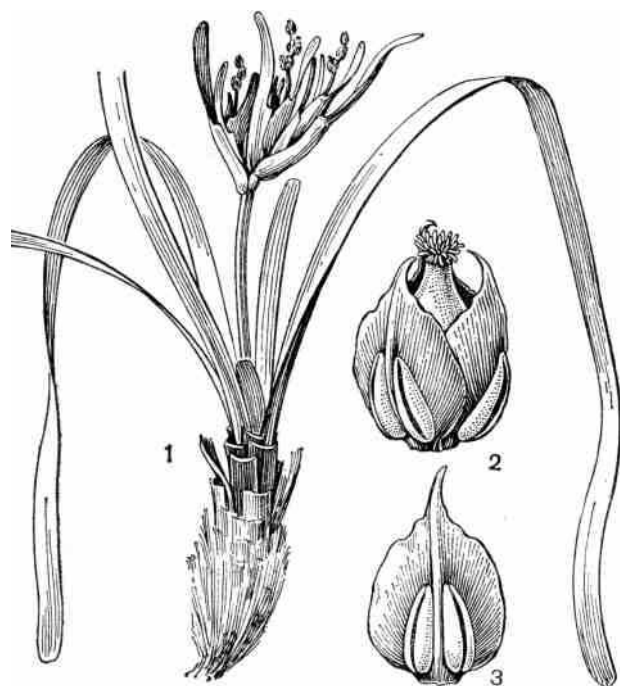


Рис. 104. Посидония океанская: 1 – общий вид; 2 – цветок; 3 – тычинка с нижней стороны [по: Жизнь растений, 1982]

В связи с преобладанием вегетативного способа размножения цветущие растения встречаются очень редко. Цветки посидонии собраны в густые сложные колосья, расположенные на цветоносах длиной 10–30 см, выходящих из пазух листьев. Колоски содержат два нижних обоеполых цветка и 1–2 верхних, мужских. Околоцветник состоит из трех опадающих чешуек, или без них. Мужские цветки из трех тычинок, обоеполые – из трех-четырёх тычинок и одного плодolistика, из которого образуется костянкoвидный плод с мясистым околоплодником, поедаемым рыбами и водоплавающими птицами. Опыление происходит в воде. Пыльцевые зерна нитевидные. Самоопы-

лению препятствует протандрия. Плоды долго плавают в воде, а после разрушения околоплодника падают на дно и прорастают. Способы распространения плодов – гидрохория и эндозоохория.

Листья и побеги посидонии во время шторма в большом количестве выбрасываются на берег. Их используют в качестве упаковочного материала, в Северной Африке как кровельный материал, а в Австралии из листьев посидонии южной получают волокно для изготовления грубых тканей.

Семейство НАЯДОВЫЕ – NAJADACEAE Juss.

Наядовые включают два рода: наяда и каулиния (*Najas* и *Caulinia*) – и около 50 видов растений. Они широко распространены в тропических и внетропических областях обоих полушарий, за исключением Арктики, высокогорий, пустынь и значительной части таежной зоны Евразии. Эти полностью погруженные в воду однолетние растения, преимущественно пресноводные, но некоторые виды, например наяда морская (*N. marina* L.), распространены в приморских лагунах, соленых озерах и солоноватых водоемах Евразии.

Все наядовые имеют сильно разветвленные гибкие или хрупкие побеги с мутовчаторасположенными линейными и почти нитевидными сидячими жесткими листьями. По краю листьев и вдоль средней жилки расположены колючие зубцы. Листовая пластинка имеет короткие влагалища, образующие по бокам основания зубчатые по краю или тупые ушки. В пазухах влагалища обычно расположены две очень мелкие внутривлагалищные чешуйки.

В связи с подводным образом жизни цветки сильно упрощенные, однополые, расположенные на одном растении (род каулиния) или на разных (род наяда). Они располагаются по 1 или по 2–4 в узлах стебля. Цветки опыляются под водой. Пыльцевые зерна шаровидные или широкоэллипсоидальные, богатые крахмалом, почти лишенные экзины, за исключением наяды большой (*Najas major* L.). Пыльца прорастает во время выхода из пыльника до попадания на рыльца, образуя пыльцевую трубочку, облегчающую контакт с короткими сосочками рыльцевых ветвей. Способность пыльцевых зерен к раннему прорастанию можно рассматривать как переходную форму пыльцы к высокоспециализированным нитевидным пыльцевым зернам, характерным для «морских трав» из семейства взморниковых, цимодеевых и посидониевых.



Рис. 105. А – наяда большая; Б – каулиния малая

Плоды не вскрывающиеся, односемянные, с тонким, но мясистым околоплодником узкоэллипсоидальной или яйцевидной формы. Скульптура семенной оболочки служит важным систематическим признаком наядовых. Плоды распространяются водными потоками и эндозоохорно, благодаря рыбам и птицам, поедающим мясистые околоплодники.

Род **наяда** в водоемах России представлен двумя видами – наядой большой и морской. В древнегреческой мифологии наядами назывались нимфы, населяющие реки, ручьи и озера. Отсюда и происходит название этого рода. Предполагается, что это ботаническое название рода водных растений – *Najas* впервые предложено африканской искательницей приключений Эммой Бои.

Наяда большая – однолетнее водное растение. Стебель крупный, шиповатый, широкоразветвистый, ломкий, светло-зеленый, в длину более 60 см. Листья линейно-продолговатые, твердые, хрупкие, по краю с крепкими шипами, до 2–4 мм ширины (рис. 105 А). Цветки однополые, чаще одиночные. Плод яйцевидно-эллиптический. Цветение с июля по сентябрь.

Встречается в европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Произрастает по рекам, речкам, озерам, старицам, прудам.

Род **каулиния** в нашей флоре представляют 6 видов (*Caulinia tenuissima* (A. Br. ex Magnus) Tzvel., *C. graminea* (Delile) Tzvel., *C. japonica* (Nakai) Nakai, *C. minor* (All.)

Coss. et Germ., *C. orientalis* (Triest et Uotila) Tzvel., *C. flexilis* Wild.), из них два вида – тончайшая и гибкая (*C. tenuissima* и *C. flexillis*) – занесены в Красную книгу Российской Федерации, первый как «исчезающий вид», а второй как «вид, сокращающий численность».

Каулиния тончайшая (*C. tenuissima*) – евразийский вид со спорадическим распространением. На Северо-Западе России изредка встречается на северном берегу Финского залива, на песчаном или илистом дне у побережья Невской губы, обычно среди зарослей тростника или камыша, на глубинах до 1,5 м и в небольших водоемах близ побережья. Это погруженный в воду однолетник высотой 50–300 мм, с сильно разветвленными ломкими стеблями. Листья узколинейные, по краю зубчатые, в основании с зубчатым влагалищем, очередные, почти супротивные или мутовчатые. Цветки раздельнополые, пазушные; тычиночные состоят из одной тычинки и двух листочков околоцветника, пестичные – из одного плодолистика без околоцветника. Тычиночные и пестичные цветки расположены на одном растении (однодомные). Плоды узкоэллиптические, односеменные, с ячеистой поверхностью. Вид очень требователен к чистоте и прозрачности воды и поэтому быстро исчезает при ее замутнении и загрязнении.

Каулиния гибкая (*C. flexillis*) распространена в Европе, Азии, Северной Америке в пресных озерах со стоячей водой. Это однолетнее, однодомное погруженное в воду растение. Стебель 8–40 см дл. гибкий, светло-зеленый, нежный, обычно около 1 мм, нитевидный. Листья по краям с многочисленными, очень мелкими (шипикообразными) зубцами; влагалища постепенно сужены к основанию пластинки. Цветки мелкие, раздельнополые; тычиночные цветки с одной тычинкой, пестичные – из одного плодолистика с 2–4 рыльцевыми ветвями. Плоды узкоэллипсоидальные. Цветет в июле–августе. Опыление происходит в воде. Плоды созревают в августе–сентябре. По способу распространения семян – гидро- и зоохор.

Каулиния малая (*Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ.) – водный однолетник. Стебель 25–40 см в длину, ломкий, очень сильно ветвистый, без шипов. Листья узколинейные, шириной 0,5–1 мм, суженные к верхушке, по краям с 6–10 заметными зубцами (рис. 105 Б). Влагалище округлое, притупленное. Плод продолговатый, заостренный. Цветет с июня по июль. Встречается в Европейской части России, на Кавказе, в Западной Сибири и на Дальнем Востоке. Предпочитает водоемы с песчаным дном, стоячей или медленно текущей пресной или солоноватой водой.

Подкласс ЛИЛИИДЫ – LILIIDAE

Порядок ЛИЛЕЙНЫЕ – LILIALES

Семейство КАСАТИКОВЫЕ – IRIDACEAE Juss.

На болотах и берегах водоемов наиболее широко распространены виды рода **касатик**, африканские виды из родов **уотсония** (*Watsonia*) и **сисиринхия** (*Sisyrinchium*) и многие представители других родов этого семейства. Большинство из них – многолетние травы с крупными соцветиями и цветками, мясистыми корневищами и мечевидными листьями. Листья без черешков, имеют влагалищеобразное основание и пластинку с параллельным жилкованием. Цветки венчикообразные, трехмерные, состоят из двух кругов сегментов, различающихся по форме и размерам и суженных у основания в ноготок. Доли внутреннего круга направлены вверх и служат для привлечения насекомых-опылителей. Доли наружного круга, обычно более широкие, отогнутые в стороны, являются посадочной площадкой для них. Каждая доля имеет бородку волосков, которая направляет движение насекомых внутрь цветка. Гинецей синкарпный, из трех плодолистиков. Завязь трехгнездная, с многочисленными семязачатками.

Во флоре водоемов России распространен всего один род – **касатик (*Iris*)**, который представляют два вида – касатик водный и гладкий.

Название рода от латинского *iris* – «радуга», из-за яркой окраски лепестков. Название этому цветку дал Гиппократ, греческий врач (около IV века до н. э.). Своё имя цветок получил в Древней Греции по имени богини Ириды, которая как посланница богов сходила по радуге на землю. В России слово «ирис» появилось как ботаническое название растений во второй половине XIX века, а до этого периода пользовались народным названием «касатик» (листья как коса). Украинцы называют ирисы «петушок» – «півник».



Рис. 106. А – касатик водный; Б – филидрум шерстистый

Касатик водный, или аировидный (*I. pseudacorus* L.), – многолетнее растение с толстым ползучим корневищем и высоким (50–150 см), плотным, в верхней части ветвистым стеблем (рис. 106 А). Листья широколинейные (до 3 см), с ясно заметной срединной жилкой. Соцветие ветвистое, несущее до 4 цветков. Цветки на длинных толстых цветоножках, собраны пучками на разветвлениях стеблях. Наружные доли околоцветника крупные, желтые, внутренние – маленькие, линейные, короче и уже столбика. Плод – коробочка, повислая, продолговато-овальная, с коротким носиком. Цветение в июне – июле; плодоношение в июле – августе. Распространен во всех районах европейской части России (за исключением северо-таежных и арктических районов), в Предкавказье, Западной Сибири и на Дальнем Востоке. Произрастает в воде и у воды, нередко на заболоченных участках с поверхностным и грунтовым подтоплением. Это декоративное, лекарственное, дубильное растение. Корневища содержат эфирное масло, гликозиды, аскорбиновую кислоту, дубильные вещества, флавоноиды. Растение ядовито.

Касатик гладкий (*I. laevigata* Fisch. et С.А. Mey.) – многолетнее корневищное растение менее крупных размеров, до 1 м высотой, с листьями до 1,5 см ширины, без выраженной срединной жилки. Цветки ярко-синие, с желтовато-белым пятном в сере-

дине. Коробочка продолговатая, округло-трехгранная, без носика. Распространено по болотам, старицам рек и берегам озер в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке.

Семейство ФИЛИДРОВЫЕ – PHILYDRACEAE Link

Семейство включает 4 рода и 5 видов, распространенных в Восточной и Юго-Восточной Азии, на острове Гуам, Андаманских островах, в Новой Гвинее и Австралии. Это обитатели затопляемых и временно увлажняемых земель, образующие сообщества по краям болот и ручьев, вблизи водопадов, во влажных оврагах. Наиболее распространен род **филидрум** (*Philydrum*), виды которого встречаются на болотах, намывных песках, а в Индокитае они обычны на рисовых полях и берегах рыбоводных прудов. Род **филидрелла** (*Philydrella*) обычен на морских побережьях Австралии. В Новой Гвинее и в прибрежных гористых районах Восточной Австралии встречаются представители родов **гельмгольца** (*Helmholtzia*) и **ортотилакс** (*Orthotilax*).

Все филидровые внешне похожи на представителей семейства касатиковых. Это крупные клубнеобразующие или коротко- и длиннокорневищные многолетние травы высотой до 1,5 м, лишь филидрелла карликовая (*Philydrella pygmaea* (R.Br.) Caruel.) – растение небольших размеров, от 5 до 15 см. Листья филидровых очень сходны с листьями касатиков – линейные или мечевидные, с хорошо развитым влагалищем. Стебель и ось соцветия у разных видов, как например у филидрума шерстистого (*Philydrum lanuginosum* (Banks et Sol.) Gaertn.), более или менее опушены (рис. 106 Б). Цветки расположены в пазухах прицветников и собраны в простые или метелковидные колосья. Прицветники крупные, овальные или заостренные, превышающие бутон, отгибающиеся при раскрытии цветка. Цветок зигоморфный, из двух крупных внешних сегментов и двух очень мелких внутренних, одной тычинки, приросшей тычиночной нитью к основанию нижнего лепестка и основанию завязи, образующей подобие колонки. Околоцветник венчиковидный, светло-желтого, белого или розоватого цвета у отдельных видов, части его в разной степени сросшиеся. Гинецей из трех плодолистиков, синкарпный или паракарпный. Для растений характерно как самоопыление, так и перекрестное опыление. Плод – растрескивающаяся коробочка с многочисленными семенами луковичеобразной или веретенообразной формы. Семена легкие и плавучие, преобладает гидрохория. Прорастают семена в наземных условиях.

Семейство ПОНТЕДЕРИЕВЫЕ – PONTEDERIACEAE Kunth

Семейство включает 9 родов и 33 вида растений. Это обитатели водоемов и болот в субтропических и тропических областях всего земного шара, но преимущественно в районах с жарким климатом (Южная Америка, Африка, Австралия, Юго-Восточная Азия), хотя есть виды, встречающиеся и на Дальнем Востоке. Центр видообразования понтедериевых – многочисленные реки и озера бассейна реки Амазонки. Исключительно американскими являются роды **понтедерия** (*Pontederia*), **гидротрикс** (*Hydrothrix*) и **евристефон** (*Eurystemon*). С американского континента и большинство видов родов **эйхорния** (*Eichornia*) и **гетерантера** (*Heteranthera*). Страны старого света – ареал рода **монохория** (*Monochoria*). Монотипный род **шоллеропсис** (*Scholleropsis*) – эндемик острова Мадагаскар.



Рис. 107. А – эйхорния, или водный гиацинт; Б – монохория подорожниковая: 1 – общий вид растения; 2-3 – две морфологические формы цветков (а – стерильные тычинки, б – фертильная тычинка, в – столбик); 4 – взаиморасположение фертильной тычинки и столбика в форме «тычинка влево – столбик вправо», (г – «шпорец»); 5 – взаиморасположение фертильной тычинки и столбика в форме «тычинка вправо – столбик влево»; 6 – плод

Представители семейства – типично водные и корневищные воздушно-водные многолетние, реже однолетние растения, средних или крупных размеров, высотой до 1 м. Для многих характерна гетерофиллия: подводные погруженные линейные или узколинейные листья и надводные воздушные различной формы – от ланцетной до широколанцетной с сердцевидным, почковидным и стреловидным основанием. Цветки большинства видов собраны в крупные, возвышающиеся над водой пирамидальные соцветия кисть, колос или метелку. У оснований соцветий имеется покрываловидное влагалище – видоизмененный, лишенный пластинки черешок – филлодий. Околоцветник слегка зигоморфный, яркий, блестящий, фиолетовый или белый, состоит из 6 сегментов в двух кругах. 3–6 тычинок расположены в двух кругах, тычиночные нити, приросшие к трубке венчика. Гинецей синкарпный, завязь верхняя. Опыление перекрестное – энтомофилия. В нижней части завязи развиваются септальные нектарники. Самоопылению препятствует триморфная гетеростилия. Эти три формы цветков различаются размерами (короткими, средними, длинными) тычиночных нитей и столбиков, размерами и окраской продуцируемой пыльцы, окраской околоцветника, размерами рыльцев, опушением тычиночных нитей и плодов.

Цветение непродолжительное. Цветки распускаются рано утром и увядают к вечеру, но часть цветков может раскрываться на второй и даже на третий день. После цветения, независимо от факта опыления, околоцветник скручивается, цветоножки и ось соцветия сгибаются, погружая завязи в воду. Развитие и созревание семян происходит под водой. Плоды у представителей разных родов различные: трехстворчатая многосемянная коробочка или односемянный ореховидный плод. После созревания плоды всплывают, благодаря наличию воздухоносной ткани в околоплоднике. Способы распространения плодов гидрохория, реже орнито- и зоохория.

Значительное место в жизненном цикле всех понтедериевых занимает вегетативное размножение с помощью корневищ и столонообразных побегов. Поэтому растущие в грунте понтедериевые образуют обширные локальные заросли, нередко формируют крупные плавучие островки, иногда препятствующие навигации, рыбной ловле и ирригации.

Эйхорния толстянковая, или водный гиацинт (*E. crassipes*), – плавающее водное растение высотой до 50 см. Своим вторым названием растение обязано красивому соцветию с сильным приятным запахом. Укороченные побеги несут розетку глянцевого листьев своеобразной формы (рис. 107 А). У черешков есть характерные толстые шаровидные вздутия, имеющие приспособительное значение для удерживания растения на поверхности воды.

Это южноамериканское растение более 125 лет назад натурализовалось в тропических и субтропических областях земного шара, став сорняком рисовых полей и серьезно препятствуя судоходству. Впервые водный гиацинт вывезен из Венесуэлы в США в 1884 году, когда демонстрировался как декоративное растение на выставке хлопка, посетители которой активно раскупили его и высадили в своих водоемах. Одна особь водного гиацинта способна за 50 суток образовать до 1000 вегетативных отпрысков. Поэтому гиацинты быстро распространились по рекам и каналам всей округи, затем в странах Африки, Азии, в Австралии, на Каракумском канале в Туркмении.

В странах Южной и юго-восточной Азии водный гиацинт сильно засоряет рисовые поля. В настоящее время остро стоит проблема инвазии этого растения, поскольку его плотные аросли иногда полностью останавливают навигацию, нарушают нормальную аэрацию воды, способствуют заболачиванию. Образующийся в результате гниения гиацинтов торфоподобный слой может быть толщиной 2–3 м. В таком грунте созданы идеальные условия для прорастания семян, которые тысячами накапливаются в жидкой грязи и дают многочисленные всходы. Механические, биологические и химические методы борьбы с заносным растением оказались безуспешны. Один из способов уменьшить биомассу – использовать ее в качестве растительного ресурса: зеленого удобрения, на корм скоту и производство бумаги. Есть сведения о том, что растение способно усваивать фенольные соединения, его, как способное к абсорбции и фильтрации взвешенных частиц, рекомендуют выращивать в сточных водах. Это популярное аквариумное растение. В северных странах оно украшает водоемы в оранжереях и выращивается в ботанических садах.

Ареал рода **монохория** (*Monochoria*), объединяющего 3–4 вида, охватывает тропические и субтропические районы Африки, Австралии, Юго-Восточной и Восточной Азии, заходит на север вплоть до российского Дальнего Востока, где 2 его вида (монохория Корсакова – *Monochoria korsakovii* Regel et Maak и монохория подорожниковая – *M. plantaginea* (Roxb.) Kunth) обитают в Приморье и в среднем течении Амура.

Монохория Корсакова (*M. korsakovii*), произрастающая в Приморском крае и на юге Хабаровского края, – обычный сорняк рисовых полей. Это однолетнее растение высотой до 50 см, прикорневые листья на длинных черешках, листовая пластинка яйцевидно-сердцевидная 12 см длиной и 1,5–9 см шириной. Стеблевых листьев – два, и они более мелкие, чем прикорневые; верхний лист нередко представлен лишь слегка вздутым покрывалообразным влагалищем (на более глубоких местах в водоёмах иногда встречаются растения только с плавающими ланцетными и даже линейными листовыми пластинками, т.е. истинные гидрофиты). Соцветия конечные, кистевидные, расположенные на длинном цветоносе, их количество варьирует от 5 до 9, а число цветков в каждом из них может достигать 25. Цветки синие, слегка неправильные (зигоморфные), 18–35 мм в диаметре, с 6 тычинками, приспособленные к перекрестному опылению. Насекомые (пчелы, шмели, осы) посещают цветки ради нектара, который вырабатывается нектарниками, расположенными в нижней части завязи. Продолжительность жиз-

ни цветка у монохории невелика; обычно он распускается рано утром и к вечеру увядает. Количество одновременно раскрывающихся цветков в соцветии может быть от 3 до 5, другие раскрываются на второй–третий и последующие дни периода цветения. Общая продолжительность цветения растения монохории длится около одного месяца – с августа и по начало сентября. После цветения цветонос наклоняется к воде, а затем, надломившись, погружает соцветия с зелёными плодами в воду. Плод – трехстворчатая многосемянная яйцевидно-коническая коробочка. После созревания коробочки долгое время плавают на поверхности воды. Их плавучести способствует богатая воздухоносными полостями ткань околоплодника. Семена мелкие длиной 1–1,5(2) мм. Великолепное декоративное растение для разведения в садовых водоемах при оформлении прибрежной зоны или для неглубоких мелких акваторий.

Монохория подорожниковая (*M. plantaginea*) менее декоративна, отличается меньшими размерами, и соцветие едва выступает из влагалища стеблевого листа (рис. 107 Б). Виды монохории считаются лекарственными растениями [Шретер, 1975; Растительные ресурсы, 1994; Пшенникова Л.М.: <http://botsad.ru/085.htm>].

Порядок СИТНИКОВЫЕ – JUNCALES Семейство СИТНИКОВЫЕ – JUNCACEAE Juss.

Среди представителей семейства ситниковых к типичным обитателям водно-болотных экосистем относится широко распространенный род **ситник (*Juncus*)**¹⁰.

Название рода произошло от латинского *jungere* – сплестать, в связи с использованием растений в качестве материала для плетения корзин, циновок и пр. Большинство видов обитает в северном полушарии, растут по открытым избыточно увлажненным местам, заболоченным лугам, берегам рек и озер, отмелям и морским побережьям.

Ситники – однолетние или (чаще) многолетние травянистые растения с симподиально нарастающим, сильно укороченным или удлинённым корневищем, нередко образующим плотные дерновины. Стебли многочисленные, прямостоячие. Листья линейные, плоские, полуцилиндрические, цилиндрические; нижние обычно чешуевидные. Микроструктура стебля и листьев у разных видов различается (рис. 108). Стебли некоторых ситников, например ситника искривленного (*J. inflexus* L.), имеют по-

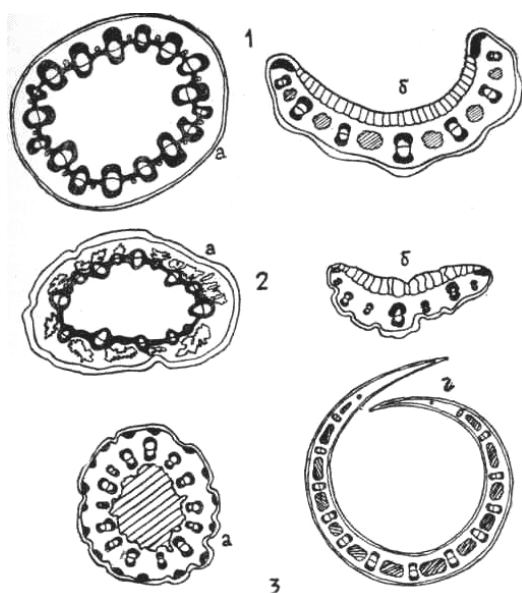


Рис. 108. Анатомическое строение: 1 – ситник сплюснутый, 2 – с. скученноцветковый, 3 – с. игольчатый, (а – стебель, б – лист) [из: Новиков, 1978]

лости, разделенные перегородками из губчатой ткани (рис. 109 А, 3).

Соцветия цимозные, метельчатые, щитковидные или головчатые, с развитыми в той или иной степени кроющими листьями. Обоеполые цветки расположены на веточках соцветия по одному и снабжены при основании двумя прицветничками либо скучены в пучки, и каждый цветок в пучке снабжен при основании одним прицветничком. Все

¹⁰ При характеристике рода ситник (*Juncus*) использованы материалы из работы: Новиков В.С. Род ситник // Биологическая флора Московской области. Вып. 4. М., 1978. С. 3–51.

вместе прицветники образуют общую обертку пучка. Ситники – ветроопыляемые растения, некоторым видам свойственна автогамия и клейстогамные цветки. Самоопылению многих видов препятствуют протогиния.

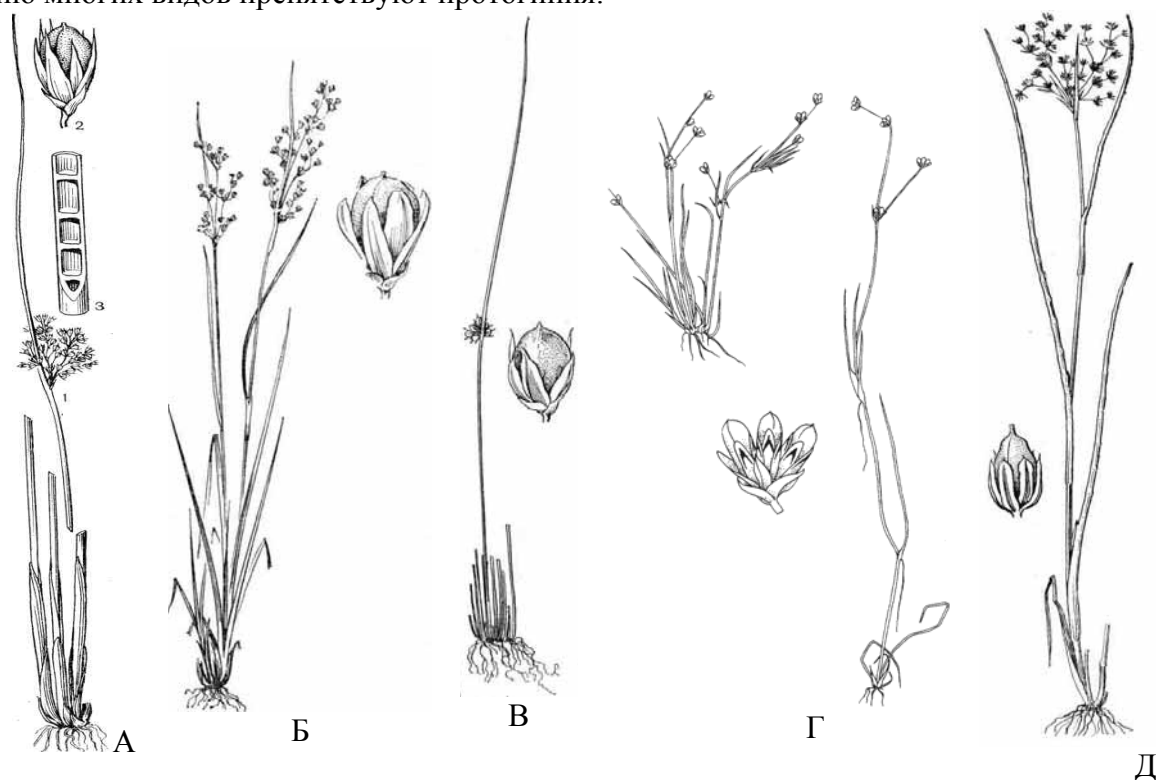


Рис. 109. А – ситник склоняющийся: 1 – общий вид, 2 – коробочка с околоцветником и прицветником, 3 – часть стебля в продольном разрезе; Б – с. сплюснутый, В – с. нитевидный; Г – с. луковичный; Д – с. членистый

Плоды – многосемянные коробочки, раскрывающиеся тремя створками, сохраняющие после цветения околоцветники. Коробочки варьируют по форме и размерам, что служит диагностическим признаком у многих видов. Семена мелкие, распространяются разными способами: посредством зоо-, орнито-, гидро-, анемохории. У многих видов оболочка семян во влажную погоду набухает и ослизняется, благодаря чему они могут прилипать к животным, человеку, транспорту и переноситься на значительные расстояния.

Ситники – большей частью гигрофиты, встречающиеся в достаточно увлажненных, открытых, слабозадерненных или незадерненных местах. Растут, как правило, в условиях ослабленной конкуренции: по берегам водоемов и морским побережьям, на обнаженных грунтах в тундрах и по каменистым участкам горных тундр, на низинных болотах и заболоченных лугах. Многие из них часто имеют вторичное местообитание: по обочинам дорог, кюветам, канавам, карьерам. Как правило, эти растения избегают затененных участков.

Род распространен преимущественно в умеренных широтах обоих полушарий, хотя некоторые виды встречаются в высокогорных районах тропических и субтропических областей.

Практическое применение ситниковых связано с использованием на корм животным, в качестве волокнистого и подделочного сырья. По питательности сено хорошего качества (надземная масса содержит до 15,2% протеина от абсолютно сухого вещества), но поедаемость на пастбище слабая. Лишь молодые побеги поедаются оленями, кроликами, овцами и козами. Ситник развеситый (*J. effusus* L.) культивируется в Японии и Китае и используется для плетения циновок. Корни ситника черного (*J. atratus* Krock.) используют в качестве сырья для изготовления щеток.

Во флоре России встречается 31 вид ситников. Из них шесть видов являются однолетниками: это ситник мелководный (*J. tenageia* Ehrh. ex L. fil.), амурский (*J. amuricus* (Maxim.) V. Krecz. et Gontsch.), скученноцветковый (*J. nastanthus* V. Krecz. et Gontsch.), лягушачий (*J. ambiguous* Guss.), жабий (*J. bufonius* L. рис. А.) и тонкий (*J. tenuis* Willd.). Ниже приведем описание многолетних и однолетних видов (по одному из каждой группы), развитие которых связано с увлажненными или влажными местообитаниями (берега водоемов, песчаные отмели, травяные болотца, сырые луга).

Ситник сплюснутый (*Juncus compressus* Jacq.) – многолетнее травянистое растение с ползучим горизонтальным корневищем, образующее более или менее рыхлые дерновины. Надземные побеги несут до 8 листьев, из которых 2 нижних – чешуевидные, светло-бурые, а остальные – с развитой листовой пластинкой до 2 мм ширины, на конце тонкозаостренной. Листья короче стебля. Они расположены в его основании, лишь один, верхний, отходит примерно от его середины. Стебли округло-сплюснутые, многочисленные, зеленые, от 10 до 50 см высоты (рис.109 Б).

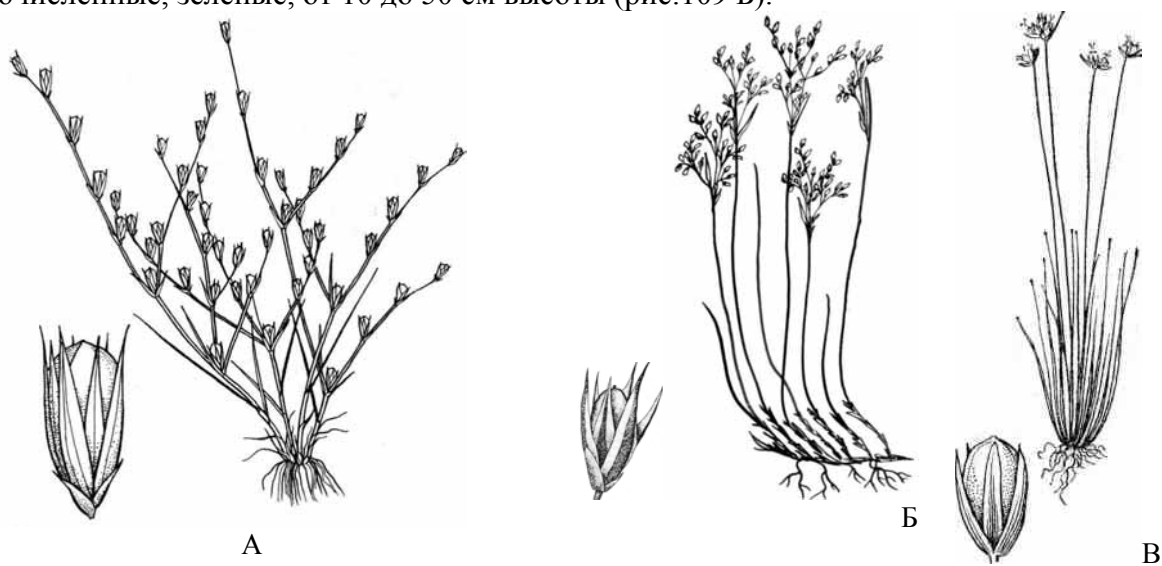


Рис. 110. А – ситник жабий; Б – ситник Жерара; В – ситник трехчешуйный [по: Губанов и др., 1982]

Соцветие щитковидно-метельчатое, до 8 см в длину, с густо расположенными цветками на концах веточек соцветия. Цветоножки длиной от 0,5 до 6 мм. Кроющий лист длиннее соцветия, с развитой пластинкой. Цветки размером до 2,5 мм, в основании с широкояйцевидными, тупыми, перепончатыми прицветничками, которые в 3 раза короче цветков. Листочки околоцветника равные, зеленовато- или темно-бурые, в середине буровато-зеленые, по краю пленчатые, тупые; наружные продолговато-эллиптические, часто загнутые внутрь, внутренние – продолговато-яйцевидные.

Коробочка длиннее околоцветника, округло-трехгранная, буреющая, блестящая, наверху округлая, до 3 мм в длину, с очень коротким носиком. Семена бурокоричневые, овальные или яйцевидные, почти симметричные, суженные в ножку и в короткий, туповатый или заостренный носик. Цветение в июле – августе, плодоношение в июле – сентябре.

Это евроазиатский вид, общий ареал включает Европу, Кавказ, южные районы Сибири, Среднюю Центральную Азию, Японию, Китай, Монголию. В европейской части бывшего СССР распространен во всех районах, кроме Арктики, заходя лишь в самые южные ее районы.

Ситник жабий (*Juncus bufonius* L.) – однолетнее растение с мочковатой корневой системой, высотой от 5 до 35 см. Стебли многочисленные (до 20 и более штук), прямые или приподнимающиеся, от основания или от середины ветвистые (рис. 110 А). Листья

узкие, плоские, шириной до 2 мм, короче стебля, из них один, чешуевидный, до 7 мм в длину, а два других – с развитой листовой пластинкой и рыжевато-оранжевыми или светло-коричневыми влагалищами. Почек возобновления две, они закладываются в пазухах второго и третьего листьев. Придаточные корни мелкие и тонкие, до 5 см в длину и толщиной менее 0,25 мм, опушенные белыми корневыми волосками. Соцветие цимозное, вильчато разветвленное, растопыренное или несколько сжатое, с 3–5 ветвями, из которых 2 нижние удлиненные, ветвящиеся, а другие – более короткие и в большинстве случаев простые. Цветки одиночные, у основания с двумя широкояйцевидными тупыми или короткозаостренными прицветничками, длиной до 2,8 мм. Листочки околоцветника узколанцетные или ланцетные, округлокилеватые, зеленые или буроватые, по краю ши-рокобелоперепончатые, неравные: наружные шиповиднозаостренные, длиной 4,5–8 мм, внутренние – короче и шире, острые, 4–5,5 мм в длину. Тычинки размером 1,2–2 мм, пыльники равны нитям или короче их. Завязь неполно 3-гнездная с многочисленными семязачатками и центральными краевыми плацентами. Рыльца плоские, наверху двураздельные. Коробочка эллиптическая, 3,6–4,5 мм длиной и шириной до 2 мм, от середины постепенно суженная, островатая или притуплённая, красно- или светло-бурая, вскрывающаяся створками, несущими посередине перегородки. Семена коричневые, на свету желтые, эллиптические или яйцевидные. Цветение в мае – августе, плодоношение в июне – сентябре.

Это космополит, в Южной Америке и Австралии, по-видимому, заносное растение. Один из самых распространенных видов по всей европейской части России, кроме северных районов Арктики.

Порядок СОКОВЫЕ – CYPERALES Семейство СОКОВЫЕ, или СЫТЕВЫЕ – CYPERACEAE Juss.

Представители семейства сытевых играют существенную роль в формировании растительного покрова влажных и болотистых территорий всех климатических поясов. Они имеют разные ареалы, одни, например виды из рода **осока** (*Carex*), характерны для умеренных и холодных областей, а другие – для тропических и субтропических. В составе мировой водной флоры это семейство представлено 276 видами из 33 родов.

Большинство сытевых растений имеют трехгранные стебли и трехрядно расположенные листья. Это многолетние, двулетние и однолетние травы. Цветки одиночные или собранные в колоски, головки или пучки, нередко сгруппированные в сложные соцветия. Цветки мелкие, невзрачные, обоеполые и однополые, с щетинковидным околоцветником или без него. Тычинок чаще три, завязь одногнездная, столбик один, с 2–3 рыльцами. Растения одно- или двудомные. Плоды трехгранные и плосковыпуклые или сплюснутые орешки.



Рис. 111. А – осока береговая; Б – осока ложносытевидная; В – осока богемская [по: Губанов и др., 1982]

На территории России распространено 114 видов из 15 родов семейства сытевых. Наибольшим числом видов (36) представлен род осока (*Carex*). Важнейшими особенностями сформированных побегов осок являются трехгранные в поперечном сечении оси, полые или сплошные, без вздутых узлов стебли. Листорасположение трехрядное, листовые влагалища замкнутые; влагалищно-пластиночное сочленение снабжено язычком. В почкосложении листья вдоль сложенные. Как и у большинства однодольных, главный корень осок нормально развивается и функционирует только у проростков. Одновременно с ним развиваются и придаточные корни. Если субстрат представлен как водным, так и почвенным «слоями», наблюдается диморфизм корней: водные корни тоньше и сильнее разветвлены, чем почвенные (например, у осоки острой – *Carex acuta*) [Алексеев, 2000]. Цветки собраны в разнообразные соцветия (рис. 111 Б, В): метельчатые и кистевидные, колосовидные, как, например, у осоки береговой и ложносытевидной (*C. riparia* Curt., *C. pseudocyperus* L.) или головчатые, как у осоки богемской (*C. bohemica* Schreb.). Строение соцветий и его габитус – важный диагностический признак осок [Алексеев, 2000]. У всех представителей этого рода однополые цветки без околоцветника. Пестичный цветок заключен в замкнутый прицветничек – мешочек, в котором позднее развивается плод – орешек.

Таксономический состав рода **камыш** (*Scirpus*) определяется по-разному, некоторые авторы к этому роду относят и род клубнекамыш (*Bolboschoenus*). Систематика этих родов за последние годы претерпела существенные изменения. Так, во «Флоре СССР» (1935) отмечалось 17 видов камышей и 3 вида клубнекамыша, а во «Флоре водоемов России» [Лисицына, Папченко, 2000] указано соответственно 22 и 4 вида.

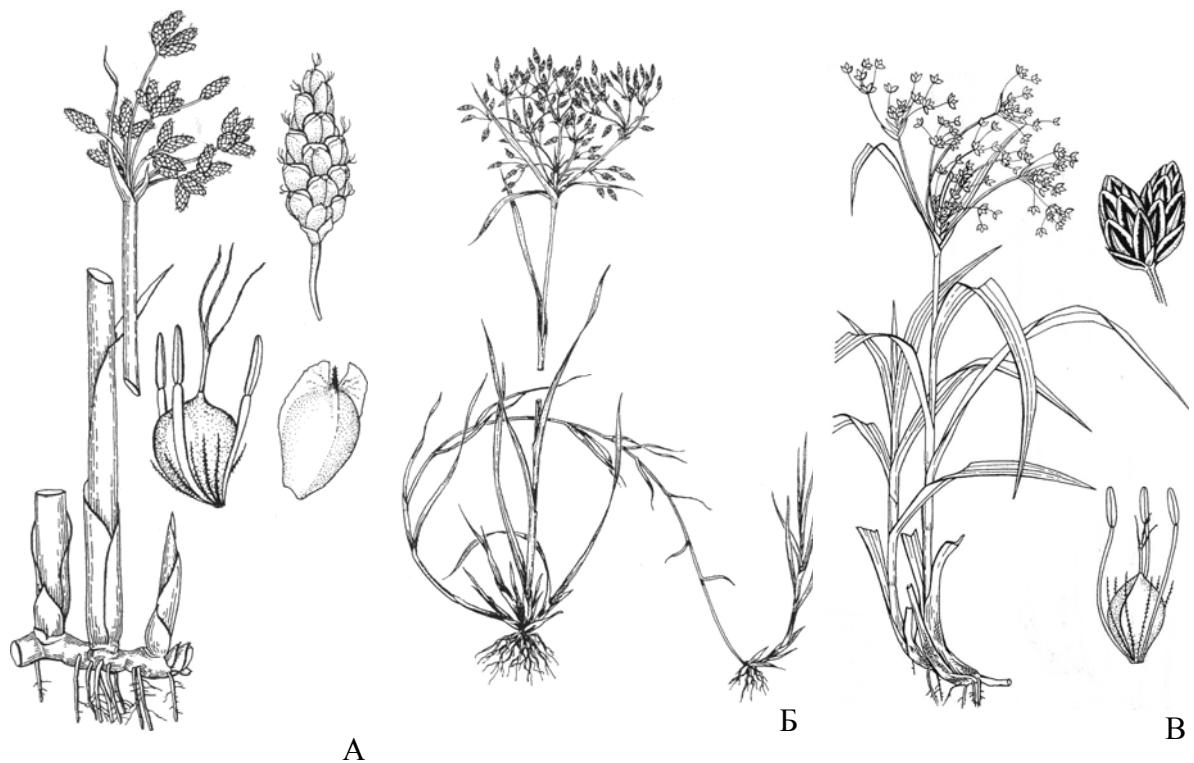


Рис. 112. А – камыш озерный, Б – камыш укореняющийся; В – камыш лесной [по: Губанов и др., 1982]

Большинство видов камышей широко распространено в пределах России. На Дальнем Востоке встречается 6 видов: линейчатый (*S. lineolatus* Frach. et Savat.), Вихуры (*S. wichuriae* Voeck.), nipпонский (*S. nipponicus* Makino), ситниковый (*S. juncooides* Roxb.), Комарова (*S. komarovii* Roshev.) и малощетинковый (*S. oligosetus* A.E. Kozhevnikov), которых нет в европейской части России. В нашей флоре известно 5 однолетних видов. Кроме двух последних, к ним относятся камыши раскидистый (*S. supinus* L.), щетиновидный (*S. setaceum* L.) с нитевидными стеблями, высотой от 3 до 15 (30) см и черносеменной (*S. melanospermus* C.A. Mey.) высотой 5-10 (20) см. Камыш мелкоплодный (*S. microcarpus* C. Presl) – эндемичный вид, произрастает только по берегам рек Камчатки. Ниже приведем описание трех широко распространенных многолетних видов камышей, различных в экологическом и морфологическом отношении.

Камыш озерный (*Scirpus lacustris* L.) – гелофит, встречается на озерах, реках и водохранилищах на глубине 1–2,5 м. На большой глубине дает подводную форму с тонкими узколанцетовидными листьями [Белавская, 1994]. Это корневищное растение с цилиндрическим темно-зеленым стеблем высотой 50–250 (400) см. Листья чешуевидные, темно- или красновато-бурые, 1–2 верхних иногда имеют короткую узкую пластинку. Соцветие ложнобоковое (вследствие того, что нижний прицветный лист направлен вверх и является как бы продолжением стебля), сжатое, с малым количеством колосков. Колоски скучены на концах веточек по 3–5 (8) штук, 6–15 мм в длину. Кроющие чешуи бурые или красновато-бурые, без бородавочек или с немногими бородавочками, расположенными вдоль средней жилки и на ости. Рылец 3. Цветки обоеполые. Плод – орешек с длинным носиком, трехгранный, широкообратнояцевидный, до 3 мм длиной (рис. 112 А). Цветение в июне – августе, плодоношение в сентябре – октябре. Возобновляется вегетативно (корневищами) и, более редко, семенами. Ежегодный прирост корневища – 1,3–1,5 м. На 1 м² развивается до 150 и более побегов. Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке.

Камыш укореняющийся (*S. radicans* Schkuhr.) – гигрофит произрастает по окраинам торфяных болот, на заболоченных лугах и в лесах, по берегам водоемов, торфяным канавам. Это короткокорневищное растение высотой от 40 до 120 см. Кроме цветonoсных побегов образует и вегетативные дуговидные, укореняющиеся верхушкой побеги (рис. 112 Б). Листья широколинейные, плоские, по краям и по килю шероховатые. Соцветие 10–20 см длиной, раскидистое, с гладкими веточками. Колоски одиночные, расположены на концах гладких веточек соцветия. Кроющие чешуи около 2 мм длиной, черноватые. Околоцветные чешуйки гладкие, в 2–3 раза длиннее орешка, изогнутые и спутанные между собой. Орешек обратно яйцевидный, длиной до 1 мм, с коротким носиком. Цветение в июне – июле, плодоношение в июле – августе. Это – евразийский вид, широко распространен в европейской части России, на юге Сибири и Дальнем Востоке.

Камыш лесной (*S. sylvaticus* L.) – гигрофит, встречается по болотам, берегам водоемов, канавам, сырым и заболоченным лугам и лесам. Корневище расположено горизонтально, стебли высотой от 30 до 120 см, высокоолиственные (рис. 112 В). Листовые пластинки широколинейные, шероховатые по краям и килю. Соцветие верхушечное, раскидисто-метельчатое, многоколосковое. Колоски до 5 мм длиной, яйцевидные, сближенные по 2–5 на концах шероховатых веточек соцветия. Кроющие чешуи черновато-зеленые, килеватые, с зеленой срединной полоской, пленчатые по краям. Околоцветных щетинок шесть, они усажены мелкими шипиками, обращенными вниз. Орешек трехгранный, около 1 мм длиной. Цветение в июне – июле, плодоношение в июле – августе. Это евросибирский вид, распространен в европейской части России, Предкавказье, Западной и Восточной Сибири.

Камыши имеют водоохранное, берегоукрепляющее, декоративное и кормовое значение. Камыш озерный отличается способностью накапливать тяжелые металлы, токсические элементы и соединения [Макрофиты..., 1993]. Перспективен для использования в качестве природного биофильтра, для укрепления и защиты берегов, а также для получения биогаза и органических веществ (спирта, целлюлозы и др.). Камыши малощетинковый и ситниковый являются сорняками рисовых полей.

Род **клубнекамыш** (*Bolboschoenus*) насчитывает около 15 видов, распространенных в умеренных и субтропических областях земного шара и относится к одному из менее изученных в систематическом отношении родов. В водоемах России встречается 6 видов: клубнекамыш морской (*B. maritimus* (L.) Palla), Попова (*B. popovii* Egor.) плоскостебельный (*B. planiculmis* (Fr. Schmidt) Egor.), широкоплодный (*Bolboschoenus latincarpus* Marchold et al.), сизый (*B. glaucus* (Lam.) S.G. Smith), ягара (*B. yagara* (Ohwi) Y.C. Yang et M. Zhan). До настоящего времени существует проблема самостоятельности рода *Bolboschoenus* дискутируется, имеются большие противоречия в отношении объема рода и трактовки его видов [Егорова, Татанов, 2003, Татанов, 2004].

Клубнекамыш морской (рис. 113 А) обитает на мелководьях озер и водохранилищ, на участках с временным затоплением, отмелях и берегах рек. Встречается также в солонатоводных водоемах и на солончаках. Это многолетнее растение, с надземными вертикальными побегами высотой 15–120 см и с подземными длинными горизонтальными корневищами и клубнелуковицами, состоящими из клубневидно утолщенного участка корневища, покрытого снаружи чешуевидными листьями. Стебли трехгранные, выше срединных листьев [Алексеев, 2000]. Листья линейные, с пластинками до 40 см в длину. Соцветие метельчатое, из нескольких колосков, сидящих на удлинённых ножках. Цветки обоеполые. Колоски многоцветковые, 1–2,5(4) см длиной, с длинными прицветными листьями. Кроющие чешуи опушенные, их окраска варьирует от каштановой до коричневой, светло-коричневой и желтоватой. Колосковые чешуи яйцевидные, с глубокой выемкой на верхушке и коротенькой остью в ней. Околоцветные щетинки игловидные, опадающие. Тычинок 3, рылец 2–3, столбик при плоде опадающий. Орешки темно-бурые, на поперечном срезе плоды плоско-выпуклые или неравно двоя-

ковыпуклые. Скульптура поверхности плода бугорчатая. Цветение в июне – июле, плодоношение в июле – августе.



Рис. 113. А – клубнекамыш морской; Б – ситняг болотный; В – сыть бурая [по: Губанов и др., 1982]

Это плюризональный вид, космополит, его общий ареал охватывает Кавказ, Западную и Восточную Сибирь (юг), Среднюю и Восточную Европу, Дальний Восток, Среднюю Азию, Скандинавию (юг), Средиземноморье, Иран, Северную Америку. Растение имеет берегоукрепляющее и кормовое значение, является злостным сорняком рисовых полей.

По всему земному шару распространен род **болотница**, или **ситняг** (*Eleocharis*), насчитывающий до 200 видов, обитающих преимущественно по мелководьям, отмелям, берегам водоемов, старицам и болотам. Среди болотниц есть и плавающие растения. Для всех видов этого рода характерны листья, редуцированные до трубчатых влагалищ. В составе прибрежно-водной флоры России распространено 8 видов болотниц, включая голарктический, плюризональный вид – ситняг болотный (*Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., рис. 113 Б).

Род **сыть** (*Cyperus*) в нашей флоре представляют 8 видов, из них 5 однолетних, в том числе сыть бурая (*Cyperus fuscus* L., рис. 113 В). Род **фимбристилис** (*Fimbristylis*) включает 5 видов, в том числе вид, занесенный в Красную книгу РФ (2005) как сокращающий численность – фимбристилис охотский (*F. ochotensis* (Meinsh.) Kom).

В России одним видом представлены роды: **киллинга** (*Kyllinga kamtschatica* Meinsh.), **сцирпидес** (*Scirpoides holoschoenus* (L.) Soják), **марискус** (*Mariscus hamulosus* (Bieb.) Hooper), **схенус** (*Schoenus ferrugineus* L., рис. Б) и **меч-трава** (*Cladium mariscus* (L.) Pohl), два вида – род **блисмус** (*Blysmus compressus* (L.) Panz. ex Link – блисмус сжатый, рис 114 А и *Blysmus rufus* (Huds.) Link – блисмус рыжий).

Научное название рода *Kyllinga* дано в честь датского естествоиспытателя и ботаника XVII века Петра Киллинга. Киллинга камчатская была впервые описана в 1901 году ботаником Тартусского университета Карлом Фридрихом Мейншаузенем

(К.Ф. Meinshausen (1819 – 1899)), по гербарным образцам, ранее полученным РАН с Камчатки из Малкинских источников от коллектора середины XVIII века садовода Иоханна Георга (Егора) Ридера.

Kyllinga kamtschatica Meinsh. – травянистый однолетник, образующий плотные дерновинки из многочисленных побегов. Стебли 5–10 см высотой, гладкие, при основании – с красно-коричневыми влагалищами. Листья короче или чуть длиннее стебля, 1–1,5 мм шириной, плоские и вдоль сложенные. Соцветие головчатое, из многочисленных тесно сближенных колосков. Прицветных листьев листовидных 2–3, они достигают 5–8 см длиной. В России вид распространен в континентальных районах юга Дальнего Востока: в Амурской области, на юге Хабаровского края и в Приморском крае. Встречается также в Японии и Северо-Восточном Китае (1). На северной границе ареала, на Камчатке, известно всего два местонахождения киллинги камчатской, из которых одно уже уничтожено при строительстве санатория (Начикинские горячие ключи). Сохранилась на термальных местообитаниях Малкинских горячих ключей, на участках с температурой почвы в корнеобитаемом слое 35–38 °С. Вид с C₄-типом фотосинтеза. Находится на грани исчезновения.

Меч-трава обыкновенная – прибрежно-водное корневищное растение высотой до 150 см, образующее дерновины (рис. 114 В). Стебли плотные, цилиндрические, толстые, у основания 1–2 см в диаметре, высокооблиственные. Листья кожистые, до 1,5 см в ширину, килеватые, по краю остропильчатые. Соцветие крупное, метельчатое, прерывистое или более-менее сплошное, из головчатых колосков, скученных по 5-20 (30) в пучки. Цветение в июне–августе, плодоношение в августе – сентябре.

Произрастает по болотистым берегам озер и травянистым болотам, на карбонатной почве. Это редкое европейское растение занесено в Красную книгу РФ (2005), имеет категорию «вид, сокращающий численность». Одним из лимитирующих факторов является высокая требовательность к эдафическим условиям.

Подробные описания ряда представителей семейства Cyperaceae Juss. имеются на сайте, посвященном флоре Северной Америки (<http://www.efloras.org>).



Рис. 114. А – блисмус сжатый; Б – схенус ржавый; В – меч-трава обыкновенная [по: Губанов и др., 1982]

Порядок КОММЕЛИНОВЫЕ – COMMELINALES
Семейство КСИРИСОВЫЕ – XYRIDACEAE C. Agardh

Ксирисовые – растения болот и побережий озер, рек и канав, где они вместе с ситниками, осоками, эриокаулонами образуют плотные заросли. Произрастают в тропических и субтропических областях Америки, Африки, Южной и Юго-Восточной Азии, Австралии и Тасмании. Семейство включает 5 родов и 260 видов растений.

Это невысокие, в большинстве своем многолетние, реже однолетние корневищные или луковичные травы, внешне напоминающие ситники. Листья узкие, линейные или нитевидные, в нижней части переходящие во влагалище, вход в которое иногда прикрыт небольшим язычком. Цветки обоеполые, 3-членные, актиноморфные или слегка зигоморфные; они расположены в пазухах спирально расположенных прицветников и собраны в верхушечные шарообразные или цилиндрические головки, как у **ксириса** витсеноидного (*Xyris witsenioides* Oliv., рис. 115 А). Венчик из трех желтых, реже белых или голубых лепестков. Цветки недолговечны: раскрываясь ранним утром, они вскоре уже опадают. Чашелистики лодочковидные, пленчатые, с килем посередине. Тычинок 3, приросших к лепесткам. Гинецей паракарпный или у основания 3-гнездный, с 3-лопастным рыльцем. Завязь верхняя одногнездная или неясно трехгнездная. Плод – растрескивающаяся коробочка с многочисленными семенами, которые распространяются водой и ветром.



Рис. 115. А – ксирис витсеноидный: 1 – соцветие, 2 – общий вид; Б – майяка длинноножковая [по: Жизнь растений, 1982]

Семейство КОММЕЛИНОВЫЕ – COMMELINACEAE R. Br.

Представители семейства коммелиновых распространены в тропических и субтропических областях обоих полушарий. Лишь немногие виды заходят в умеренно теплые области Восточной Азии и США. В Европе коммелиновые представлены несколькими одичавшими видами. Они произрастают во влажных и заболоченных лесах, по берегам рек и прудов, на затопляемых равнинах, на заброшенных рисовых полях и в лужах, не-

редки на болотах, на мелководьях водоемов и на песчаных морских побережьях. В составе мировой водной флоры 13 видов из 4 родов. Это многолетние, реже однолетние растения с волокнистыми клубневидными корнями, мясистыми, слабыми, узловатыми восходящими стеблями и стеблеобъемлющими продолговатыми или узколанцетными листьями. Цветки обоеполые, на длинных цветоножках, по одному в пазухах листьев или конечные. Околоцветник двойной, из 5-, 4- или 3-членных кругов, правильный, редко зигоморфный. Андроей двухкруговой, но один из кругов стерильный или выпадающий. Три сросшихся плодолистика образуют трехгнездную завязь, развивающуюся в коробочку или сухой невскрывающийся плод. В прибрежной флоре России отмечен один дальневосточный вид – **мардания** Кейсака (*Mardannia keisak* (Hassk.) Hand.-Mazz.), встречающийся на илистых берегах рек и озер.

Семейство МАЙЯКОВЫЕ – MAYACACEAE Kunth

Семейство включает 5 полиморфных видов из единственного рода **майяка** (*Mayaca*), распространенного в Америке, а также на Багамских, Бермудских и Антильских островах. Только майяка Баума (*M. baumii* Gürke) растет в тропиках Западной Африки, на территории Анголы, Заира и Замбии. Это пресноводные, плавающие или полностью погруженные в воду травы с простым или слабым ветвистым стеблем, тонкими корнями и многочисленными очередными нитевидными или линейными листьями и одиночными цветками, как у майяки длинноножкой (*M. longipes* Mart. ex Seub., рис. 115 Б).

Произрастают майяки по берегам прудов, озер, канав, на болотах, предпочитая богатые гумусом почвы и образуя плотные дерновинки. Как и многие водные растения, они образуют крупномерные (до 1 м) водные и более мелкие (2 – 8 см) наземные формы. У наземных особей майяки речной (*M. fluviatilis* Aubl.) листья размером 2–3 мм, у водных – до 1,8 см. Очень мелкие, обоеполые, актиноморфные цветки расположены по одному в пазухах листьев или собраны в зонтиковидные соцветия. Майяка речная имеет клейстогамные цветки, которые образуются в течение всего года, за исключением жарких и холодных периодов. Созревшие плоды растрескиваются тремя створками. Семена распространяются водой, но хорошо переносят высыхание.

Порядок ЭРИОКАУЛОНОВЫЕ – ERIOCAULALES Семейство ЭРИОКАУЛОНОВЫЕ – ERIOCAULACEAE Desv.

Среди разнообразных жизненных форм растений этого семейства значительное количество видов (71) из 6 родов – водные и водно-болотные растения, в их числе представители рода **шерстостебельник** (*Eriocaulon*). К водным видам с частично или полностью погруженными в воду листьями относится индийский эриокаулон щетинолистный (*E. setaceum* L., рис. 116 Б). Цветки однополые, актиноморфные или зигоморфные, по 2–50 собранные в соцветия – шаровидные головки, напоминающие корзинки сложноцветных. Цветки очень мелкие, около 0,25 мм. Околоцветник двойной, 3-х или 2-членный, тычинок 6, реже 4. Плод – 3- или 2-гнездная растрескивающаяся коробочка с многочисленными семенами, распространяющимися водными потоками или животными.

На территории России на берегах озер и травяно-осоковых болотах южных районов Дальнего Востока встречаются 8 видов, включая шерстостебельник уссурийский (*E. ussuriense* Koern ex Regel.) Это небольшое невзрачное однолетнее растение, образующее розетки густорасположенных тонких полупрозрачных листьев и многочисленных головок соцветий на тонких и длинных стрелках (рис. 116 Б). Дальневосточный шерстостебельник Комарова (*E. komarovii* Tzvel.) занесен в Красную книгу РФ как вид, находящийся под угрозой исчезновения.

Подробная информация о другом виде — шерстостебельнике темном (*Eriocaulon atrum* Nakai), произрастающем по днищам пересыхающих болотных мочажин и мелко-водных озер содержится на сайте, посвященном Красной книге Камчатки (В.В. Якубов, О.А. Чернягина)



Рис. 116. А – шерстостебельник уссурийский; Б – шерстостебельник щетинолистный [по: Жизнь растений, 1982]

Порядок ГИДАТЕЛЛОВЫЕ – HYDATELLALES Семейство ГИДАТЕЛЛОВЫЕ – HYDATELLACEAE U. Hamann

Hydatellaceae – небольшое семейство мелких водных или полуводных в основном однолетних трав с центром видовой разнообразия в Австралии. По современным данным ученых из МГУ Д.Д. Соколова, М.В.Ремизовой и их австралийских коллег [2008]¹¹, семейство Hydatellaceae представлено единственным родом **тритурия** (*Trithuria*) с 10 видами в Австралии, одним в Новой Зеландии и одним в Индии. Все виды – растения с линейными листьями, расположенными в базальной розетке. Два вида многолетние (*T. filamentosa* Rodway, *T. inconspicua* Cheeseman), но все другие Hydatellaceae – однолетние, адаптированные, главным образом, к сезонно влажным условиям. *T. filamentosa* растет в умеренных климатах в озерах с постоянным уровнем (новозеландская *T. filamentosa* также попадает в эту группу); *T. submersa* Hook. f., *T. bibracteata* D.A. Cooke и *T. austinensis* D.D. Sokoloff et al. встречаются, главным образом, в эфемерных водоемах в южных частях Австралии; *T. lanterna* D.A. Cooke и *T. konkanensis* Yadav растут в тропических климатах в эфемерных водоемах северной Австралии и

¹¹ Все материалы по характеристике семейства гидателловых взяты из работ:

Dmitry D. Sokoloff, Margarita V. Remizowa, Terry D. Macfarlane, Renee E. Tuckett, Margaret M. Ramsay, Anton S. Beer, Shrirang R. Yadav and Paula J. Rudall Seedling Diversity in Hydatellaceae: Implications for the Evolution of Angiosperm Cotyledons // Annals of Botany. 2008 a. Vol. 101. P. 153–164.

Dmitry D. Sokoloff, Margarita V. Remizowa, Terry D. Macfarlane and Paula J. Rudall Classification of the early-divergent angiosperm family Hydatellaceae: one genus instead of two, four new species and sexual dimorphism in dioecious taxa // Taxon. 2008 б. Vol. 57 (1). P. 179–200.

Индии, соответственно. *Trithuria submersa* – однолетник с прерывистым распространением между Тасманией и юго-восточными и юго-западными частями Австралии. Однолетником северной Австралии является и *T. lanterna*.

Все гидателловые обитают на мелководьях, отчасти выступают из воды или полностью погружены в воду.

Порядок ЗЛАКИ – POALES Семейство ЗЛАКОВЫЕ, или МЯТЛИКОВЫЕ, – POACEAE Barchart

В составе мировой водной флоры к этому семейству принадлежит 190 видов из 59 родов. На территории России по берегам водоемов и на мелководьях произрастает 52 вида мятликовых из 24 родов, в том числе интродуцированные на побережьях водохранилищ североамериканская **цицания** водная (*Zizania aquatica* L.) и восточноазиатская цицания широколистная (*Zizania latifolia* (Grieseb.) Stapf, рис. 117 А). Эти кормовые растения были акклиматизированы с целью увеличения продуктивности и хозяйственной ценности мелководий крупных искусственных водоемов.

Цицания водная достигает 215 см в высоту. Это однолетнее растение ежегодно возобновляется с помощью осыпающихся плодов-зерновок. Первые всходы появляются в конце апреля – начале мая. Основная масса семян прорастает при температуре воды +7...+10°C. Листья образуются в конце мая. Цветение происходит в первых числах июля.

Цицания широколистная – крупный многолетний гелофит, достигающий средней высоты 245 см, максимальной – до 325 см. Растение зимует в виде корневищ и узлов кущения, расположенных под водой, которая предохраняет их от вымерзания. В июле – августе формируются соцветия-метелки, в среднем образуется лишь одно соцветие на 100–120 побегов. Массовое цветение заканчивается 20–25 сентября. Плоды завязываются крайне редко. Отсутствие семенного возобновления компенсируется хорошо развитой способностью к вегетативному размножению с помощью корневищ. Это очень высокопродуктивное растение. Средний урожай биомассы равен 576 ц/га, на отдельных участках повышаясь до 820 ц/га. Растение успешно конкурирует с представителями местной флоры.

Род **тростник** (*Phragmites*) в нашей флоре представлен тремя видами. Одним из наиболее распространенных, играющим важную ценозообразующую роль является тростник южный (*Ph. australis* (Cav.) Trin. ex Steud.). Это многолетнее корневищное растение высотой 80–300 см (рис. 117 Б). Листья плоские, жесткие, по краям острошероховатые. Соцветие метельчатое, состоит из темно-фиолетовых колосков. Цветет в июне – сентябре. Распространен во всех географических районах России, включая Арктику и Дальний Восток. Обычен в поймах рек и на песчаных террасах, по берегам водоемов, рек, озер, в плавнях, на болотах и болотистых лугах. Разреживание сообществ свидетельствует о процессах заболачивания, снижения продуктивности фитоценозов, о процессах засоления грунтов и понижении уровня воды. Растение имеет пищевое, кормовое и промышленное (циновки, маты) значение.

Тростник японский (*Ph. japonicus* Steud.) встречается в Приморье. Его растения образуют стелющиеся, зигзагообразно изогнутые, с волосистыми узлами надземные побеги высотой до 200 см. Тростник высочайший *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabile начал активную экспансию в среднюю полосу европейской части России в начале 90-х годов. Растение имеет побеги высотой более 3 м, крупные листья шириной до 5 см, длинные (до 40 см) и широкие (10–12 см) прямые султанообразные серебристо-палево-коричневые метелки.



Рис. 117. А – цицания широколистная; Б – тростник южный

Род **полевица (*Agrostis*)** представляют два вида: высокая (*A. gigantea* Roth) и побегообразующая (*A. stolonifera* L.). Жизненную форму последней характеризуют как рыхлокустово-столонообразующую с веретеновидным рыхлым соцветием, первой (*A. gigantea*) – как корневищно-рыхлокустовую с удлинено-яйцевидным рыхлым соцветием (Курченко, 2008). *A. stolonifera* – гигрогелофит, имеющий голарктический, плюризональный тип ареала. Распространена в Европе, Азии, Северной Африке. В Северной Америке встречается как заносное и интродуцированное растение. Излюбленные места обитания – периодически или постоянно затопляемые места: канавы, пруды, водоемы со стоячей водой, берега рек и озер. Выделяют две формы этого вида: растущую в воде и растущую по берегам рек и озер, заливаемых водой. Является ценным кормовым растением (рис. 118 А).

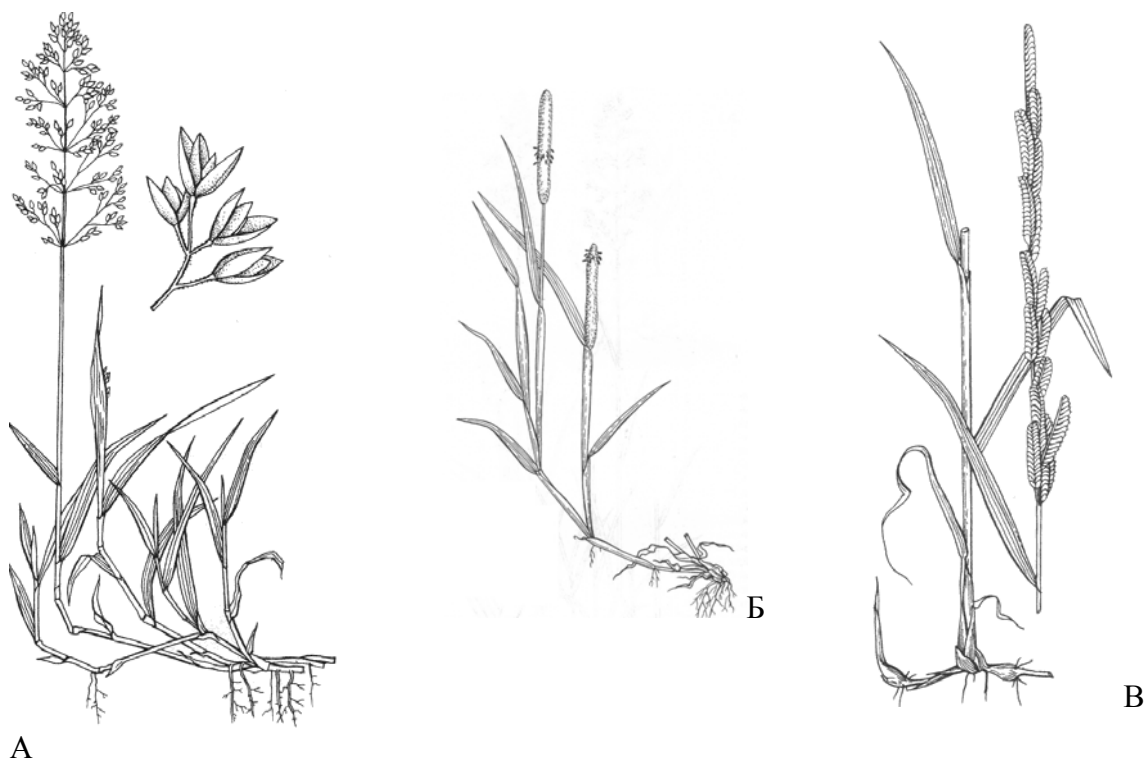
В составе нашей околотоводной флоры содержится 5 широкораспространенных видов рода **мятлик (*Poa*)**. Это мятлики однолетний, расставленный, обыкновенный, луговой и болотный (*Poa annua* L., *P. remota* Forsell., *P. trivialis* L., *P. pratensis* L., *P. palustris* L.).

Род **лисохвост (*Alopecurus*)** представляют 3 широкораспространенных вида: лисохвост коленчатый (*A. geniculatus* L.) и равный (*A. aequalis* Sobol., рис. 118 Б) являются однолетними или двулетними растениями, а тростниковидный (*A. arundinaceus* Poir.) – многолетником.

Род **бекманния (*Beckmannia*)** в прибрежных зонах водоемов представляют 4 вида, это – бекманния северная, восточная, волосистоцветковая и обыкновенная (*B. borealis* (Tzvel.) Probat., *B. syzigachne* (Steud.) Fern., *B. hirsutiflora* (Rochev.) Probat., *B. eruciformis* (L.) Host). Последний род назван в честь И. Бекманна (1739–1811), учителя естествознания в Петербурге, написавшего ботанический словарь. Этот травянистый длиннокорневищный многолетник (рис. 118 В) приурочен к временно затопляемым участкам водоемов, к зонам с поверхностным и грунтовым подтоплением и глубокими органическими илистыми отложениями, а также к галофитным лугам, мезозтрофным солоно-

ватоводным водоемам. Растение имеет кормовое значение, заслуживает культивирования.

Род **манник** (*Glyceria*) включает 9 многолетних видов растений, в том числе пять евроазиатских видов: манники известный, наплывающий, литовский, тростниковый и болотный (*G. notata* Chevall., *G. fluitans* (L.) R. Br., *G. lithuanica* (Corski) Gorski, *G. arundinacea* Kunth, *G. maxima* (C. Hartm.) Holmb), один дальневосточный – манник тонкочешуйный (*G. leptolepis* Ohwi) и 3 вида, распространенные в Сибири и на Дальнем Востоке: манники тонкокорневищный, длинноколосковый и трехцветковый (*G. leptorhiza* (Maxim.) Kom., *G. spiculosa* (Fr. Schmidt) Roshev., *G. triflora* (Korsh.) Kom.).



А

Б

В

Рис. 118. А – полевика побегообразующая, Б – лисохвост равный, В – бекманья обыкновенная [по: Губанов и др., 1982]

Род **вейник** (*Calamagrostis*) включает четыре широкоареальных вида. Это вейники сероватый, ложнотростниковый, пурпурный и незамеченный (*C. canescens* (Web.) Roth, *C. pseudophragmites* (Hall. fil.) Koel., *C. purpurea* (Trin.) Trin., *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., et Schreb.) – многолетние корневищные растения высотой от 40 до 150 см.

По одному виду прибрежных растений содержат 13 родов: **пырей** (*Elytrigia repens* (L.) Nevski), **двуклесточник** (*Phalaroides arundinaceae* (L.) Rausvherth), **тростянка** (*Scolochloa festucacea* (Willd.) Link), **арктофилла** (*Arctophyla fulva* (Trin.) Anderss.), **поручейница** (*Catabrosa aquatica* (L.) Beauv.), **бескильница** (*Puccinella distans* (Jacq.) Griseb.) и другие.

Подкласс АРЕЦИДЫ – ARECIDAE
Порядок РОГОЗОВЫЕ – TYPHALES
Семейство РОГОЗОВЫЕ – TYPHACEAE Juss.

Семейство представлено одним родом **рогоз (*Typha*)**, в котором насчитывается до 20 видов. Название рода произошло от греческого слова *typhos*, что означает «болото». Рогозовые распространены в субарктическом, умеренном и тропическом поясах. Наибольшее количество видов в Евразии, в Америке и Африке обитают 4 вида, в Австралии, Тасмании и Новой Зеландии – 1 вид (рогоз восточный – *T. orientalis* C. Presl). Это воздушно-водные растения, часто образующие чистые заросли. На берегах озер и африканских рек рогозы мешают судоходству, забивают запруды, каналы и другие ирригационные сооружения, мелкие реки. В Португалии и США некоторые виды рогозов считаются злостными сорняками рисовых полей.

По данным Е.В. Мавродиева [1999], все рогозы – это растения, характеризующиеся длинным корневищем с элементами рассеянного или с концентрированным ветвлением, простым или разветвленным годичным побегом и мало или многоосным парциальным кустом. Наибольшую продолжительность жизни имеют парциальные кусты *Typha angustifolia* L. s.l. и *Typha domingensis* Pers. s.l., наименьшую – *Typha latifolia* L. s.str., *Typha laxmannii* Lerech. s.str. и *Typha minima* Funck s.l. Соцветие видов *Typha* гомологично соцветию видов *Sparganium* (об этом семействе см. ниже), в котором оси условно второго порядка срастаются с осью условно первого порядка – главной осью соцветия. В пределах соцветия женские цветки расположены на отдельных колосках, в пределах колосков – по одной или по нескольким спиральям. Женский цветок рогоза имеет околоцветник, состоящий либо из нитевидных фрагментов отдельных листочков, либо из отдельных листочков с утолщенными окончаниями. Мужской цветок рогоза допускает его морфологическую характеристику и как цветка, и как соцветия. Систематическое значение имеют морфометрические и морфологические признаки как женского соцветия, так и мужских цветков. Существенное диагностическое значение имеют некоторые карпологические признаки плодов.

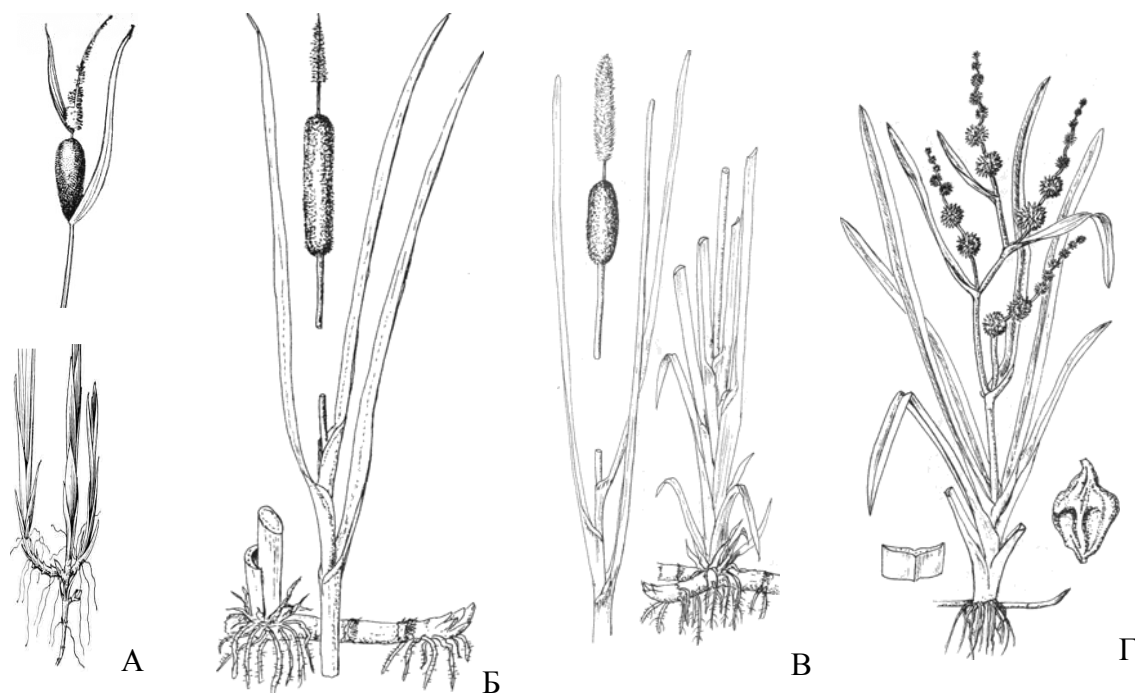


Рис. 119. А – рогоз маленький; Б – рогоз узколистный; В – рогоз Лаксмана; Г – ежеголовник прямой

Плоды рогозовых – мелкие овально-веретеновидные одноорешки, сидящие на длинной нитевидной ножке и несущие на верхушке такого же типа стилодий. От основания ножки отходит пучок направленных вверх волосков (видоизмененный околоцветник), способствующий распространению орешков ветром.

В разнообразии рода *Typha* существенную роль играет гибридизация [Мавродиев, 1999]. На водоемах в пределах России распространено 11 видов и такие гибриды, как *T. x glauca* Gordon (*T. angustifolia* x *T. latifolia*), *T. x geze* Rothm. (*T. angustifolia* x *T. australis*), *T. x smirnovii* E. Mavrodiev (*T. latifolia* x *T. laxmannii*). Рогозы произрастают по топким берегам рек, озер, прудов, заболоченным участкам, в открытой воде образуют густые чистые заросли. Это анемохорные растения, которые часто являются пионерами зарастания водоемов, особенно мелководий водохранилищ, где энергично размножаются вегетативно с помощью корневищ.

Рогоз узколистый (*T. angustifolia* L.) – многолетнее корневищное растение высотой от 1,5 до 4,5 м (рис. 119 Б). Листья двурядные, пластинки их плоские, линейные, превышающие соцветие. Длинноцилиндрическое соцветие состоит из верхушечной тычиночной части и отстоящей от нее на 3–8 см утолщенной коричневой бархатистой пестичной длиной 10–20 см. Цветение в июне, плодоношение в июле – августе. Семена на стебле сохраняются до полугода. Встречается во всех районах европейской части России, кроме арктических, и на большей части Сибири. Распространен по берегам водоемов, на мелководных и отмельных участках с илистыми и песчано-илистыми грунтами. Переносит непродолжительное сильное подтопление и осушение. Образует обширные заросли. Наибольшее число генеративных побегов развивается при глубине водоема 60–90 см.

Рогоз Лаксмана (*T. laxmannii* Lerech.) – многолетнее корневищное растение с цилиндрическими стеблями высотой около 100 см. Листья шириной до 0,7 см, узколинейные, снаружи выпуклые, зеленые. Цветки раздельнополые, собраны в початки. Тычиночный початок обычно в два раза длиннее женской части соцветия, рыхлый, бледно-бурый, бледно-желтый, после высыпания пыльцы опадает. Пестичный до 12 см в длину, 2–2,5 см в диаметре, плотный, эллиптический или продолговато-эллиптический, бурый, светло-бурый. Имеется промежуток между початками (рис. 119 В). Цветение в июне – июле. Распространен по мелководьям водоемов на крайнем юге европейской части России, в южных районах Сибири. Встречается на глубине 30–50 см на илистых и песчано-илистых грунтах. Переносит непродолжительное сильное подтопление и осушение.

Богатые крахмалом корневища рогоза в некоторых районах Восточной Азии используют в пищу в вареном и печеном виде. Из них получают муку, которая близка к картофельной, так как лишена клейковины и состоит почти из одного крахмала. В чистом виде она идет на кисели, для приготовления кваса, для изготовления пудры, в смеси с ржаной или пшеничной мукой – для выпечки хлеба, пряников, бисквитов. Нарезанные на части и высушенные корневища заготавливают впрок. Отвар из корней рогоза используют в народной медицине против цинги. Молодые стебли и корневища служат кормом для ценных охотничье-промысловых животных: ондатры, нутрии, бобра, выхухоли, бурого медведя, кабана. Стебли рогоза применяют как строительный материал, для настила крыш, плетения циновок, корзин, ковриков, матов, оград. Вербками из рогоза подвязывают виноградную лозу. Многочисленные волоски околоцветника («пух») женской части соцветия рогоза используют как упаковочный и набивочный (на подушки, плавательные пояса) материал, а в смеси с шерстью животных – для изготовления фетра. Женские части соцветия имеют декоративное значение и используются для украшения интерьеров.

Семейство ЕЖЕГОЛОВНИКОВЫЕ – SPARGANIACEAE Rudolphi

Семейство включает 22 вида единственного рода **ежеголовник** (*Sparganium*). Его название, произошедшее от греческого слова *sparganon* – «лента», что отражает форму листьев растений. Представители рода широко распространены в субарктических и субтропических областях северного полушария. В южное полушарие (Австралия и Новая Зеландия) заходят всего 2 вида.

На территории России встречается 16 видов, имеющие разные ареалы. Известны европейские, евросибирские, дальневосточные (*S. kawakamii* Hara, *S. stenophyllum* Maxim. ex Meinsh., *S. japonicum* Rothert, *S. coreanum* Lévl.) виды и один арктический (*S. probatovae* Tzvel.).

Это, как правило, малолетники вегетативного происхождения, имеющие тонкое шнуrowидное корневище, несущее клубневидные структуры (например, *S. gramineum* Georgi, *S. erectum* L.). Последние представляют собой верхушечную почку корневища, ось которой разрастается и паренхиматизируется. Побеги простые или ветвистые, ползучие (*S. rothertii* Tzvel.), прямостоячие или плавающие (*S. angustifolium* Michx., *S. gramineum* Georgi). Иногда они мощные, высотой до 150 см, как у ежеголовника прямого (*S. erectum* L., рис. 119 Г) или слабые и тонкие, от 8 до 30 см у ежеголовника малого (*S. minima* Funck). Листья плавающих форм обычно плоские. Стеблевые листья у прямостоячих форм килеватые, несколько превышающие стебель и постепенно переходящие в кроющие листья соцветия.

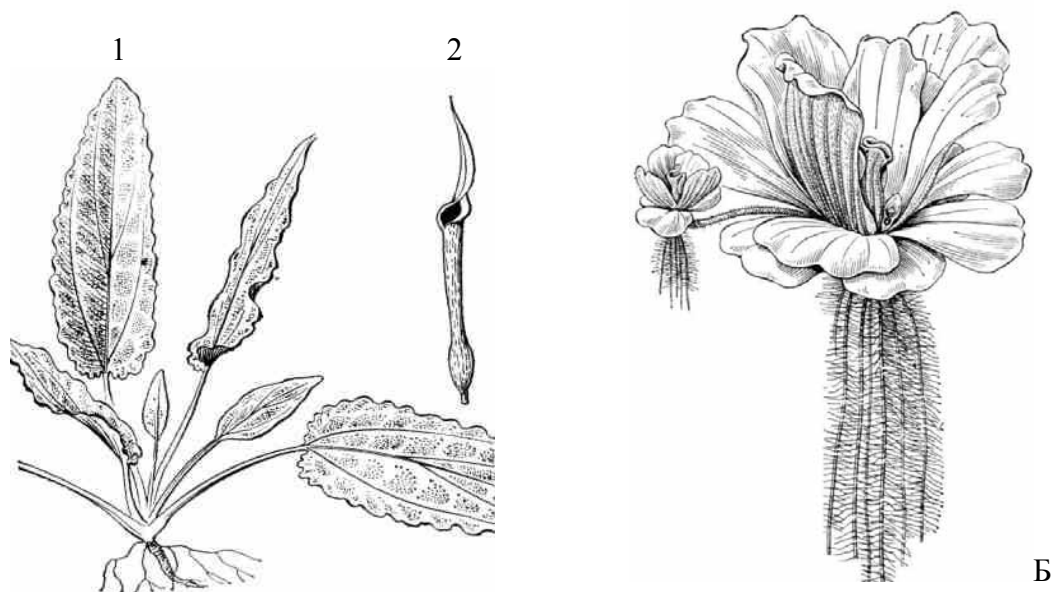
Так, у ежеголовника всплывшего (*S. emersum* Rehm.) длина соцветия, организованного по типу кисти с флоральными единицами – пазушными головчатыми соцветиями из однополых цветков, в среднем составляет $28,4 \pm 1,0$ см. Женские соцветия располагаются на ножках, частично сросших с цветоносом, и повернуты на 20° относительно друг друга. Выше располагаются мужские соцветия, находящиеся в сидячем положении на общей оси. Каждая головка имеет кроющий лист – брактею. Длина участка с мужскими соцветиями достигает 11 см. В местах прикрепления мужских головок главная ось соцветия часто имеет извилистую структуру. В базальной части ось с мужскими соцветиями может отклоняться на 160° , в средней – на 120° , а на самой вершине – до 90° . Созревание женских соплодий происходит в конце июля – начале августа. Плод ежеголовника – сухая верхняя псевдоморфная костянка. По нашим данным, количество плодиков в соплодиях колеблется от 168 до 171, независимо от места положения соплодия на цветоносе. В среднем диаметр соплодий достигает $2,2 - 2,3 \pm 0,3$ см [Лапиров, Беляков, 2010].

Ежеголовники встречаются по берегам рек и озер, прудов и водохранилищ, нередко в воде, на обводненных мочажинах болот.

Порядок АРОННИКОВЫЕ – ARALES Семейство АРОИДНЫЕ – ARACEAE Juss.

Ароидные распространены в тропических и субтропических областях обоих полушарий, а также в умеренных областях, но имеют здесь значительно меньшее видовое разнообразие. В составе водной флоры мира это семейства представлено 139 видами из 24 родов. Это болотные или водные травы с клубнями или корневищами. Листовые пластинки растений простые, влагалищные, без черешков. Соцветие – початок, состоящий из мелких невзрачных 3–9 или многочисленных (более 500) цветков без прицветников, с видоизмененным кроющим листом – покрывалом, нередко имеющего форму околоцветника. Нижняя часть початка состоит из женских цветков, верхняя – из мужских, а в области их контакта возникает зона стерильных цветков. Покрывало выполня-

ет защитную функцию, служит для привлечения насекомых-опылителей или, как у криптокорин, препятствует самоопылению и предохраняет соцветие от намокания.



А
Рис. 120. А – криптокорина Вендта: 1 – общий вид, 2 – цветок; Б – пистия телорезовидная

Род **криптокорина** (*Cryptocoryne*) включает более 50 видов, распространенных в тропической зоне Азиатского континента, на острове Шри-Ланка, на островах Малайского архипелага и в Новой Гвинее. Это преимущественно земноводные, но развивающиеся как плавающие, погруженные и наземные растения с яркими соцветиями, возвышающимися над водой. Многие разводятся как декоративные аквариумные растения. В связи с водным образом эти небольшие цельнолистные корневищные травы жизни имеют специфические особенности в строении соцветий. Покрывало соцветия криптокорины Вендта (*C. wendtii* De Wit) имеет вид двухкамерной трубки с несколько вздутой нижней частью, внутри которой находится початок (рис. 120 А). Так, находясь ниже уровня воды, он защищен от намокания. Открытый во время цветения конец трубки позволяет насекомым проникать в соцветие и опылять его цветки. Роль привлечения насекомых выполняют осмофоры – стерильные ароматные подушечки, в которые преобразован внутренний круг женских цветков. Выше них расположены мужские цветки, состоящие из двух тычинок. Нижняя часть трубки покрывала отделена клапаном, который открывается перед женской фазой цветения. Привлеченные цветом покрывала и ароматом, исходящим от подушечек, насекомые проникают в соцветие. До опыления клапан не позволяет им выбраться назад, но после опыления упругость трубки и клапана понижается, и насекомые могут выбраться наружу. Плоды у криптокорин – коробочки с семенами, развивающимися внутри семенной кожуры (вивипария). К моменту раскрытия коробочки и освобождения семян от плода в них полностью формируются проростки. Через год развившееся из этого семени растение способно к образованию соцветия. Однако в естественных условиях криптокорины чаще размножаются корневыми отпрысками и корневищами.

Наиболее специализированные признаки адаптации к водной среде имеет род **пистия** (*Pistia*) и его единственный вид пистия телорезовидная (*P. stratiotes* L., рис. 120 Б). Это свободноплавающее пресноводное растение, несущее розетку нежных плавающих серо-зеленых листьев и множество погруженных перистых корней. Листья лопатовидные, суженные к основанию. Почти параллельные боковые жилки сверху вдавлены, отчего лист кажется гофрированным, но на нижней поверхности они выступают в виде

ребер. Такая конструкция придает листу устойчивость, а хорошо развитая воздухоносная ткань увеличивает его плавучесть. Короткие сероватые волоски защищают лист от намокания, играя роль водоотталкивающей ткани. Среди скученных на стебле листьев едва заметны зеленоватые волосистые соцветия, обычно не превышающие в длину 2 см. Початок находится внутри покрывала, он чуть больше сантиметра, имеет единственный женский цветок, завязь которого несет многочисленные семязачатки, и 2–8 мужских цветков со сросшимися тычинками. Несмотря на отсутствие или ограниченность перекрестного опыления, пистия развивает полноценные семена, но значительно быстрее размножается вегетативно, с помощью столонов, развивающихся в пазухах низовых листьев. На концах столонов возникают новые особи, в свою очередь образующие новые столоны.

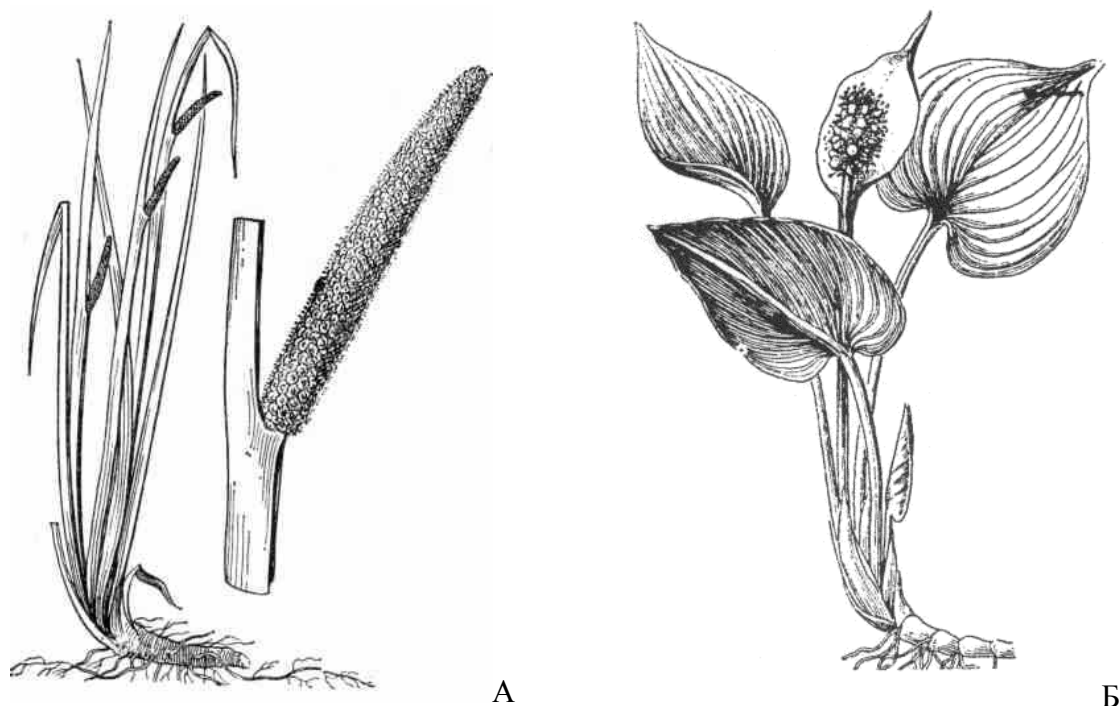


Рис. 120. А – аир обыкновенный; Б – белокрыльник болотный

Пистия в естественных условиях ведет себя крайне агрессивно. За короткий промежуток времени она может покрыть полностью зеркало воды небольшого водоема, значительно увеличивая расход воды, изменяя газообмен в водоеме и способствуя заболачиванию. В отдельных районах десятки километров водной поверхности покрыты пистией, что затрудняют судоходство. Пистия сильно засоряет посеы риса. Она создает благоприятные условия для жизни москитов и способствует их размножению. Семена и вегетативные части пистии переносятся на большие расстояния птицами, что приводит к активному распространению растения в Африке, Индии, Южной Америке.

В последнее время стали известны факты обитания этого вида в Европе. Во второй половине XX века пистия была встречена в водоемах Нидерландов, Германии и Дании. В 1989 г. более 70 экземпляров обнаружено в сплаvine тростника на одном из внутренних водоемов г. Астрахани (ерик Казачий). Летом 1991 г. пистия отмечена во всех внутренних водоемах Астрахани. Известно местонахождение этого вида в затонах р. Усмани (Воронежская обл.), где в жаркое лето 2002 года наблюдалось быстрое его размножение и расселение по реке. В 2006 г. пистия впервые отмечена в пруду г. Самары среди зарослей элодеи канадской и рогоза широколистного, произрастающих на глубине до 50 см. Скопления розеток пистии состояли из 32 особей. Самые крупные эк-

земляры формировали по 7 листьев и не превышали 5 см в диаметре. Возможно, что растение занесено в водоем из аквакультуры.

В 2007 г. впервые описана первая успешная перезимовка этого растения в умеренной климатической зоне Центральной Европы – в термальном ручье Топла в Словении. При этом в конце вегетационного сезона были сформированы новые столоны. В течение зимы старые розетки распались, выжили только молодые розетки, кроме того, новые розетки сформировались на столонах. К цветению растения перешли в течение апреля-августа и даже в декабре имели жизнеспособные семена.

Из семейства *Araceae* на территории России встречаются роды *Acorus* L., *Lysichiton* Schott и *Calla* L., каждый представлен одним видом (Лисицына, Папченков, 2000).

Род **аир** (*Acorus*) широко распространен во внетропических областях Северного полушария. Название рода происходит от греческого слово *acoron* – «глазное яблоко», так как в древности аир применяли для лечения глазных заболеваний.

Acorus calamus L. (аир болотный) травянистое малолетнее короткокорневищное симподиально нарастающее растение. Он распространен в Евразии и Северной Америке; в европейской части России, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Аир – теплолюбивое растение (рис. 120 А), обитающее на мелководьях водохранилищ, озер, рек, прудов, стариц, канав, проток; большей частью в воде на глубине до 80 см [Лисицына и др., 2009]. По данным ряда зарубежных ученых, на основе пloidности и географического распространения этот вид был классифицирован как диплоидный ($2n = 2x = 24$) в Северной Америке, триплоидный ($2n = 3x = 36$) в Европе, тетраплоидный ($2n = 4x = 48$) в Восточной Азии, Индии и Япония) и гексаплоидный ($2n = 6x = 72$) в области Кашмир, на крайнем севере Индийского субконтинента. Корневища и листья обладают антимикробной и антигрибковой активностью. Главная ценность аира – эфирное масло азарон (β – азарон), которое использовалось для приготовления духов, для ароматизации мыла и кремов и в медицине. Традиционно оно применялось для лечения таких заболеваний, как диспепсия, метеоризм, кашель, лихорадка, астма. В настоящее время в медицине его используют как тонизирующее и желудочное средство. Корневище содержит до 4% эфирного масла, дубильные вещества, смолы, аскорбиновую кислоту, гликозид акорин. В Западной Европе его используют для изготовления ликеров и водок.

Монотипный род **белокрыльник** содержит единственный вид белокрыльник болотный (*Calla palustris* L.). Это голарктический бореальный вид, широко распространённый на территории Евразии и Северной Америки. Н.Н. Цвелёв определяет его ареал как циркумбореальный умеренный. На территории России встречается в Европейской части (включая арктические области), обычен в нечерноземной полосе (к югу встречается реже); во всех районах Западной и Восточной Сибири; на Дальнем Востоке (Амур, Камчатка, Сахалин, Курильские острова) [Лисицына, Папченков, 2000]. По жизненной форме *C. palustris* – травянистый вегетативно-подвижный явнополицентрический летне-зелёный малолетник вегетативного происхождения; поликарпик; гемикриптофит [Вишницкая, 2009]. Соцветие *C. palustris* – цилиндрический или овальный початок (рис. 120 Б) около 3–4 см длиной, покрытый неоппадающим покрывалом, верхняя сторона которого белая, нижняя – зеленоватая. Цветки обоеполые либо раздельнополые, голые, без околоцветника. Плод паракарпный, многосемянный, сочный – верхняя ягода. При созревании она становится красной и ослизняется. В ягоде 4–9 семян. Семена очень мелкие, с развитой воздухоносной тканью, придающей им плавучесть, благодаря чему они легко разносятся водой и не теряют плавучесть в течение многих месяцев. Белокрыльник, растущий в местах, где глубина водоёма достигает 40–60 см, не цветет, размножается только вегетативно и образует многочисленные группы клонов.

Белокрыльник болотный относится к экологической группе гигрогелофитов и входит в число основных сплавинообразователей. Все растение *C. palustris* ядовито. Со-

держит гликозиды (сапонины). Однако при высушивании и кипячении становится безвредным. Побеги белокрыльника богаты крахмалом. Имеются данные о том, что высушенные и размолотые в порошок стебли интенсивно использовались эскимосами и другими народами северной Евразии для производства хлеба [Sculthorpe, 1967]. Препараты из побегов *C. palustris* используется в народной медицине как местное раздражающее средство, плоды – как слабительное.

Очень похож на предыдущий, но имеет крупные размеры (до 2 м) род **ЛИЗИХИТОН** (*Lysichiton*). В нашей флоре он представлен одним дальневосточным видом – лизихитон камчатским (*L. camtschatcense* (L.) Schott). Название растения имеет греческое происхождение и означает «теряющий плащ»: покрывало соцветия засыхает после цветения и опадает.

Лизихитон камчатский встречается на Дальнем Востоке (на Охотских островах, на Камчатке, Сахалине и Курилах) и в Японии. Это травянистое длиннокорневищное растение с крупными (до 1–2 м) продолговатыми или широкоовальными листьями. Растет в лесах на хорошо увлажненных местах, вблизи ручьев, по лесным старицам, на болотистых лугах. Растение производит буквально ошеломляющее впечатление: среди прошлогодней пожухлой листвы резко выделяются красивые, крупные белые покрывала, напоминающие оранжерейные каллы. Растет обыкновенно живописными группами, иногда встречаются большие поляны, сплошь поросшие лизихитоном.

Это травянистый многолетник с толстым коротким корневищем. Мелкие цветки собраны в початок длиной 10–13 см, диаметром 3–4 см. Распускаются они в начале мая (покрывало появляется раньше), и лишь затем отрастают листья, достигающие в благоприятных условиях к концу лета высоты 1,5 или 2 м.. Удлиненное широкоовальное покрывало с сильным приятным запахом имеет значительные размеры – 16–25 см длиной и 13–16 см шириной. Массовое цветение происходит с середины мая до начала июня, но и после его окончания покрывало сохраняет декоративность. Ко времени созревания семян (в середине июня) оно начинает увядать и постепенно исчезает. В июле–августе розетки листьев достигают максимальной величины, заросли почти полностью скрывают стоящего человека. Вид зимостоек. В культуре с 1886 г.

Семейство РЯСКОВЫЕ – LEMNACEAE S.F. Gray

Рясковые – небольшое семейство класса однодольных растений. Все они – свободноплавающие вегетативные однолетники, которые в результате перехода к водному образу жизни претерпели значительное упрощение.

По данным разных авторов, насчитывают от 3 (4) до 6 родов и от 13 (28) до 38 (43) видов, распространенных почти по всему земному шару. Название рода *Lemna* происходит, возможно, от греческого «*limie*» – «озеро», либо «*Limne*» – «болото» или от «*lemma*» – «чешуя», по форме листеца. Вегетативное тело рясковых, не дифференцированное на листья и стебель, называется по-разному: филлокладий, вайя, щиток, пластинка, листоветь, фронд или листец [Жмылев и др., 1995]. Наиболее предпочтительны последние два названия.

Это энтомофильные и анемофильные растения. Ряски – однодомные растения. Цветки их однополы. Мужской цветок состоит из одной тычинки, женский – из одного пестика. С момента заложения цветущего листеца до окончания процесса цветения проходит около 20 дней. К началу цветения листецы всегда располагаются на поверхности воды и имеют более развитые, чем у вегетативных, воздушные камеры. Только в 1710 г. итальянский ботаник А. Валлиснери обнаружил у ряски микроскопические цветки. За последние двести лет в скандинавских странах отмечено 33 случая цветения, а в Польше – всего два. В литературе имеются упоминания о 108 наблюдениях за цве-

тением различных видов рясок на территории нашей страны, начиная с 1814 г. [Жмылев и др., 1995]. Сроки цветения очень растянуты.

Решающее значение для использования растения как источника пищи и фуража имеет его продуктивность – а она у рясковых неожиданно высокая, несмотря на крошечные размеры. Кроме того, использовать можно все растение целиком (а не отдельные части) и в течение всего вегетационного периода. Годовой урожай на возделываемой поверхности у рясковых выше, чем у любого другого пищевого растения. Так, для получения равного с ряской количества белков необходимо засеять люцерной площадь почти в 5 раз большую, соей – в 10 раз. Похожее соотношение наблюдается и при оценке получаемого с единицы возделываемой площади крахмала. Культура рясковых особенно перспективна в регионах с круглогодичным вегетационным периодом. В южных штатах США продуктивность ряски составляет 1300–2700 т сухой массы на 1 км² в год, в Израиле – 1000–3900, Индии – 2200, Узбекистане – 700–1500, Чехии – 800 т/км².

В водах России встречается 3 рода и 9 видов из семейства рясковых.

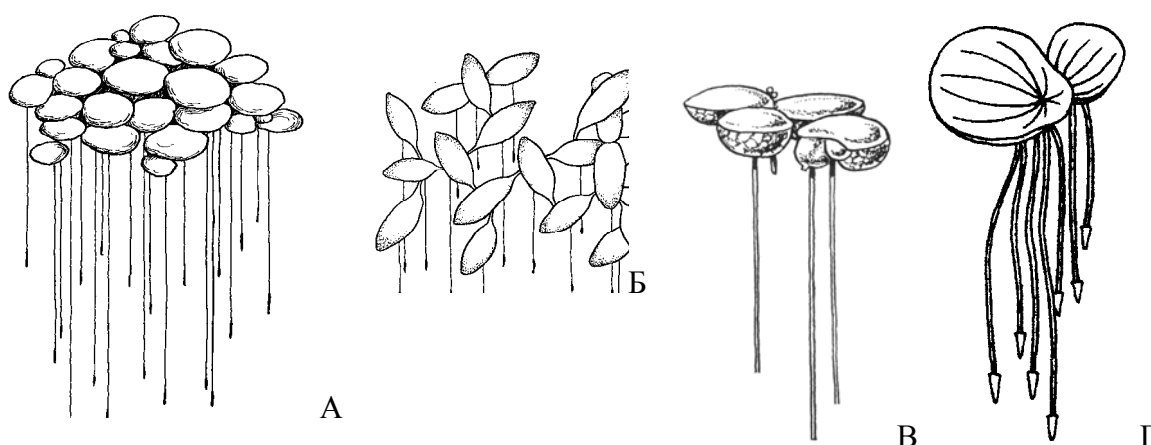


Рис. 121. А – ряска малая, Б – ряска трехраздельная, В – ряска горбатая, Г – многокоренник обыкновенный

Род **ряска** (*Lemna*) представляют 7 видов. На Дальнем Востоке встречаются ряска тропическая и японская (*Lemna aequinoctialis* Welw., *L. japonica* Landolt). Другие виды (*L. gibba* L., *L. minor* L., *L. trisulca* L. и *L. turionifera* Landolt) имеют более широкое распространение. Относительно новый вид для флоры России – ряска мелкая (*L. minuta* Humb., Vopl. et Kunth) – отмечен в водоемах Волжского бассейна: в Чувашии, в Тверской, Ярославской, Московской областях [Лисицына, Папченков, 2009]. Ближайшие местонахождения этого вида известны в низовьях Днестра и Дуная.

Ряска малая (*Lemna minor* L.) – с эллиптическими, обратнойцевидными или почти округлыми, цельнокрайними, сверху немного килеватыми фрондами 2–4,5 мм длины, 2–3 мм ширины¹², одиночными или соединенными в группы по 2–5, плавающими на поверхности воды (рис. 121 А). От нижней стороны каждого растения отходит по одному корешку до 8–10 см в длину. Последний не столько выполняет функцию питания, сколько является органом равновесия, удерживающим растение на поверхности воды в горизонтальном положении. С 1814 г. цветение ряски малой было документально зарегистрировано 60 раз. Оно продолжается 29–34 дня.

Ряска горбатая (*Lemna gibba* L.) имеет фронд округлый или обратнойцевидный, сверху плоский, с нижней стороны сильно выпуклый, как правило, одиночный. Фронды до 7 мм длины. От нижней стороны пластинки отходит тонкий корень, корневой чехлик отчетливо заострен [Лисицына и др., 2009, рис. 121 В]. Растение плавает на поверх-

¹² Здесь и далее все размеры растений приведены по Флоре СССР (1935).

ности воды. Сведения о цветении ряски горбатой в литературе крайне скудны, хотя по сведениям Е. Landolt [1986, цит. по: Жмылев и др., 1995], этот вид относится к группе часто цветущих и плодоносящих растений. По обобщенным данным отечественных ученых, с 1905 г. отмечено всего 9 случаев цветения ряски горбатой [Жмылев и др., 1995]. Ряска горбатая – гелиофит, но хорошо развивается и при небольшом затенении. Листецы не отмирают подо льдом при температуре воды ниже 0° С в течение нескольких дней, однако вегетативное возобновление прекращается при температуре +4° С. В естественных водоемах ряска горбатая наиболее чувствительна к недостатку азота и одинаково реагирует на его содержание в нитратной и аммонийной форме. Встречается в европейской части России, а также на Кавказе, произрастает в стоячих и медленно текущих водах, часто в мезосапробных загрязненных водоемах, богатых азотистыми соединениями.

Многокоренник обыкновенный (*Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid) – плавает на поверхности воды группами из соединенных между собой 2–5 фрондов. Листец сравнительно толстый, с обеих сторон плоский, сверху ярко-зеленый, снизу красновато-бурый, иногда почти фиолетовый, длиной 3–6 мм и шириной до 5 мм. На нижней стороне его располагается пучок из 3–5 неветвящихся корешков (рис. 121 Г). Цветение, как и у других представителей семейства рясковых, наблюдается очень редко. По Е. Landolt [1986, цит. по: Жмылев и др., 1995], этот вид относится к группе очень редко цветущих растений. С 1884 г. отечественными учеными документально зарегистрировано всего 9 случаев цветения многокоренника [Жмылев и др., 1995]. Цветущие растения по форме, по окраске и по величине не отличались от вегетирующих. Сначала раскрывается женский цветок, а затем поочередно – мужские. Размножается вегетативным путем, образуя выросты, которые затем разрастаются в новые растения. Обычно распространено в стоячих и медленно текущих водах, часто встречается в сильно загрязненных, эвтрофно-, гиперэвтрофных водоемах. При наличии органических поллютантов сообщество разреживается.

У вольфии бескорневой (*Wolffia arrhiza* (L.) Wimm.) листец плавающий на поверхности воды, овальный, до 1–1,5 мм длины, одиночный или парный. Нижняя сторона фронда выпуклая, верхняя плоская, светло-зеленая, без корней. Листец имеет несколько (4–5) параллельных рядов устьиц [Pan, Chen, 1979]. Дочерние листецы возникают только в кеглевидном кармашке, расположенном у основания материнских. Цветущие экземпляры в габитусе не меняются. Цветки сверху на центральной линии или рядом с ней в собственной выемке по 1 цветку на листец. У цветка только 1 тычинка и 1 пестик. Семя гладкое. Формирует гибернакулы (зимующие почки), содержащие больше крахмала, чем обычные фронды. Произрастает в стоячих водах.

Вольфия – одно из самых маленьких в мире цветковых растений. Все строение ее является максимально упрощенным. Вольфия – очень редкое растение. Ее часто просматривают из-за ее незначительных размеров. Из вольфии производят пористые микрокапсулы, состоящие из неразрушенных клеточных стенок, которые используют в хроматографии для разделения смеси веществ, например, отделения низкомолекулярных сахаров, солей от макромолекул (белков), коллоидов и суспензированных частиц (клеток, органелл). Перспективно использование таких капсул в молочной промышленности, в очистке питьевой воды. Кроме того, это маленькое растение – очень питательная пища. Его зеленая часть содержит около 40% крахмала, много аминокислот, микроэлементов (кальций, магний, цинк), витамин В₁₂, важнейших для рациона человека. Это растение давно используется в качестве дешевого источника питания в Бирме, Лаосе и Таиланде, где оно известно как «khai-nam» («eggs of the water»).

Резюме

Мировая водная флора насчитывает 2750 видов из 427 родов сосудистых растений. На долю водных споровых растений мира (Lycoperidophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta) приходится 6,2%, или 171 вид. Отдел Lycoperidophyta содержит 70 видов, Polypodiophyta – 98 видов.

Среди сосудистых водных растений мира преобладают покрытосеменные (93,8%), из них 46,5% – представители однодольных и 47,3% – двудольных. Из 103 порядков, которыми представлена вся мировая флора сосудистых растений, водные растения присутствуют в 40 (39%).

Гидрофильная специализация растений в большей степени проявляется на уровне низких таксонов. В биологии размножения и опыления, морфологии вегетативных и репродуктивных органов многих водных растений отмечается адаптация к среде обитания: гетерофиллия, гидрофилия и гидрохория. Среди растений вод встречаются как широкоареальные, так и узколокальные эндемичные виды.

Закономерно, что самое высокое видовое разнообразие водных сосудистых растений в тропиках: Неотропиках (Южная Америка, 984 вида), Афротропиках и тропической Азии – и более низкое в Неоарктике (Северная Америка), Австралоазии и Палеоарктике (Евразия), куда территориально входит Россия.

Флора водоемов России содержит 744 вида из 62 семейств. Из них к водной флоре относится 344 вида сосудистых растений из 4 отделов: Lycoperidophyta (4 вида), Equisetophyta (1), Polypodiophyta (4) и Magnoliophyta (335).

Рекомендуемая литература

Основная

Белавская А.П. Водные растения Росси и сопредельных государств. – Л., 1994.

Ворошилов В.Н. Определитель растений Советского Дальнего Востока. – М., 1982.

Губанов И.А., Киселев К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.П. Иллюстрированный определитель растений Средней России. – М.: Т-во научных изданий КМК. Ин-т технологических исследований. Т. 1. Папоротники, хвощи, плауны, голосеменные, покрытосеменные (однодольные), 2002; Т. 2. Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные), 2003; Т. 3., 2004.

Жизнь растений. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения / Под ред. И.В. Грушвицкого и С.Г. Жилина. – М., 1978. Т. 4.

Жизнь растений. Цветковые растения / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. – М. Т. 5(1), 1980; Т. 5 (2), 1981; Т. 6, 1982.

Лисицына Л.И., Папченков В.Г. Флора водоемов России: Определитель сосудистых растений. – М., 2000.

Макрофиты – индикаторы изменений природной среды. – Киев, 1993.

Определитель растений Приморья и Приамурья / Отв. ред. А.И. Толмачев. – М. ; Л., 1966.

Распопов И.М., Папченков В.Г., Соловьева В.В. Сравнительный анализ водной флоры России и мира // Известия Сибирского РАН. 2011. Т. 13. № 1. С. 16–27

Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. – Л., 1987.

Флора европейской части СССР. Т. 1–8. – Л., 1974–1994.

Флора Восточной Европы. Т. 9–11 / Отв. ред. Н.Н. Цвелев. – М. ; СПб., 1996–2004.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. – СПб., 1995.

Дополнительная

- Алексеев Ю.Е. Болотница игольчатая // Биологическая флора Московской области. Вып. 14. – М., 2000. С. 28–39.
- Бобров А.А. Шелковники (*Batrachium*) (D.C.) S.F. Gray, Ranunculaceae) европейской части России и их систематика // Гидробиотаника: методология, методы: Материалы Школы по гидробиотанике. – Рыбинск, 2003. С. 70–81.
- Богачев В.В. Хвощ приречный (*Equisetum fluviatile* L.) на водохранилищах Верхней и Средней Волги. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Ярославль, 1977. С. 1–23.
- Богачев В.В., Филин В.Р. Хвощ приречный // Биологическая флора Московской области. Вып. 8. – М., 1990. С. 42–62.
- Егорова Т.В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб. ; Сент-Луис, 1999.
- Егорова Т.В., Татанов И.В. О систематическом положении *Bolboschoenus planiculmis* и *Bolboschoenus koshewnikowii* (Cyperaceae) // Бот. журнал. 2003. Т. 88. № 4. С. 133–144.
- Ефремов А. Н., Филоненко А. В. Морфология и анатомия плодов *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) // Материалы V научной конференции «Растения в муссонном климате». – Владивосток, 2009. С. 264–267.
- Ефремов А.Н. Телорез алоэвидный *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) в южной части Западно-Сибирской равнины (Анатомо-морфологические особенности, ценотическое значение, продуктивность). Автореферат дис. ... канд. биол. наук. – Томск, 2010.
- Жмылев Г.Ю., Кривохарченко И.С., Щербаков А.В. Семейство рясковые // Биологическая флора Московской области. – М., 1995. С. 20–51.
- Кривохарченко И.С., Жмылев П.Ю. Стрелолист стрелолистный // Биологическая флора Московской области. Вып. 12. – М., 1996. С. 4–21.
- Кокин К.А. Экология высших водных растений. – М., 1982.
- Корелякова И.Л., Распопов И.М. Структурные особенности флоры водоемов СССР // Вторая Всесоюзная конференция по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. – Борок, 1988. С. 18–21.
- Курченко Е.И. Онтогенез и этапы развития зарослей прибрежной формы столонообразующей полевицы (*Agrostis stolonifera* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 6. С. 92–103.
- Курченко Е.И. Связь биоморфологии и систематики злаков: современный подход к изучению структуры растений // Современные подходы к описанию структуры растений. Киров, 2008. С. 224–240.
- Лапуров А. Г., Беляков Е.А. Морфология вегетативной и генеративной сферы *Spartanium emersum* Rehm. // Материалы I (VII) Междунар. конф. по водным макрофитам «Гидробиотаника 2010». – Ярославль, 2010. С. 181–184.
- Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. – Л., 1987.
- Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артеменко В.И. Флора водоемов Волжского бассейна: определитель сосудистых водоемов Волжского бассейна. – М., 2009.
- Мавродиев Е.В. Рогоз узколистный // Биологическая флора Московской области. Вып. 13. – М., 1997. С. 4–29
- Мавродиев Е. В. Морфолого-биологические особенности и изменчивость рогозов (*Typha* L.) России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1999.
- Матвеев В. И., Соловьева В.В., Саксонов С.В. Экология водных растений: Учебное пособие. 2-е изд-е, дополн. и переработ. – Самара, 2005.
- Негробов В.В., Хмелев К.Ф. Консорционный анализ семейства кувшинковых Nymphaeaceae Salisb. бассейна Среднего Дона. – Воронеж, 1999.
- Новиков В.С. Род ситник // Биологическая флора Московской области. Вып. 4. – М., 1978. С. 3–51.

- Онтогенетический атлас лекарственных растений: Уч. пособие. – Йошкар-Ола, 2000.
- Папченков В.Г. Гибриды и малоизвестные виды водных растений. – Ярославль, 2007.
- Печенюк Е.В. *Urtica kiovensis* (Urticaceae) в Хоперском государственном заповеднике // Ботанич. журнал. 1993. Т. 78. № 8. С. 50–53.
- Пшениникова Л. М. Водные растения российского Дальнего Востока. – Владивосток, 2005.
- Скворцов А.К. Ивы СССР. Систематический и географический обзор. – М., 1968.
- Скворцов В.Э. Род *Equisetum* L. в российской и мировой флоре. Автореф. дис.... канд. биол. наук. – М., 2008.
- Соколов В.Е. Фундаментальные биологические и экологические исследования // Вестник Российской академии наук. 1994. Т. 64. № 9. С. 797–809.
- Степанов Н.В. Высшие споровые растения: Учебное пособие. – Красноярск, 2003.
- Татанов И.В. Сравнительная карпология видов *Bolboschoenus* (Cyperaceae) в связи с систематикой рода // Ботанический журнал. Т. 89. 2004. № 8. С. 1225–1248.
- Федченко Б.А. Высшие растения // Жизнь пресных вод. – М.; Л. 1959. Т. 2. С. 311–338.
- Филин В.Р. Хвощ зимующий // Биологическая флора Московской области. Вып. 8. – М., 1990. С. 21–41.
- Цвелев Н.Н. Заметки о некоторых гидрофильных растениях флоры СССР // Новости систематики растений. – Л., 1984. С. 232–243.
- Цирлинг М.Б. Аквариум и водные растения. – СПб., 1991.
- Alan R. Smith, Kathleen M. Pryer, Eric Schuettpelz, Petra Korall, Harald Schneider & Paul G. Wolf A classification for extant ferns // Taxon. 2006. Vol. 55. № 3. P. 705–731.
- Ancibor E. Systematic anatomy of vegetative organs of the Hydrocharitaceae. Abstract. // Botanical Journal of the Linnean Society. 1979. Vol. 78. Iss. 4. P. 237–266.
- Chambers P.L., Murphy K.J., Thomaz S.M. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater // Hydrobiologia. 2008. Vol. 595. P. 9–26.
- Cook C.D. K., Löönd R. A revision of the genus *Hydrocharis* (Hydrocharitaceae) // Aquat. Bot. 1982. № 14. P. 177–204.
- Cook C. D. K., Urmi-König K. A revision of the genus *Stratiotes* (Hydrocharitaceae) // Aquatic Botany. 1983. Vol. 16. P. 213–249.
- Frank A.B. Ueber die Lage und die Richtung schwimmender und submerser Pflanzenteile // Beit. Biol. Pfl. 1872. 1(2). S. 31–86.
- Hutchinson G.E. A treatise on limnology. Volume III. Limnological botany. N.Y. London. Sydney. Toronto, 1975.
- Hroudova Z., Zalravsky P. Ecology of two cytotypes of *Butomus umbellatus*. III. Distribution and habitat differentiation in the Czech and Slovak republics // Folia geobotanica et phytotaxonomica. 1993. Vol. 28. P. 425–435.
- Jans A. Broedknoppen in de bloeiwijze van *Butomus umbellatus* L. // Dumortiera. 1989. № 45. P. 18–19.
- Kaul R. B. Evolution and adaptation of inflorescences in the Hydrocharitaceae // American Journal of Botany. 1970. Vol. 57. P. 708–715.
- Krahulcova A., Jarolimova V. Ecology of two cytotypes of *Butomus umbellatus*. I. Karyology and Brading Behaviour // Folia geobotanica et phytotaxonomica. 1993. Vol. 28. P. 385–411.
- Lock J.M. A synopsis of *Xyris* in south-central Africa. Kew Bulletin 54, 1999. P. 301–336
- Lohammar G. Bulbils in the inflorescences of *Butomus umbellatus* // Svensk. Bot. Tidskr. 1954. Bd. 48. H. 2. S. 485–488.
- Pan S. and S. S. C. Chen. The morphology of *Wolffia arrhiza*: A scanning electron microscopic study. Bot Bull Academia Sinica 20. 1979. P. 89–95.

Roos M. Mapping the worlds pteridophyte diversity – systematic and floras // *Pteridology in Perspective*. Kew: Royal Botanic Gardens. 1996. P. 29–42.

Salisbury E. The reproductive capacity of plants. – London, 1942.

Sculthorpe C.D. The biology of aquatic vascular plants. London, 1967.

Интернет ресурсы

Красная книга РФ, 2008. <http://www.sevin.ru/redbooksevin/>
http://portal.sgu.ru/redbook/index.php?realm=3&trava_otdel=43&search
<http://www.doncomeco.ru/redbook/catalogue/div2/div82/560.html>
<http://botany.cz/cs/ranunculus-lateriflorus>
<http://library.ikz.ru/georg-steller/materialy-iv-mezhdunarodnoi-nauchno-prakticheskoi/hozyainova-n.v.-rasprostranenie-caltha-natans>
<http://www.carnivorousplants.org/cpn/samples/samplemain.htm>
<http://pojma.narod.ru/photo1odno-jpg.html>
<http://en.wikipedia.org/wiki/Mimulus>
[http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?fr=1&si=620&sts=.](http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?fr=1&si=620&sts=)
http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=900&taxon_id=10426&set_id=10056
<http://ru.wikipedia.org/wiki/Aponogetonaceae>
<http://www.ecy.wa.gov/programs/wq/plants/plantid2/descriptions/rupmar.html>
http://awc-america.com/plant_id_utility/plants/rupmar.html
<http://ru.wikipedia.org/wiki/Zannichelliaceae>
http://books.google.ru/books?id=emkDvfazY2UC&printsec=frontcover&source=gbs_ge_summary_r&cad=0#v=onepage&q&f=false
<http://en.wikipedia.org/wiki/Najas>
http://oopt.spb.ru/book/Part3/Glava14_32.htm
<http://lesnoj-atlas.com/page/280/caulinia-iii-xii-is-willi-kauliniya-gibkaya.html?group=2>
<http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?si=70&fr=1&sts=&lang=EN>
http://www.sms.si.edu/IRLSpec/Eichhornia_crassipes.htm
[http://molbiol.ru/wiki/\(жр\)_Семейство_понтедериевые_\(Pontederiaceae\)](http://molbiol.ru/wiki/(жр)_Семейство_понтедериевые_(Pontederiaceae))
<http://molbiol.ru/pictures/383163.html>
http://www.kamchatsky-krai.ru/redbook2/pokrytosemennye/17_killinga_kamch.htm
http://www.kamchatsky-krai.ru/redbook2/pokrytosemennye/pokrytosemennye_main.htm
http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=10246
http://www.zimbabweflora.co.zw/speciesdata/family.php?family_id=237
http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=222000458
http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=222000473
http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=222000468
http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=222000482
http://www.kamchatsky-krai.ru/redbook2/pokrytosemennye/20_sherstestebelnik.htm
http://www2.arnes.si/~nsajna/AB_sajna_pistia.pdf
<http://www.ias.ac.in/currsci/dec102009/1644.pdf>
http://en.wikipedia.org/wiki/Wolffia_arrhiza
<http://www.ars-grin.gov/cgi-bin/npgs/html/gnlist.pl?561>

Контрольные вопросы и задания

1. Представители каких отделов сосудистых растений преобладают в составе мировой флоры вод?
2. Какой отдел высших споровых растений содержит наибольшее число водных видов растений?
3. Какие виды растений из отдела покрытосеменных преобладают в составе водной флоры России?

4. Какие семейства классов двудольных и однодольных растений преобладают по числу видов водных растений в составе мировой флоры?

5. Какие подклассы покрытосеменных растений содержат только представителей водной и околоводной флоры?

6. Какое семейство в составе сосудистой водной флоры России лидирует по числу видов?

Задания

1. Рассмотрите таблицу и объясните, с чем связано высокое видовое разнообразие сосудистых водных растений европейской части России и Дальнего Востока.

**Показатели разнообразия
водной сосудистой флоры разных регионов России**

Семейство	Арктика	Европ. часть	Кавказ	Запад. Сибирь	Вост. Сибирь	Дальний Восток	Россия в целом
Число семейств	27	44	36	34	36	46	49
Число родов	35	78	58	59	60	77	95
Число видов	78	240	117	156	157	195	344
Видов на семейство	2,9	5,5	3,3	4,5	4,4	4,2	7
Видов на род	2,2	3,1	2,0	2,6	2,6	2,5	3,6
Родов на семейство	1,3	1,8	1,6	1,7	1,6	1,7	1,9
Число семейств, представленных одним видом	14	13	16	10	11	17	13
То же в %	51,8	28	46,4	29,4	63,8	36,9	65,3
Число родов, представленных одним видом	22	27	24	22	23	32	32
То же в %	62,8	35	41,3	37,3	38,3	41,5	33,7

2. Какие семейства, указанные в таблице, относятся к классу однодольных растений? Какие из приведенных семейств содержат в своем составе только истинно водные растения? Приведите примеры эндемичных видов растений Дальнего Востока.

**Таксономическая структура флоры водных сосудистых растений
разных регионов России (число родов/число видов)**

Семейство	Арктика	Европейская часть	Кавказ	Западная Сибирь	Восточная Сибирь	Дальний Восток
<i>Isoëtaceae</i>	1/1	1/3	-	1/3	1/3	1/2
<i>Equisetaceae</i>	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1
<i>Thelypteridaceae</i>	-	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1
<i>Marsileaceae</i>	-	1/2	-	-	-	-
<i>Salviniaceae</i>	-	1/1	-	1/1	-	1/1
<i>Cabombaceae</i>	-	-	-	-	-	1/1
<i>Nymphaeaceae</i>	1/2	2/6	2/3	2/4	2/4	3/4
<i>Ceratophyllaceae</i>	1/1	1/5	1/2	1/2	1/2	1/2
<i>Nelumbonaceae</i>	-	1/1	-	-	-	1/1
<i>Ranunculaceae</i>	4/11	3/23	3/5	4/15	4/16	4/14
<i>Portulacaceae</i>	1/1	1/1	-	-	1/1	1/1
<i>Polygonaceae</i>	1/1	2/2	1/1	1/1	1/1	3/3
<i>Elatinaceae</i>	1/1	1/5	1/1	1/4	1/3	1/2

<i>Brassicaceae</i>	2/2	3/4	1/1	2/2	2/2	1/1
<i>Primulaceae</i>	1/1	2/2	1/1	1/1	1/1	1/1
<i>Crassulaceae</i>	–	1/2	–	–	–	1/1
<i>Droseraceae</i>	–	1/1	1/1	–	–	1/1
<i>Rosaceae</i>	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1
<i>Lythraceae</i>	–	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1
<i>Onagraceae</i>	–	–	1/1	–	–	1/1
<i>Trapaceae</i>	–	1/1	1/1	–	1/1	1/1
<i>Haloragaceae</i>	1/3	1/4	1/3	1/3	1/3	1/5
<i>Hippuridaceae</i>	1/2	1/2	1/1	1/1	1/2	1/2
<i>Apiaceae</i>	1/1	4/4	5/6	3/3	3/3	4/4
<i>Menyanthaceae</i>	1/1	2/2	2/2	2/2	2/2	2/3
<i>Callitrichaceae</i>	1/2	1/7	1/1	1/3	1/3	1/2
<i>Scrophulariaceae</i>	2/2	2/3	2/2	3/3	3/3	3/4
<i>Trapellaceae</i>	–	–	–	–	–	1/1
<i>Plantaginaceae</i>	–	1/1	–	–	–	–
<i>Lentibulariaceae</i>	1/4	1/5	1/2	1/3	1/3	1/6
<i>Lobeliaceae</i>	–	1/1	–	–	1/1	1/1
<i>Butomaceae</i>	–	1/2	1/1	1/2	1/2	1/1
<i>Alismataceae</i>	1/1	4/14	2/6	4/10	2/6	3/6
<i>Hydrocharitaceae</i>	–	6/6	2/2	5/5	4/4	4/5
<i>Potamogetonaceae</i>	1/15	2/32	2/12	1/25	1/27	1/28
<i>Ruppiceae</i>	1/1	1/4	1/2	1/1	1/1	1/2
<i>Zannicelliaceae</i>	–	2/5	1/3	1/2	2/3	1/3
<i>Zosteraceae</i>	–	1/3	1/1	–	–	2/8
<i>Najadaceae</i>	–	2/5	2/3	2/4	2/3	2/5
<i>Iridaceae</i>	–	1/1	1/1	1/1	1/1	1/2
<i>Pontederiaceae</i>	–	–	–	–	–	1/2
<i>Juncaceae</i>	–	1/1	–	–	–	–
<i>Cyperaceae</i>	3/10	6/37	5/22	4/24	4/25	5/30
<i>Eriocaulaceae</i>	–	–	–	–	–	1/2
<i>Poaceae</i>	3/3	7/11	5/5	4/7	5/9	6/7
<i>Typhaceae</i>	1/1	1/12	1/8	1/5	1/4	1/7
<i>Sparganiaceae</i>	1/6	1/8	1/5	1/9	1/9	1/11
<i>Araceae</i>	1/1	2/2	2/2	2/2	2/2	2/2
<i>Lemnaceae</i>	1/2	3/6	3/6	2/4	2/4	2/5
Итого	35/78	81/240	60/117	59/156	61/157	77/195

3. Какие из приведенных в таблице родов содержат виды, относящиеся к группе воздушно-водных растений – гелофитов? К каким семействам принадлежат указанные рода?

Число видов в ведущих родах водной сосудистой флоры России

Роды	Арктика	Европейская часть	Кавказ	Западная Сибирь	Восточная Сибирь	Дальний Восток	Россия
<i>Potamogeton</i>	15	31	11	25	26	28	50
<i>Eleocharis</i>	4	13	9	10	11	12	18
<i>Typha</i>	1	12	8	5	4	7	18
<i>Sparganium</i>	6	12	5	9	9	11	16
<i>Batrachium</i>	4	14	2	6	6	6	16
<i>Scirpus</i>	–	9	5	5	4	11	15
<i>Carex</i>	5	9	4	6	7	3	8
<i>Alisma</i>	1	6	4	4	3	2	8
<i>Elatine</i>	1	5	1	4	3	2	7
<i>Callitriche</i>	2	7	1	3	3	2	7
<i>Utricularia</i>	4	5	2	3	3	6	7
<i>Lemna</i>	2	6	6	4	4	5	7

Глава 5. Роль водных растений в функционировании водных экосистем

Система есть комплекс элементов,
находящихся в постоянном взаимодействии.

Людвиг фон Бергаланфи

Основная идея

Между живыми организмами и окружающей их средой существуют тесные взаимоотношения, обусловленные постоянным обменом энергией, веществом и информацией.

Принцип единства организма и среды

Смысловые связи

Биотический баланс экосистемы – продукционный потенциал экосистемы – фитопродукция – биогенный баланс – функциональное значение макрофитов

! Ключевые слова

Живое вещество, первичная продукция, биотический баланс, автотрофы, гетеротрофы, продуктивность, водные макрофиты, перифитон, биогенные вещества, самоочищение, минерализация, детоксикация, биоразнообразие.

В функционировании водоемов макрофиты выполняют важную продукционную, энергетическую (трофическую), средообразующую (топическую) и фильтрационную (накопительную) роль, обеспечивая устойчивость, стабильность, выносливость и видовое разнообразие экосистемы.

Ни один живой организм не находится на Земле в свободном состоянии. Все организмы неразрывно и непрерывно связаны – прежде всего питанием и дыханием – с окружающей их материально-энергетической средой, участвуют в круговороте веществ и эволюции экосистем разного уровня (от элементарного до планетарного). Эти положения принадлежат выдающемуся ученому, академику Владимиру Ивановичу Вернадскому, который ввел в науку понятие «*живое вещество*» – совокупность всех живых организмов, неразрывно связанных с материально-энергетическими процессами биосферы. Другой известный отечественный ученый, основоположник продукционной гидробиологии, член-корреспондент АН СССР Георгий Георгиевич Винберг, развивая учение о «*первичной продукции*», впервые использовал термин «*биотический баланс*» и предложил энергетический принцип изучения водных экосистем. Без перечисленных выше трех категорий сегодня невозможно понимание теории биологической продуктивности водоемов, водотоков и функционирования водных экосистем.

В результате взаимодействия организмов между собой и с окружающей их средой внутри экосистемы организуются потоки вещества, энергии и информации. Это динамическое взаимодействие, обеспечивающее стабильность экосистемы во времени в конкретных условиях среды, и есть *ее функционирование* [Алимов, 2006, с. 13].

Энергетический принцип изучения трофических связей, биотического круговорота веществ и биологической продуктивности отражает фундаментальное положение о

том, что энергия в цепи трофических превращений не исчезает, а лишь переходит из одной формы в другую. В этом заключается *биотический баланс* экосистемы, который Г.Г. Винберг представил в виде простого равенства:

$$A - R = \pm P,$$

где A – новообразование органических веществ в водоеме, R – превращения органических веществ, связанные с процессами метаболизма у гидробионтов, P – продукция. Знак « \pm » перед последним членом балансового равенства говорит о том, что баланс органических веществ может быть как положительным, так и отрицательным.

Одна из функциональных характеристик экосистемы – отношение продукции к тратам на обменные процессы. Доля *первичной продукции* экосистемы по отношению к общим тратам на обменные процессы в экосистеме увеличивается по мере возрастания в ней суммарной биомассы гидробионтов.

Каждое из многообразных явлений, составляющих *биотический баланс* в экосистемах, занимает определенное положение по отношению к потоку энергии, направленному от организмов-накопителей к организмам-потребителям.

Продукционный потенциал экосистемы, а следовательно, и трофический статус водоемов оценивают по результатам изучения первичной продукции гидробионтов, включая водные растения.

Биотический баланс охватывает широкий круг разнородных и сложных процессов превращения вещества и энергии, которые выражаются в изменении структуры сообществ, разнообразия, скорости обмена веществ, роста, питания, размножения гидробионтов и находятся в закономерной связи с массой организмов. Таким образом, с концентрацией массы *живого вещества* закономерно связана его функциональная активность. Массу всех представителей органического мира можно рассматривать как меру скорости или интенсивности обмена у них.

Изучение продуктивности, структуры сообществ организмов и связей между ее элементами, расчет затрат энергии экосистемы на поддержание этой структуры за счет притока внешней энергии позволяет установить и количественно выразить основные потоки вещества, энергии и информации в экосистемах и функциональные характеристики экосистем (разнообразие, устойчивость, стабильность, выносливость). Упрощение структуры сообществ или экосистем сопровождается возрастанием variability динамики биомассы, которую можно рассматривать как показатель устойчивости экосистем. Чем больше variability биомассы, тем более устойчива экосистема к изменениям условий среды, в том числе антропогенных. Упрощение структуры экосистемы может быть связано с уменьшением числа видов, сокращением трофических связей, упрощением системы потоков энергии, вещества и информации, т.е. с уменьшением видового разнообразия системы. При этом доминирование переходит к видам с широким экологическим спектром.

Применение энергетических принципов в изучении экосистем позволяет оценить продукционные показатели водоемов в энергетическом выражении (табл. 23) и баланс биогенных элементов.

**Продуктивность растительного покрова
водохранилищ Среднего Поволжья [по: Папченков, 2001]**

Водохранилища	Биомасса и продукция											
	Сырая			Абсолютно сухая			Орган. вещество			Энергия		
	над	под	вся	над	под	вся	над	под	вся	над	под	вся
	Биомасса, в тыс. т и в 10 ¹² кал											
Куйбышевское	649,1	687,8	1336,9	84,2	93,6	177,7	75,3	84,1	159,4	317,8	354,7	672,6
Чебоксарское	57,5	57,1	114,6	7,1	8,3	15,4	5,9	7,4	13,3	25,0	31,2	56,2
Нижнекамское	218,0	225,4	443,4	26,1	31,1	57,2	22,9	28,3	51,2	96,6	119,5	216,0
Всего	924,6	970,2	1894,9	117,4	132,9	250,3	104,1	119,8	223,9	439,4	505,4	944,8
	Продукция, в тыс. т/год и в 10 ¹² кал/год											
Куйбышевское	1210,0	354,0	1564,0	145,0	47,9	192,9	124,0	42,9	166,8	523,2	180,9	704,1
Чебоксарское	131,7	31,2	162,8	14,8	4,4	19,2	12,1	3,9	16,0	51,0	16,5	67,5
Нижнекамское	447,7	145,4	593,1	48,9	19,4	68,3	42,1	17,7	59,7	177,5	74,5	252,0
Всего	1789,3	530,6	2319,9	208,7	71,7	280,4	178,1	64,4	242,5	751,7	271,8	1023,5

Примечание: над – надземная, под – подземная

Продукция погруженных макрофитов, как правило, выше продукции воздушно-водных макрофитов. Но, как показывают многочисленные исследования, чаще всего основными продуцентами являются гелофиты. Однако в конкретных типах водных объектов степень участия в создании фитомассы и продукционная роль макрофитов разных экологических групп неодинакова (табл. 24, 25).

Таблица 24

**Доля разных экогрупп макрофитов в запасах сырой надземной биомассы
в различных типах водных объектов Среднего Поволжья, в %**

[по: Папченков, 2001]

Водные объекты	Экогруппы растений								Всего
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Реки	0,0	1,1	20,0	17,2	0,6	9,8	47,5	3,7	100,0
Озера	3,9	5,9	33,5	22,6	4,3	3,2	21,1	5,6	100,0
Старицы	1,8	10,9	31,1	24,4	10,8	6,4	12,7	1,9	100,0
Водохранилища	0,0	2,9	22,4	6,1	3,3	1,1	63,9	0,3	100,0
Пруды	0,2	7,6	30,8	6,4	3,9	11,7	34,7	4,6	100,0
Все ВО	1,0	7,3	27,9	15,7	6,8	5,4	33,9	1,9	100,0

Примечание. Экогруппы растений: 1 – макроводоросли и водные мхи; 2 – гидрофиты, свободно плавающие в толще воды; 3 – погруженные укореняющиеся гидрофиты; 4 – укореняющиеся гидрофиты с плавающими на воде листьями; 5 – гидрофиты, свободно плавающие на поверхности воды; 6 – низкотравные гелофиты; 7 – высокотравные гелофиты; 8 – гигрогелофиты.

Известно, что на водных объектах Среднего Поволжья, особенно на водохранилищах и реках, основными продуцентами являются гелофиты (в порядке значимости – это рогоз узколистный, тростник южный, манник большой, камыш озерный и рогоз широ-

колистный), но они слабо проявляют себя в условиях стариц. В старицах, озерах и реках значительную биомассу (от 17,2 до 24,4%) создают растения с плавающими на воде листьями, в основном представленные кубышкой желтой [Папченков, 2001].

Таблица 25

Процентное соотношение величин чистой годовой продукции, создаваемой различными группами макрофитов в некоторых озерах Северо-Запада России [по: Распопов, 1985]

Озеро	Годовая продукция растений		
	воздушно-водных	плавающих и с плавающими листьями	погруженных
Ладожское	90,4	0,5	9,1
Онежское	86,6	10,3	3,1
Белое	80,1	16,0	3,9
Кубенское	48,0	37,7	14,3
Лача	47,6	0,5	51,9
Чудское	89,2	2,0	8,8

Изучение годовой продукции, создаваемой различными макрофитами больших озер Северо-Запада России, показало, что на Ладожском и Онежском озерах 86,6–90 % продукции создают воздушно-водные растения и, главным образом, тростник – 78–79,6% общей продукции (табл. 25). Погруженные растения дают от 3,1 до 9,1% годовой продукции. Растения с плавающими листьями (в основном сообщества кубышки желтой) в Ладожском озере развиты крайне слабо, и их продукция составляет 0,5% от общей, а в олиготрофном Онежском – 10,3%. При этом в последнем количество органического вещества почти в 9 раз меньше, главным образом, из-за недостаточной обеспеченности растений биогенами. В озере Кубенском на долю гелофитов приходится 48% общей продукции, хотя площади, ими занимаемые, составляют всего 8,5% от площади зарослей. Значительный вклад в годовую продукцию вносят гидрофиты, среди которых господствуют обширные заросли горца земноводного и рдестов, дающих 51,4% годовой продукции при 18% площади заросшей акватории. В озере Лача в продукционном процессе доминируют погруженные гидрофиты, но доля гелофитов также значительна, на озере Чудском они имеют подавляющее значение [Распопов, 1985].

С другой стороны, заросли воздушно-водных растений, развитие которых наблюдается большей частью в заливах и бухтах (куда обычно впадают притоки озер), дают значительную годовую продукцию (за исключением олиготрофного Онежского озера). Величина годовой продукции в Ладожском и Белом озерах одного порядка с таковой в больших водохранилищах европейской части России. Это говорит о том, что локальные участки крупных водоемов по высшей водной растительности могут принадлежать к другому классу трофности, чем водоем в целом, и о том, что высшая растительность является естественным биофильтром биогенных веществ, поступающих с водосбора в озеро или водохранилище.

Энергетический подход позволяет выявить влияние широтной зональности на продукционные процессы в экосистемах. Так, сравнение величин годовой продукции водной макрофитной растительности озер Тюменской области и Северного Казахстана показало, что, несмотря на нивелирующее действие водной среды, отмечается рост продуктивности интразональной растительности в южном направлении (табл. 26). Это отражает различия в количестве поступающей солнечной энергии в разных природно-климатических условиях [Свириденко, 2001].

**Продуктивность макрофитной растительности пресных и солоноватых водоемов
природно-климатических зон
Северного Казахстана и юга Западной Сибири [по: Свириденко, 2001]**

Климатическая зона (подзона)	Солнечная радиа- ция, ккал/см ² год	Годовая продукция фитоценозов		Коэффициент транс- формации энергии, %
		гС/м ²	ккал/см ²	
Степная	105–110	325–350	0,33–0,35	0,31–0,32
Лесостепная (юг)	100–105	300–325	0,30–0,33	0,30–0,31
Лесостепная (север)	95–100	250–300	0,25–0,30	0,26–0,30
Подтаежная	90–95	200–250	0,20–0,25	0,22–0,26
Таежная (юг)	85–90	150–200	0,15–0,20	0,18–0,22

Оценивая продукционную роль водных макрофитов в общем биотическом балансе водных экосистем, следует иметь в виду, что в мелководных экосистемах или в водоемах с обширной литоралью существенная доля фонда первичной продукции формируется за счет перифитона и микрофитобентоса, и меньшая – за счет макрофитов, в глубоководных водоемах удельная продукция высших водных растений ниже продукции фитопланктона [Жукова, 2006; Хромов, 2006]. Определение суточной первичной продукции фитопланктона, эпифитона и макрофитов в Можайском водохранилище показало следующее соотношение: 60–80% : 1–20% : 1–10%. При этом замечено, что водные макрофиты оказывают ингибирующее влияние на продукционные показатели фитопланктона, что обусловлено, с одной стороны, перехватом биогенных элементов макрофитами, а с другой – влиянием прижизненных выделений макрофитов. В то же время массовое развитие фитопланктона может ингибировать продукцию макрофитов и эпифитона, что объясняется эффектом затенения при его массовом развитии. Наблюдаемые эффекты взаимного ингибирующего влияния растительных сообществ на их продукционные характеристики следует учитывать при оценке этих величин и при возможном последующем пересчете на большие площади водоема или на больший период времени, а также при выборе участков для измерения первичной продукции и деструкции (как правило, фитопланктона) при гидробиологическом мониторинге для получения адекватных оценок качественного состояния вод.

Водные растения играют *важную роль в балансе биогенных элементов и гидрохимическом режиме водоемов*. Различные виды растений за вегетационный период в одинаковой степени накапливают азот и фосфор [Якубовский, 1977, 1979; Мережко, 1988; Распопов, 1985 и др.]. В среднем в водных растениях содержится соединений азота в пересчете на азот 1,5–2,5% от абсолютно сухой массы, фосфора – 0,2–0,3% что в сотни и тысячи раз превышает их содержание в окружающей воде. Макрофиты играют важную роль в круговороте биогенов, перекачивая их из грунтов в воду и сорбируя из воды вегетативными органами (табл. 27). При этом придаточные корни стеблей и корневищ водных растений сорбируют биогенные вещества интенсивнее, чем корневища наземных растений. Водные растения играют важную роль в углеродном цикле водоемов. Известно, что кубышка желтая способствует удалению метана из донных отложений.

По данным И.М. Распопова [1985], на озерах Лача, Ильмень и Чудском при небольшом объеме водных масс гидрофиты накапливают от 26,2 до 67,0 т фосфора и от 260 до 574 т азота, на длительное время изымая биогенные вещества из круговорота в водной

массе озер. К концу вегетационного периода органические и часть минеральных соединений, образованных и накопленных в надземных частях макрофитов, перемещается в подземные части. Так, в листьях и стеблях тростника в днепровских водохранилищах в сентябре содержание азота составляло 80% от его количества в этих органах в мае–июне, а в корневище оно возрастало в 3–4 раза [Якубовский, 1979].

Таблица 27

**Общее количество биогенных веществ (т),
заклученное в надземных частях макрофитов
озер Северо-Запада России [по: Распопов, 1985]**

Озеро	Фосфор	Азот	Углерод
Ладожское	150,5	1100	21600
Онежское,	5,4	74	2800
Ильмень	42,0	418	6723
Белое	24,3	219	3600
Кубенское	39,8	350	5840
Воже	100	862	14400
Лача	129,4	1104	19000
Псковско-Чудское	93,2	840	13600

В процессе жизнедеятельности растения не только поглощают вещества из окружающей среды, но и выделяют биогенные соединения, в частности фосфорные. Истинно водные растения по сравнению с гелофитами в большей степени служат резервуарами-накопителями биогенных веществ, изымая их из воды на длительный срок. Например, если содержание азота в тростнике южном составляет 1,9–2,3%, то в рдесте гребенчатом – 3,7%, в ряске малой – 3,6–4,7%, в ряске трехдольной 3,7–4,4%, в роголистнике – 3,5–5%. В этих же видах гидрофитов отмечается и более высокое содержание фосфора (0,9–1,3%) при концентрации этого элемента в тростнике южном до 0,2%. По общему уровню накопления водными растениями элементы составляют следующий ряд: N>Mg>P>Fe>Mn>Zn>Cu>Co>Mo [Свириденко, 2001].

Водные растения влияют на кислородный режим водоемов. Так, в зарослях гидрофитов литоральной зоны Запорожского водохранилища содержание O₂ выше на 40%, органических веществ на 28%, а биогенных и микроэлементов ниже в 1,3–2 раза, чем в профундали. В зарослях гелофитов, наоборот, содержание кислорода уменьшается на 20–45%, биогенных элементов увеличивается на 25–35% [Барановский, Варенко, 1993]. Многолетние исследования выделения и поглощения кислорода высшими водными растениями водоемов Украины в пик их вегетации позволили сделать вывод о том, что в зарослях погруженных макрофитов в воде постоянно имеется определенный запас кислорода, в то время как в зарослях гелофитов и растений с плавающими листьями возможен его дефицит.

Дыхание водных растений и их деструкция сопровождаются выделением CO₂ и повышением кислотности воды. Потребление CO₂ при фотосинтезе, наоборот, подщелачивает среду. В пик вегетационного периода растений в поверхностных слоях воды значения рН повышаются до 9–19. Изменение рН среды влияет на функциональную активность гидробионтов (питание, рост, газообмен и др.) В слабощелочной среде условия для развития прибрежно-водных растений более благоприятны, чем в кислой. В наибольшей степени изменение рН, состава и концентрации газов и химического состава илов влияет на жизнедеятельность погруженных макрофитов.

Важную экологическую роль выполняют оксигенераторы – водные растения, которые обогащают воду кислородом, жизненно необходимым для водных организмов. К оксигенераторам относятся также растения, способные выделять фитонциды, биологи-

чески активные вещества, которые, регулируя физико-химические процессы водных экосистем, могут предотвращать ухудшение качества воды, развитие патогенных организмов и создавать благоприятные условия для всех компонентов водной экосистемы. Известны, например, ингибирующее действие роголистника темно-зеленого на некоторые сине-зеленые водоросли (см. раздел 8.2.) и высокая фитонцидная роль нимфейных. Сплошное распределение на поверхности воды листьев кувшинок и кубышки создает механическое препятствие для развития теплолюбивых и светолубивых личинок комаров. Активная фитонцидная деятельность нимфейных препятствует «цветению» воды, угнетает патогенные организмы.

Водные растения являются главным биотическим фактором в процессах самоочищения водных экосистем. Роль водных и прибрежно-водных растений в самоочищении водоемов в общем виде можно свести к следующему:

- 1) механическая очистительная функция, когда в зарослях растений задерживаются взвешенные и слаборастворимые органические вещества;
- 2) минерализация фитомассы и окислительная функция;
- 3) детоксикация органических загрязнителей [Садчиков, Кудряшов, 2005].

Известно, что от фильтрационной активности макрофитов зависят процессы выноса вещества на берег и в сопредельные водоемы, перемешивание воды и ее прозрачность.

Фотосинтез и дыхание растений – факторы, предопределяющие процессы биологического самоочищения и формирования качества водной среды. Указанные факторы самым непосредственным образом связаны с продукционно-деструкционными процессами в водных экосистемах. При участии растений загрязнения вовлекаются в круговорот веществ с последующим выводом из него через пищевые цепи в виде седиментов, путем разложения и др. Частично эти загрязнения выходят из круговорота под влиянием физико-химических факторов, но снова при участии растений. Последние задерживают илистые частицы механически, а также способствуют переводу закисных форм в окисные и седиментации путем фотосинтетического повышения содержания кислорода и повышения рН воды. Водные растения аккумулируют ионы тяжелых металлов, радионуклиды, они способны к детоксикации ядохимикатов, СПАВов, продуктов нефтехимии и т.д. (см. раздел 7.2.). Такие водные растения, как рдест блестящий и элодея канадская снижают количество пленочной нефти в 20 раз [Якубовский, 1977, 1979].

Очищение воды и постоянное возобновление ее качества является важным элементом самоподдержания стабильности всей водной экосистемы. Поскольку почти вся водная биота участвует в формировании качества воды, в самоочищении водных экосистем либо в регуляции этих процессов, то необходимо сохранять ее разнообразие.

«Связь между качеством воды и биоразнообразием не исчерпывается тем, что для сохранения биоразнообразия надо поддерживать качество воды... Справедливо и обратное: для сохранения качества воды необходимо поддерживать функционально активное биоразнообразие водных экосистем» [Остроумов, 2002, с. 140]. Иными словами, сохранение функционально активного биоразнообразия в водоеме является условием, причем абсолютно обязательным, для поддержания чистоты воды в нем [Остроумов, 2005].

Высшая водная растительность играет важную роль в сохранении биоразнообразия водных экосистем. Фитоценозы зарослей макрофитов служат «донором» водорослей для пелагиали. Литоральные биоценозы большинства водоемов отличаются более высоким видовым разнообразием альгоценозов, численностью и биомассой, а также уровнем продуктивности. Например, весной в фитопланктоне Телецкого озера на литоральных участках отмечено до 44 одновременно вегетирующих видов водорослей из 8 отделов, а в пелагиали не более 15 видов. В августе видовое разнообразие водорослей повышается до 80 видов. Видовое разнообразие перифитона на макрофитах намного разнообразнее, чем на камнях. В литорали Телецкого озера обнаружено 250 таксонов беспозвоночных животных, большинство из них приурочены к смешанным зарослям

макрофитов, преимущественно к мягкой растительности. Большинство беспозвоночных, обитающих в зарослях макрофитов, используют их не в качестве источника пищи, а как субстрат, аккумулирующий на себе водоросли и детрит [Зарубина и др., 2006].

Пресноводные водоемы являются местами нагула молоди и нереста многих видов фитофильных рыб, таких как карась, лещ, сазан, плотва, густера, язь, красноперка, укляя; хищных рыб – окуня, щуки, судака и др. С фитоценозами водоемов связано развитие всех видов земноводных. Здесь обитают озерная и прудовая лягушки, тритоны, пресмыкающиеся (болотная черепаха, ужи водяной и обыкновенный), птицы (лебедь-шипун, лебедь-кликун, лысуха, камышница, пастушок, большая выпь, большая и черношейная поганки, дроздовидная камышовка, черная и белокрылая крачки, камышовка-овсянка, разные виды уток, серый гусь, нырки и др.). Топически и трофически с прибрежно-водными биоценозами связаны млекопитающие (ондатра, водяная полевка, выхухоль, бобр, нутрия, кутора обыкновенная, мышь-малютка и др.). Значительное количество прибрежно-водных растений идет как на питание, так и на строительство «хаток».

Средообразующая и трофическая роль макрофитов в водных экосистемах проявляется в формировании таких устойчивых структурно-функциональных подсистем, как связанный с макрофитами перифитон (биоценозы обрастаний макрофитов бактериями, водорослями, грибами, беспозвоночными), зоопланктоценоз (зарослевый зоопланктон), во взаимосвязи макрофиты – фитофильные рыбы.

Важной характеристикой биогеоценоза является его функциональная структура – совокупность консорционных взаимоотношений между организмами, или биоценотический коннекс. Существуют самые разнообразные сочетания водных организмов, связанные с их жизнедеятельностью. Например, консорционный анализ поверхностно плавающих гидрофитов показал, что в водоемах г. Астрахани консорция сальвинии плавающей включает 118 связей, ряски малой – 102 связи, многокоренника – 111 [Кособокова, 2003]. При этом мероконсорция корней объединяет 63 вида организмов, общих для всех трех видов гидрофитов. В мероконсорции листьев сальвинии и листецов рясковых – 37 видов. Ведущее место в образовании консортивных связей с макрофитами принадлежит насекомым, которые имеют 8 типов связей (трофических, метаболических, репродуктивных, топических, фабрических, форических и др.).

Перифитон с участием бактерий и грибов играет важную трофическую роль для многих гидробионтов (от простейших до рыб). На водных растениях часто встречаются сапротрофные и паразитные грибы (свыше 200 видов), участвующие в разложении органических веществ детрита и клетчатки листового опада. Микроскопические грибы и грибоподобные организмы, входящие вместе с бактериями и простейшими в блок микродеструкторов, являются важным структурно-функциональным компонентом экосистем водоемов и водотоков. Они обеспечивают превращение вещества и энергии как в водной толще, так и в донных отложениях, представляя собой одну из наименее изученных групп гидробионтов.

Среди зарослей развивается чрезвычайно богатая фауна беспозвоночных, состоящая из различных морфоэкологических типов гидробионтов – планктонных, бентических, нейстонных, нектонных и перифитонных. Среди перифитонных организмов наиболее многочисленны личинки насекомых (хирономиды), высшие раки и моллюски (дрейсена).

Водные растения служат защитой и субстратом для разнообразных систематических групп беспозвоночных организмов (гидр, мшанок, плоских и кольчатых червей, клещей, ракообразных, насекомых, моллюсков). Водные растения оказывают влияние на распределение биоты в водоеме. Заросли кувшинковых, создавая за счет пластинок плавающих листьев характерные «ценозы под крышей», способствуют созданию особых условий со специфическим микроклиматом. Они тормозят движение воды, облегчают поселяющимся среди них организмам противостояние колебанию водной массы и

предоставляют им опору для временного или постоянного прикрепления [Негробов, Хмелев, 1999].

Фауна литоральной зоны с зарослями по сравнению со свободной прибрежной зоной водоемов отличается и более высокими величинами численности и биомассы планктонных беспозвоночных. Так, например, на участках, лишенных растительности (устье р. Казанки, залив р. Волги у пос. Победилово), численность зоопланктона составила 38-192 тыс. экз./м³, биомасса 0,15-3,5 г/м³, а в зарослях рогоза узколистного и тростника южного они достигали 1,6-1,8 млн. экз./м³ и 28-35 г/м³ соответственно. Кроме того, в зарослях воздушно-водной растительности одновременно отмечалось до 25-30 видов зоопланктона. В открытой части Усинского залива Куйбышевского водохранилища средняя за вегетационный сезон численность макрофауны составила 266,5 экз./м², масса – 6,36 г/м², а в зарослях высшей водной растительности – 1432,1 экз./м² и 12,8 г/м² соответственно. Наибольшая численность отмечена в зарослях рдестов – 6965,5 экз./м² при массе 36,1 г/м², наименьшая – в зарослях рогоза узколистного, манника большого – 747,6 экз./м² при массе 10,4 г/м² [Ахметзянова, 2000].

Установлено, что в литорали с зарослями макрофитов общая численность зоопланктона и число видов значительно выше, чем в чистой литорали без макрофитов. Горизонтальное распределение зоопланктона заросшей литоральной зоны, характеризуется образованием агрегаций. Это может быть связано со следующими факторами. Во-первых, пресс рыб в чистой литорали гораздо выше, чем в литорали, заросшей макрофитами. Следовательно, макрофиты выступают в роли рефугиума для зоопланктона, что может вызывать, например, образование скоплений рачков. Во-вторых, в процессе фотосинтеза макрофиты выделяют в воду аллелопатические соединения, что также может вызывать образование агрегаций. Таким образом, структура сообщества зоопланктона литоральной зоны в значительной мере определяется степенью ее гетерогенности, вызванной развитием высшей водной растительности. По мере увеличения гетерогенности увеличивается число видов зоопланктона, уменьшается суточная изменчивость структурных показателей сообщества зоопланктона, происходит возникновение агрегаций.

Основной нерест фитофильных рыб происходит в водоемах, на участках с залитой луговой и воздушно-водной растительностью, а погруженная растительность используется в качестве субстрата только поздно нерестящимися видами. Верхний пояс зарослей воздушно-водных растений служит, в основном, для нереста, инкубации икры и нагула личинок. Нижний пояс, где развиваются главным образом заросли погруженных растений, используется для нагула мальков и сеголетков фитофильных рыб. Лучшим субстратом для икры фитофильных рыб считаются прошлогодние остатки растений – осок, манника, частухи и т.д. Высокотравная растительность как нерестовый субстрат почти не используется, в меньшей степени в этих фитоценозах встречаются личинки и мальки рыб. Заболоченные участки рыбой для размножения не используются.

Высшая водная растительность оказывает косвенное или прямое влияние на все звенья трофических цепей водных экосистем. Степень влияния определяется составом макрофитов, их площадями и биологическими особенностями. Прибрежно-водная растительность используется в пищу животными разных систематических групп – червями, моллюсками, ракообразными, насекомыми, рыбами, птицами и млекопитающими. Водные растения обеспечивают энергией все трофические звенья пищевой цепи водоемов. Известно, что с гидробионтами трофически связаны 314 видов макрофитов [Гаевская, 1966]. По количеству трофических связей лидером являются рдесты: разные виды имеют от 19 до 51 связи. Гидробионты используют в питании не только живые, но и отмершие части растений. Последние разлагаются бактериями, грибами, простейшими и вместе с детритом утилизируются различными деструкторами. Известно, что с зарослями тростника имеют пищевые связи 85 видов гидробионтов, ежеголовника – 65, урути – 53, роголистника – 35, рдеста пронзеннолистного и частухи

подорожниковой – 34, стрелолиста – 25 видов позвоночных и беспозвоночных животных.

На мелководьях Куйбышевского водохранилища изучалась структура консорциев беспозвоночных в ассоциациях рогоза узколистного, манника большого и ситняка болотного [Ахметзянова, Егоров, Салахутдинов, 2000]. Было собрано 24316 экземпляров беспозвоночных, трофически или топически связанных с вышеназванными видами воздушно-водных растений.

Беспозвоночные по степени связи с высшими водными растениями представляют четыре группы: биотрофы (облигатные и факультативные фитофаги), сапротрофы, хищники и эпифиты.

К облигатным фитофагам относятся виды из 11 отрядов беспозвоночных. Однако у большинства их облигатная фитофагия чередуется с факультативной либо с сапротрофностью или хищничеством, и они не играют особой роли в отторжении живой фитомассы. Характерный и оцениваемый визуально вред растениям причиняют, в основном, гусеницы чешуекрылых. Беспозвоночные, связанные с тканями рогоза узколистного, относятся к 4 отрядам: двукрылые, чешуекрылые, жесткокрылые и трипсы. Доля годовой продукции рогоза, поедаемого беспозвоночными, составляет 4,2% и варьирует в зависимости от биотопа и сезона. Эпиконсорты рогоза узколистного относятся к 14 отрядам беспозвоночных. Численность и биомасса популяций беспозвоночных, приходящихся на 1 кг веса растений, равны в среднем 10,1 экз. и 0,12 г, нектобентосных организмов (клопы, жуки) на единицу объема воды – 118,2 экз./м³ и 2,4 г/м³, а бентоса на единицу площади – 943,7 экз./м² и 15,5 г/м² соответственно.

В тканях манника большого обнаружены представители семи отрядов беспозвоночных: пауки, клещи, чешуекрылые, двукрылые, жесткокрылые, трипсы и ногохвостки. Наиболее многочисленны двукрылые (78,7% от общей численности), а по биомассе – чешуекрылые (70,3% от общей биомассы). На 1 кг веса растений приходится 23,8 экз. и 0,2 г беспозвоночных. Доля потребления животными продукции манника большого – всего 0,6–1,2 % от общего веса растений. Наиболее высокий процент выедания приходится на август – сентябрь, что совпадает с периодом наибольшей активности чешуекрылых. Эпифауна манника большого объединяет 18 отрядов беспозвоночных.

В тканях ситняка болотного обнаружены чешуекрылые и двукрылые насекомые. Основными фитофагами являются гусеницы чешуекрылых, сравнительно высокая биомасса которых (0,1% от общей биомассы растений) соответствует наиболее интенсивному периоду отчуждения фитомассы (июль – август). С ситнягом болотным связаны виды 15 отрядов беспозвоночных-эпиконсортов.

Таким образом, высшие водные растения обеспечивают консортивные связи экосистемы и через установление трофических и топических взаимоотношений создают благоприятные условия для гидробионтов.

Однако чрезмерное зарастание водоемов прибрежно-водной растительностью приводит к повышению содержания в них органических веществ до 14–16%, увеличивает осадконакопление и ускоряет процессы заиления. Разросшиеся в большом количестве макрофиты затрудняют отлов рыбы, в зимнее время их разложение вызывает ее «заморы». Зарастание водохранилищ, прудов и оросительных каналов мешает их эксплуатации, вызывает их засорение и биогенное загрязнение. Сильное развитие водных растений вызывает постепенное заболачивание и обмеление водоемов. Однако и из этих процессов человек может извлечь пользу. Очистка водоемов современной техникой позволяет организовать рентабельную добычу ила и сапропеля, которые могут использоваться как удобрение, а сами растения могут найти применение в качестве корма для сельскохозяйственных животных (см. раздел 7.4).

В функционировании водных экосистем водные растения выполняют важную продукционную, энергетическую (трофическую), средообразующую (топическую) и фильтрационную (накопительную) роль.

Основными продуцентами являются гелофиты, хотя в разных водоемах продукционная роль макрофитов разных экологических групп в создании фитомассы неодинакова.

Водные макрофиты играют важную роль в балансе кислорода и биогенных элементов. Они являются главным биотическим фактором в процессах самоочищения водных экосистем (седиментации, минерализации, детоксикации).

Высшая водная растительность оказывает косвенное или прямое влияние на все звенья трофических цепей водных экосистем. Сообщества водных растений имеют большое значение для сохранения биоразнообразия водных и околоводных ценозов.

При определенных условиях водные растения могут оказывать отрицательное воздействие на водную экосистему.

Рекомендуемая литература

Основная

Алимов А.Ф. Разнообразие, сложность, стабильность, выносливость экологических систем // Журнал общ. биол. 1994. Т. 55. № 3. С. 285–302.

Вернадский В.И. Биосфера и ноосфера. – М., 1989.

Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. – Минск, 1960.

Гаевская И.С. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. – М., 1966.

Остроумов С.А. О полифункциональной роли биоты в самоочищении водных экосистем // Экология. 2005. №6. С. 452–459.

Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. – Ярославль, 2001.

Распопов И.М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. – Л., 1985.

Распопов И.М., Доценко О.Н. Высшие водные растения как средообразующий фактор в прибрежно-водных экотонах // Вопросы биоценологии. – Саратов, 1998. С. 86–92.

Садчиков А.П., Кудряшов М.А. Гидрботаника: Прибрежно-водная растительность: Учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. – М., 2005.

Дополнительная

Алимов А.Ф. Заметки о современном состоянии гидробиологии континентальных водоемов // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 8. №1 (15). 2006. С. 7–17.

Ахметзянова Н.Ш. Структура консорций воздушно-водных растений на мелководьях Куйбышевского водохранилища // V Всероссийская конференция по водным растениям «Гидрботаника 2000»: Тезисы докладов. – Борок, 2000. С. 103–104

Ахметзянова Н.Ш., Егоров Ю.Е., Салахутдинов А.Н. Роль макрофитов в формировании прибрежных биоценозов Куйбышевского водохранилища // V Всероссийская конференция по водным растениям «Гидрботаника 2000»: Тезисы докладов. – Борок, 2000. С. 105–106.

Барановский Б.А., Варенко Н.И. Высшая водная растительность руслового водохранилища и ее влияние на гидрохимический режим // Водная растительность и качество их вод: Материалы III конференции. – Карельский НЦ РАН, 1993. С. 24–25.

Зарубина Е.Ю., Митрофанова Е.Ю., Яныгина Л.В. и др. Структурно-функциональная организация литоральных биоценозов Телецкого озера // IX съезд Гидробиологического общества РАН: Тез. докл. Т. 2. – Тольятти, 2006. С. 170.

Жукова А.А. Продукция автотрофных сообществ в литоральных биотопах озера Нарочь // IX съезд Гидробиологического общества РАН: Тез. докл. Т. 1. – Тольятти, 2006. С. 162.

Кособокова С.Р. Консорционный анализ поверхностно-плавающих гидрофитов водоемов г. Астрахани: Автореф. дис. ... канд.биол.наук. – Астрахань, 2003.

Мережко А.И. Эколого-физиологические исследования высших водных растений в связи с их ролью в самоочищении водоемов // I Всесоюзн. конференц. по высш. водн. и прибрежно-водн. растениям: Тез. докл. – Борок, 1988. С. 104–105.

Негробов В.В., Хмелев К.В. Консорционный анализ семейства кувшинковых Nymphaeaceae Salisb. бассейна Среднего Дона. – Воронеж, 1999.

Остроумов С.А. Система принципов для сохранения биогеоценотической функции и биоразнообразия фильтраторов // Доклады РАН. – 2002. Т. 383. № 1. С. 138–141.

Свириденко Б.Ф. Эколого-динамическая организация растительного покрова водоемов Северного Казахстана: Диссертация ... докт.биол.наук. – Омск, 2001.

Хромов В.М. Соотношение продукционно-деструкционных характеристик фитопланктона, эпифитона, макрофитов // IX съезд Гидробиологического общества РАН: Тез. докл. Т. 2. – Тольятти, 2006. С. 221.

Якубовский К.Б. О миграции биогенов в водоеме с участием высших растений // I всесоюзн. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. растениям. – Борок, 1977. С. 153–155.

Якубовский К.Б. Химический состав высших водных растений на разных этапах их вегетации, деформации и разложения // Мелководья Кременчукского водохранилища. – Киев, 1979. С. 75–82.

Контрольные вопросы

1. Почему энергетический подход важен для понимания значения водных растений в функционировании водных экосистем?
2. Одинаково ли участие разных групп водных растений в образовании фитопродукции разных водоемов?
3. Как зависит продуктивность водоемов от зональных факторов?
4. Какова роль макрофитов, фитопланктона и перифитона в создании первичной продукции водных экосистем?
5. Какую роль выполняют водные растения в круговороте биогенных веществ: азота, фосфора, углерода?
6. Как водные и воздушно-водные растения влияют на кислородный баланс водных экосистем?
7. Назовите три основные функции водных растений как биотического фактора очищения водных экосистем.
8. В чем заключается средообразующая роль водных макрофитов?
9. Почему макрофиты литоральной зоны имеют большое значение в сохранении биоразнообразия водоемов?
10. Приведите примеры, доказывающие консортивные связи макрофитов.

11. Какова трофическая функция водных растений?
12. При каких условиях водные макрофиты оказывают отрицательное влияние на функционирование водных экосистем?

Задания для самостоятельной работы

1. Вильгельм Оствальд сказал: «Только энергия встречается во всех без исключения известных явлениях природы, или, другими словами, все явления природы могут быть подчинены понятию энергии». Объясните абсолютную правомерность этого положения, используя понятия «живое вещество», «биотический баланс», «первичная продукция».

2. Раскройте прямую и обратную связь между качеством воды и биоразнообразием водных экосистем, подтвердив эту взаимосвязь примерами для разных таксономических групп гидробионтов растительного и животного мира.

3. Заполните таблицу.

Значение растений в функционировании водных экосистем

Значение	Краткая характеристика	Примеры
Производственное		
Накопительное		
Фильтрационное		
Топическое		
Трофическое		

Глава 6. Проблемы охраны водных растений

Природа – такой же уникал, как картины Рафаэля, уничтожить их легко, воссоздать невозможно.

Основная идея

Каждый вид входит в состав определенных сообществ, и, как правило, чтобы сохранить его, нужно сохранить все сообщество как его местообитание.

А.Л. Тахтаджян.

Смысловые связи

Проблема охраны водоемов – лимитирующие факторы водных растений – меры охраны целостности популяций

! Ключевые слова

Генофонд, лимитирующие факторы, краснокнижные виды, редкие растения, статус редкости, мониторинг ценопопуляций.

К основным причинам сокращения численности популяций и количества местонахождений водных растений относятся следующие [Шилов, 1977]:

1. *Нарушение условий обитания:*

а) изменение гидрологического режима водоемов (спуск воды при осушении заболоченных земель и, напротив, подъем уровня воды при строительстве плотин);

б) раскорчевка древесно-кустарниковой растительности по берегам водоемов, что вызывает нарушение водоохраных функций прибрежной зоны, приводит к эрозии почвы, абразии берегов, усиливает отрицательное воздействие ветров;

в) загрязнение водоемов стоками сельскохозяйственных, промышленных и коммунальных предприятий, нефтепродуктами, минеральными удобрениями и пестицидами, поступающими с водосборной территории водоемов;

г) более быстрое зарастание, заболачивание водоемов, усиливающееся из-за их эвтрофикации и ускоренной эрозии почв;

д) конкуренция со стороны заносных видов, в частности, элодеи канадской.

2. *Нарушение целостности популяций:*

а) истребление растений при ловле рыбы сетями, бреднями, при плавании на лодках; поедание растений ондатрой;

б) сбор цветков декоративных растений на букеты, что приводит к снижению численности и нарушению структуры популяций;

в) затопление мелководной зоны в результате создания крупных водохранилищ.

3. *Нарушение биоценологических (экологических) связей.* Например, для одной из причин сокращения ареала водяного ореха стало истребление естественных распространителей его плодов.

Положение с охраной генофонда растений настолько усложнилось, что человек уже не может оставаться просто наблюдателем и фиксатором фактов. В исчезновении видов растений прежде всего повинен он сам. Он же обязан взять на себя заботы по их спасению. Для сохранения редких, исчезающих видов растений необходимо:

а) запрещение сбора редких и декоративных водных растений;

б) запрет ловли рыбы сетями и бреднями, плавания на лодках в местах обитания редких водных растений;

в) при наличии благоприятных условий вселение редких видов (реинтродукция) в те водоемы, в которых они исчезли, и мониторинг их развития;

г) организация постоянного наблюдения за состоянием популяций с целью принятия своевременных, а в случае необходимости и экстренных мер по их спасению;

д) улучшение экологических условий произрастания водных растений (особенно в периоды погодно-климатических аномалий) с помощью мелиорации водоемов;

е) культивирование редких видов водных растений в ботанических садах с целью сохранения видов, изучения их биологии и экологии, получения диаспор для последующего расселения;

ж) создание и расширение сети особо охраняемых природных территорий (ООПТ) и ботанических заказников.

Главным фактором, лимитирующим видовое разнообразие водных растений, является загрязнение водоемов. В последние годы в России многое делается для сохранения чистоты вод. На промышленных предприятиях внедряются установки по повторному использованию воды в технологических процессах, в городах и поселках строятся современные очистные сооружения, на речном флоте осуществляется сбор подсланевых вод. Вокруг водоемов устанавливаются водоохранные зоны. Вводятся в эксплуатацию очистные сооружения с биологической системой очистки сточных вод. В целом же несмотря на то, что разработан целый комплекс мероприятий, направленных на предотвращение загрязнения водоемов, осуществляются они недостаточно интенсивно и последовательно.

Таким образом, для разработки действенных мер по охране редких и исчезающих видов растений необходимо изучить их биологию и экологию (в частности особенности их размножения, распространения, фенологического развития) и консортивные связи, а также выявить основные причины их исчезновения, сокращения местообитаний и численности популяций. Желательно также проанализировать меры, принятые для их охраны, и вести мониторинг динамики состояния популяций [Матвеев, Соловьева, Саксонов, 2005].

Преобразование естественных природных ландшафтов в антропогенные и загрязнение окружающей среды сопровождается нарушением целостности природно-территориальных комплексов, их экосистем, биоценологических, консортивных связей, путей миграции растений и животных, что приводит к уменьшению численности и плотности популяций. Это не только вызывает обеднение генофонда, но, вероятно, изменяет в ряде случаев процессы микроэволюции. Это, возможно, наносит не меньший ущерб генофонду¹³, чем прямое истребление видов.

Восстановление ареалов и плотности нарушенных популяций возможно лишь при условии сохранения местообитаний. Охрана экофонда (совокупности экологического разнообразия той или иной территории) – необходимое условие охраны генофонда.

Проблема сохранения всего генофонда мировой флоры имеет огромное значение. По данным Международного союза охраны природы и природных ресурсов (МСОП), около 10% видов сосудистых растений (т.е. 1 вид из 10) нуждается в охране. В России насчитывается 21 вид редких и исчезающих растений водной флоры [Красная книга РФ, 2008], они составляют 5% от общего состава сосудистых водных макрофитов. Из них высшие споровые растения представлены родом *Isoëtes* (*I. lacustris* L., *I. maritima* Underw., *I. setaceae* L.) и *Marsilea* (*M. quadrifolia* L., *M. strigosa*). Из Покрытосеменных растений в Красную книгу РФ занесено 17 видов из 15 родов и 13 семейств, 9 видов – представители класса Magnoliopsida, 7 видов – Liliopsida.

В Красную книгу занесены растения трех категорий:

¹³ Под генофондом (от греч. *genos* – ‘род’, ‘происхождение’ и лат. *fundus* – ‘основание’) мы понимаем наследственную информацию, заключенную в совокупности генов какой-либо группы особей. Термин «генофонд» введен русским ученым А.С. Серебровским в 1928 году.

1) *находящиеся под угрозой исчезновения*. Таксоны, численность особей которых уменьшилась до такого уровня или число их местонахождений настолько сократилось, что в ближайшее время они могут исчезнуть (11 видов водных растений);

2) *сокращающиеся в численности*. Таксоны с неуклонно сокращающейся численностью, которые при дальнейшем воздействии факторов, снижающих численность, могут в короткие сроки попасть в категорию находящихся под угрозой исчезновения (4 вида водных макрофитов);

3) *редкие*. Таксоны с естественной невысокой численностью, встречающиеся на ограниченной акватории или спорадически распространенные на значительных акваториях, для выживания которых необходимо принятие специальных мер охраны (6 видов водных растений).

Таблица 28

Список водных видов растений, занесенных в Красную книгу РФ

Вид	Арктика	Европ. часть РФ	Кавказ	Запад. Сибирь	Вост. Сибирь	Дальний Восток	Категория статуса
<i>Isoëtes lacustris</i> L.	+	+		+	+		3
<i>I. maritima</i> Underw.		+		+	+	+	2
<i>I. setaceae</i> L.		+		+	+		2
<i>Marsilea quadrifolia</i> L.		+					1
<i>M. strigosa</i> Willd.		+					1
<i>Brasenia schreberi</i> Gmel.						+	1
<i>Euryale ferox</i> Salisb.						+	1
<i>Nuphar japonica</i> DC.						+	1
<i>Nelumbo nucifera</i> Gaertn.		+				+	3
<i>Tillaea aquatica</i> L.		+				+	3
<i>Aldrovanda vesiculosa</i> L.		+	+			+	3
<i>Nymphoides coreana</i> (Lévl.) Hara						+	1
<i>Trapella sinensis</i> Oliver.						+	3
<i>Litorella uniflora</i> (L.) Aschers.		+					1
<i>Lobelia dortmana</i> L.		+					3
<i>Alisma wahlenbergii</i> (Holmb.) Juz.		+					1
<i>Caldesia parnassifolia</i> (L.) Parl.		+		+			1
<i>Caulinia flexillis</i> Willd.		+		+	+	+	2
<i>C. tenuissima</i> (A. Br. ex Magnus) Tzvel		+				+	1
<i>Cladium mariscus</i> (L.) Pohl		+					2
<i>Eriocaulon komarovii</i> Tzvel.						+	1
Всего видов	1	15	1	5	4	12	

К редким видам растений, не включенным в Красную книгу РФ, в составе водной флоры России относятся *Potamogeton sarmaticus* Mäemets, *Typha domingensis* (Pers.) Steud и *Sparganium angustifolium* Michx.

Растения разной категории редкости распространены на территории России неравномерно: от 1 вида в Арктике и Кавказе до 15 видов в европейской части России. В четырех регионах встречаются *Isoëtes lacustris* L., *I. maritima* Underw. и *Caulinia flexillis* Willd. (табл. 28). Только в европейской части России произрастают 7 видов – *Marsilea quadrifolia* L., *M. strigosa* Willd., *Nelumbo nucifera* Gaertn., *Littorella uniflora* (L.) Aschers., *Lobelia dortmana* L., *Alisma wahlenbergii* (Holmb.) Juz., *Cladium mariscus* (L.) Pohl. Только на Дальнем Востоке встречаются 7 из 12 видов, имеющих государственный статус охраняемых, в частности, *Brasenia schreberi*, *Euryale ferox*, *Nuphar japonica* [Еремеева, 1977]. Реликтовый характер дальневосточной водной флоры связан с особенностями геологической истории в ледниковый период.

Основными факторами, лимитирующими распространение краснокнижных видов, являются: узкая экологическая амплитуда видов рода *Isoëtes*, *Marsilia*; высокая чувствительность к чистоте и прозрачности воды у *Alisma wahlenbergii*, видов рода *Caulinia*, *Littorella uniflora*, *Nelumbo nucifera*, *Tillea aquatica*; чувствительность большинства растений к различным видам антропогенного воздействия (загрязнению и засорению местообитаний, изменению водного режима, устройству пляжей и лодочных стоянок). Существуют и естественные лимитирующие факторы: так, отсутствие генеративных особей в некоторых популяциях *Cladium mariscus* исключает возможность размножения растений семенами. Слабая семенная продуктивность сдерживает рост численности популяций *Aldrovanda vesiculosa*, *Eriocaulon komarovii*, *Lobelia dortmanna*, *Nuphar japonica*. Лимитирующими факторами для *Brasenia schreberii*, *Euryale ferox*, наряду с перечисленными выше. Являются естественные климатические условия (температурный режим), резкие чередования периодов высокой и низкой водности на реках в течение года, истребление растений ондатрой, акклиматизированной в бассейне р. Амур. Кабаном и ондатрой истребляются также растения *Nelumbo nucifera*.

К редким растениям водной флоры относятся также виды, имеющие низкую численность и ограниченное распространение в конкретных физико-географических регионах. Они занесены в региональные Красные книги. К примеру, изучение Красных книг 19 регионов, расположенных в пределах Волжского бассейна, показало, что на их территориях в целом к раритетным отнесено 80 видов водной флоры, из них 54 гидрофита и по 13 гелофитов и гигрогелофитов [Соловьева, Сенатор, 2009]. Выяснилось, что в списки включены как очень редкие, так и весьма обычные виды или, наоборот, не включены растения, заслуживающие особой охраны. Так, *Callitriche transvolgensis* Tzvel., *C. fimbriata* Tzvel. (Волгоградская обл.), *C. hamulata* Kütz. ex Koch. (Тверская обл.), *Sagittaria trifolia* L., *Elatine hungarica* Moesz., *Damasonium constrictum* Juz. (Волгоградская, Астраханская обл.), *Butomus junceus* Turcz. (Удмуртия, Татарстан) не внесены в Красные книги перечисленных регионов, хотя являются истинно редкими – эндемичными, реликтовыми либо находятся на границе ареала.

Неправомерно, на наш взгляд, внесена в Красную книгу Марий Эл, Татарстана, Астраханской области *Lemna gibba* L. Этот вид активно распространяется в эвтрофированных водоемах, подверженных антропогенному загрязнению, кроме того, он нередко выпадает из поля зрения исследователей. В последние годы интенсивно захватывает открытые местообитания искусственных водоемов *Alisma gramineum* Lej. Долгое время считавшаяся редким видом, например, в Чувашии, Ярославской обл., *Zannichellia palustris* L. тоже стала активно распространяться в стоячих водоемах, но часто пренебрегается ботаниками, что искажает объективную картину встречаемости растения. Более глубокий и детальный анализ современного распространения каждого раритетного вида, мониторинг популяций редких растений, учет современных динамических

тенденций в дальнейшем позволит научно обоснованно скорректировать региональные списки растений, действительно нуждающихся в охране, или изменить их статус охраны.

Мониторинг популяций редких растений показывает необходимость коррекции списка редких растений, как это произошло при утверждении Красной Книги РФ [2008]. Из нее были исключены *Ceratophyllum tanaiticum* Sapieg. и *Trapa natans* L. s.l.

Проблема защиты исчезающих, редких и особенно реликтовых и эндемичных видов водных растений пристально изучается в России. Естественно, она не может быть решена только с помощью регистрации этих растений в Красных книгах. Реализация широкой программы репродукции редких растений и их введения в культуру подразумевает необходимость создания заповедников и водных садов [Шилов, 1977; Быков, 1984]. Сегодня можно констатировать завершение только первого этапа работы по сохранению генофонда гидрофильного компонента флоры России: проведена регистрация растений с разными статусами охраны. Однако, в связи с использованием в региональных документах разных шкал и категорий редкости видов, оказалось невозможным их сравнение и получение общей картины сохранности по всему ареалу [Саксонов, Розенберг, 2000]. Одним из промежуточных этапов работы должен стать критический анализ региональных списков охраняемых видов.

Пока не для всех водных растений изучены и установлены лимитирующие факторы, нет достоверных сведений о динамике численности популяций и данных, объективно характеризующих степень редкости. Еще рано делать выводы об эффективности рекомендуемых мер по сохранению вида, это должно стать специальным направлением исследований. Предстоит изучение особенностей биологии редких видов. Все это – задачи следующего этапа, предполагающего разработку системы мер по охране редких видов на бассейновом принципе с учетом специфики действия лимитирующих факторов в водохозяйственных системах разного уровня.

«Конечно, трудно охранять отдельные виды растений изолированно от условий их произрастания. Каждый вид входит в состав определенных сообществ, и, как правило, чтобы сохранить его, нужно сохранить все сообщество как его местообитание. Необходимость охраны отдельных видов диктует и необходимость охраны целых комплексов – участков растительного покрова, каждый из которых может служить убежищем для нескольких или многих редких, ценных и исчезающих видов» [Редкие и исчезающие виды флоры СССР..., 1981, с. 15]. В последние годы в разных регионах России и странах Западной Европы вслед за созданием Красных книг стали активно разрабатываться Зеленые книги растительных сообществ, целью которых является выявление нуждающихся в охране сообществ – естественной среды редких и исчезающих видов растений и животных, поскольку именно в рамках сообщества протекает эволюция вида и именно в нем он может сохраниться.

Сохранение фитоценозов способствует сохранению биогеоценозов и – в дальнейшем – биосферы в целом. Этот подход был использован при подготовке «Зеленой книги Украинской ССР» (1987) и «Зеленой книги Сибири» (1996), а также Зеленой книги Самарской области (2007).

Основоположником теоретических разработок в этом направлении является академик Е.М. Лавренко], который считал, что наличие редких видов, особенно в статусе доминантов и содоминантов, служит одним из критериев охраны сообществ, что необходимо охранять и зональные (типичные) сообщества и фитоценозы, находящиеся на границе ареала.

Для обоснования выделения редких растительных сообществ используются следующие критерии: научная значимость сообществ; характер размещения сообществ по ареалу синтаксона (редкость); природоохранный статус; естественность; сокращение площади; восстанавливаемость; опасность исчезновения; параметры биоразнообразия и структурных фитоценологических особенностей.

Изложенные критерии довольно полно и всесторонне характеризуют растительные сообщества и позволяют более или менее объективно выделить из них те фитоценозы, которые реально нуждаются в охране [Матвеев, Соловьева, Саксонов, 2005].

Существуют категории современного состояния охраны сообществ и требуемого статуса. Первая показывает присутствие данного типа сообществ в составе растительности заповедников и национальных парков как основных видов особо охраняемых территорий:

Охрана предполагает конкретные виды режима, обеспечивающие сохранение сообществ на всем ареале:

- заповедание всего ареала;
- заповедание отдельных участков ареала;
- сохранение в пределах национальных парков;
- сохранение в статусе памятников природы;
- постоянное наблюдение за состоянием сообществ;
- запрет отдельных видов хозяйственной деятельности.

Резюме

Причинами сокращения численности популяций водных растений являются как естественные факторы (климатические, биологические), так и антропогенные, связанные с нарушением условий обитания. Они приводят к нарушению условий обитания, целостности популяций и биоценологических (экологических) связей.

В Красную книгу России [2008] занесен 21 вид сосудистых водных макрофитов, из них 5 видов высших споровых растений и 17 видов Покрытосеменных растений из 13 семейств. Под угрозой исчезновения находятся *Marsilea quadrifolia* L., *M. strigosa* Willd., *Brasenia schreberi* Gmel., *Euryale ferox* Salisb., *Nuphar japonica* DC., *Nymphoides coreana* (Lévl.) Hara, *Litorella uniflora* (L.) Aschers., *Alisma wahlenbergii* (Holmb.) Juz., *Caldesia parnassifolia* (L.) Parl., *Caulinia tenuissima* (A. Br. ex Magnus) Tzvel, *Eriocaulon komarovii* Tzvel.

Критериями выделения редких растительных сообществ водных растений являются: научная значимость сообществ; характер размещения сообществ по ареалу синтаксона (редкость); природоохранный статус; естественность; сокращение площади; восстанавливаемость; опасность исчезновения; параметры биоразнообразия и структурных фитоценологических особенностей.

Рекомендуемая литература

Основная

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Сост. Р.В. Камелин и др. – М., 2008.

Матвеев В.И., Соловьева В.В., Саксонов С.В. Экология водных растений: Учебное пособие. – 2-е изд., доп. и перераб. – Самара, 2005.

Саксонов С.В., Розенберг Г.С. Организационные и методические аспекты ведения региональных Красных книг. – Тольятти, 2000.

Дополнительная

Быков Б.А. К истории и охране экосистем пресноводных водоемов // Экология. 1984. № 6. С. 64–66.

Еремеева Г.Е. О реликтах водоемов Приамурья // Первая Всес. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. – Борок, 1977. С. 12–13.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. – Л., 1981.

Соловьева В.В., Сенатор С.А. Гидрофильный компонент флоры в региональных Красных книгах Волжского бассейна // Раритеты флоры Волжского бассейна: Доклады участников Российской научной конференции (г. Тольятти, 12–15 октября 2009 г.) – Тольятти, 2009. С. 226–233.

Шилов М.П. Причины исчезновения и пути охраны реликтовых видов растений // Первая Всес. конф. по водным и прибрежно-водным растениям. – Борок, 1977. С. 33–36.

Контрольные вопросы

1. Какие виды высших водных споровых растений представлены в Красной книге РФ [2008]?
2. Представители каких семейств покрытосеменных водных растений включены в Красную книгу РФ?
3. В каких регионах России содержится наибольшее число краснокнижных видов водных растений?
4. Какие раритетные виды водных растений встречаются только на Дальнем Востоке?
5. Каковы лимитирующие факторы численности *Brasenia schreberii*, *Euryale ferox* и *Nelumbo nucifera*?
6. Каковы основные причины разрушения условий местообитания водных растений?
7. Какие меры необходимы для сохранения редких и исчезающих видов водных растений?

Задания для самостоятельной работы

1. Используя Красную книгу РФ (2008), нанесите на контурную карту России ареалы видов растений, находящихся под угрозой исчезновения.
2. Заполните таблицу

Водные растения Красной книги России

Название вида	Семейство	Категория статуса охраны	Ареал	Тенденция численности вида	Лимитирующие факторы	Меры охраны

Глава 7. Прикладная гидробиотаника

Применение науки составляет особое умение, гораздо более высокое, чем сама наука.
Френсис Бэкон

7.1. Индикационные возможности водных макрофитов

Наблюдайте природу и следуйте дорогой, которую она вам указывает.
Жан-Жак Руссо

Изучение роли растительности в очистке вод, проблемы биоиндикации, очистной роли водных макрофитов, их интродукции и использования относятся к прикладной гидробиотанике.

Индикационные свойства растений проявляются в различных изменениях их структурных и функциональных признаков. В коллективной монографии «Макрофиты – индикаторы изменений природной среды» [1993] водные растения по степени адаптационных свойств объединены в три группы: политопные, стеноитопные и занимающие промежуточное положение. Авторы монографии отмечают, что индикационные возможности политопных растений проявляются в изменениях структурных и продукционных показателей видов. Так, разреживание зарослей индицирует процессы заболачивания, а уменьшение продуктивности – понижение уровня и изменение состава воды. Индикационные свойства стеноитопных видов проявляются в изменениях их жизненного цикла.

Ведущим фактором, оказывающим влияние на развитие водных макрофитов и его характер, является колебание уровня воды в течение вегетационного периода, часто обусловленное антропогенным влиянием (искусственное осушение или обводнение экотопов). Этот фактор определяет структурно-функциональные изменения макрофитов и их сообществ, что позволяет использовать их для индикации указанных процессов. В результате изучения разнотипных водоемов на территории Украины и Чехословакии [Макрофиты..., 1993] были определены виды – индикаторы изменений экологической среды аквальных экосистем под влиянием природных и антропогенных факторов. Индикаторами антропогенного эвтрофирования водоемов являются рдест туполистный, многокоренник обыкновенный и многие другие виды; участков, не подвергающихся в настоящее время антропогенному эвтрофированию, – роголистник светло-зеленый.

До последнего времени высшие водные растения мало использовались в качестве индикаторов загрязнения водоемов, поскольку в этом отношении индикационные возможности высших водных растений и их сообществ весьма ограничены [Распопов, 2000]. Среди макрофитов преобладают эвриитопные виды растений, которые даже в пределах своего ареала предъявляют различные требования к факторам среды.

Биоиндикация состояния водных экосистем с использованием высших водных растений усложняется рядом других причин: гидрофиты часто имеют сходные морфологические и анатомические реакции на самые разные воздействия; они реагируют не на

отдельный фактор (в том числе и воздействие того или иного загрязнителя), а на всю их совокупность; водные растения имеют хорошо развитые механизмы поддержания гомеостаза, противодействующие влиянию вредных условий, кроме того, укореняющиеся гидрофиты в большей степени указывают на содержание загрязнителей в донных отложениях, чем в воде. В то же время высшие водные растения являются хорошо заметными и легко определяемыми объектами, что существенно облегчает работу с ними, поэтому их можно использовать как экспресс-индикаторы качества водной среды. Если они «сообщают» о неблагоприятном состоянии водоема, то его вода и донные отложения подлежат более детальному изучению с использованием классических физических, химических и санитарно-гидробиологических методов. Так, А.В.Щербаковым и его соавторами [1995] в результате изучения 130 водоемов Московской области были определены индикаторные возможности некоторых водных растений. Например, рдест Берхтольда при умеренном развитии является надежным индикатором умеренно-загрязненных и грязных вод, а при массовом зарастании – очевидным индикатором грязных вод. Наличие в водотоке рдеста курчавого свидетельствует о чистой воде, а рдест плавающий при массовом развитии является индикатором умеренно загрязненных и грязных вод.

А.Г. Сидорский [1993] обнаружил, что стрессовый пресс (увеличение скорости течения, снижение содержания в воде растворенного кислорода, повышение концентрации нефтепродуктов, хлорорганических соединений и поверхностно-активных веществ) оказывает существенное влияние на половую дифференциацию и выработку адаптационных механизмов у стрелолиста обыкновенного. Помимо растений с типичным, описанным в литературе соцветием (простая мутовчатая кисть, в которой одна или две нижние мутовки формируют три пестичных цветка, остальные – три тычиночных), отмечались растения со сложными соцветиями: центральная кисть имела в нижней мутовке одну или несколько боковых кистей, состоящих из мутовок с тычиночными цветками. Кроме того, обнаружены особи, у которых в простых и сложных соцветиях число и пол цветков в двух нижних мутовках имели самые разнообразные сочетания. Многолетние наблюдения автора на реках Волжско-Окского (Пра и Уста) и Днепроовского бассейнов показали, что одну и ту же задачу – ускорение формирования соцветий (а следовательно, сокращение сроков цветения и плодоношения) – растения из различных местообитаний решают разными путями. В экологически неблагоприятных условиях на реках Волжского бассейна у растений идет процесс уменьшения размеров соцветий, упрощения их строения, повышение числа пестичных цветков в нижних мутовках соцветий. На реках Днепроовского бассейна у стрелолиста отмечен процесс перехода растений с раздельнополой однодомностью на раздельнополую двудомную основу. В этом плане стрелолист обыкновенный – вид, имеющий высокую пластичность половой организации отдельных особей и популяции в целом, – может служить интересным объектом изучения [Сидорский, 1993].

Изучение разнотрофных водоемов Карелии позволило выявить индицирующие воды различной трофии. В качестве критериев при биоиндикации использовались степень зарастания озер и флористическое разнообразие растений, степень их развития, величина фитомассы и продукции, химический состав макрофитов [Фрейдлинг, 2003]. Ниже приведем индикационные виды и показатели различных *типов трофии водоемов по характеру развития растительности*, выявленные для водоемов Карелии.

Олиготрофии водоемов свидетельствуют наличие лобелии Дортманна, урути очередноцветковой, а также слабое развитие растительного покрова, значительная разреженность зарослей и угнетенное состояние растений, низкие значения фитомассы.

Дистрофные водоемы можно выделить по преобладанию водно-болотных видов осок, вахты трехлистной, сабельника болотного, водяной сосенки, пузырчатки обыкновенной. Степень покрытия этих озер макрофитами невелика, заросли в значительной

степени разрежены, растения угнетены, величина фитомассы низка. Кислая реакция среды и низкая прозрачность воды отрицательно сказываются на жизнедеятельности гидрофитов.

Группа растений-индикаторов, указывающих на мезотрофию и эвтрофию водоемов, довольно значительна. Это повойничек водяной перец, рдесты – блестящий и сплюснутый, ряска трехдольная, уруть мутовчатая, шелковники – неукореняющийся и фенхелевидный, элодея канадская и стрелолист плавающий.

Следует помнить, что в различных физико-географических условиях растения-индикаторы могут указывать на различный трофический статус водоемов.

С помощью водных растений можно осуществлять *дистанционный мониторинг водных объектов*, судить о состоянии водных масс и донных отложений. Хорошими индикаторами зон со слабой гидродинамической активностью являются кувшинка чисто-белая, кубышка желтая, чилим, лотос орехоносный. Индикатором наличия заторфованных илов выступает телорез алоэвидный, а зон сплавинообразования и заболоченных участков – хвощ приречный. В устьевых районах рек, особенно в контактной зоне реки и моря, бывает сложно определить направление движения воды. Индикатором направлений течений может быть мягкая растительность, особенно рдесты. Наклон растений по направлению течения сохраняется даже при сильных ветрах (до 15 м/с).

Водные растения могут служить *биоиндикаторами устойчивости водных экосистем*. М.В. Крюкова [2000] на примере водоемов Среднеамурской низменности предлагает три уровня, или класса, растений со сходными биоиндикационными свойствами. В качестве ведущего блока критериев взяты показатели, имеющие количественные параметры: численность, встречаемость, жизненность, обилие, ценотическая значимость.

К первому уровню относятся объекты с наиболее высокими названными показателями. Они характерны для различных типов озер. Такие растения, как пузырчатка, уруть обладают наибольшей устойчивостью к изменению среды обитания и придают устойчивость водным фитоценозам. Критерии индикаторов второго уровня: ограниченное пространственное распространение (юг Азиатского материка, бассейн реки Амур); приуроченность этих видов к краевым зонам ареалов; дизъюнктивный характер и неполночленность популяций, пульсирующая и сниженная численность популяций; низкие показатели обилия и встречаемости. Виды-индикаторы второго уровня выдерживают средние нагрузки. К ним относятся, например, рдест плавающий и кубышка малая. Третий уровень объединяет виды-индикаторы, которые можно характеризовать как самые специфичные, наиболее тонко реагирующие на малейшие изменения среды обитания, как естественные, так и антропогенные. Критерии индикаторов третьего уровня: фрагментированность ареалов, представленных несколькими пунктами на территории исследования, низкая численность популяций, малые градиенты встречаемости, низкая пластичность и жизненность. Примерами биоиндикаторов третьего уровня являются альдрованда пузырчатая, брозения Шребера и другие.

Обобщение многочисленных публикаций отечественных и зарубежных ученых об индикаторной роли водных макрофитов и результаты исследований водоемов в условиях лесостепной и степной зоны в 1986–2006 гг. [Соловьева, 2008] позволили составить перечень возможных индикаторов экологических процессов водных экосистем.

Индикаторы повышения трофности: кубышка желтая, кувшинка белая, кувшинка чисто-белая, рдест курчавый, многокоренник обыкновенный, рдест гребенчатый, ряска горбатая, ряска трехдольная, сальвиния плавающая, стрелолист стрелолистный, сусак зонтичный, уруть мутовчатая, уруть колосистая, частуха злаковидная.

Индикаторы накопления илстых отложений: белокрыльник болотный, водокрас обыкновенный, кубышка желтая, кувшинка белая, осока береговая, осока лисья, рдест Фриса, частуха ланцетолистная, частуха подорожниковая, хвостник обыкновенный.

Индикаторы известкового субстрата и кальцинированной воды: осока береговая, рдест гребенчатый, рдест курчавый, роголистник темно-зеленый, хвостник обыкновенный, частуха ланцетолистная, элодея канадская.

Индикаторы слабосоленых и соленых водоемов: занникеллия болотная, каулиния малая, клубнекамыш морской, клубнекамыш Кожевникова, наяда морская, рдест узловатый, рогоз Лаксмана, роголистник донской, хара мелкошиповатая, частуха ланцетолистная.

Индикаторы изменений гидрологического режима: на постепенное снижение уровня воды показывают сусак зонтичный, двухкосточник тростниковидный, ежеголовник прямой, рогоз узколистный, рогоз широколистный; резкое снижение уровня воды индицирует манник водный, а чередование резких снижений и поднятий, сопряженное с перемешиванием поверхностного и придонного слоев воды, – горец земноводный и стрелолист обыкновенный. Внешним проявлением реакции видов на усиление колебания уровня воды следует считать их массовое появление в данных местообитаниях, а также прохождение полного жизненного цикла.

Индикаторами постоянного уровня воды обычно являются виды рода пузырчатка: средняя, малая, обыкновенная.

Как видно из этого перечня, даже в сходных физико-географических условиях (зона лесостепи и степи) один и тот же вид, благодаря высокой толерантности, может указывать на различные внутриводоемные процессы и имеет разное индикаторное значение, что еще раз подтверждает невозможность создания унифицированной и универсальной шкалы индикаторной значимости водных макрофитов. В каждом конкретном случае выводы, сделанные на основе экспресс-индикации водной среды, надо подтверждать более детальными исследованиями. Наиболее успешно по набору видов высших водных растений, строению их группировок и продуктивности можно судить о трофности водоемов. Ограниченность сведений об экологии и физиологии большинства видов макрофитов также является фактором, препятствующим выявлению индикаторных видов.

7.2. Значение водной растительности в рыбоводстве

*Природа не терпит неточностей и не прощает ошибок.
Ральф Эмерсон.*

Рыбопродуктивность водоема во многом зависит от структуры прибрежно-водной и водной растительности, от площади ее зарослей и их месторасположения.

Фотосинтез фитопланктона и высшей водной растительности является мощным и постоянно действующим фактором насыщения воды кислородом, поэтому полное уничтожение растений вод нельзя признать правильным. Интенсивность фотосинтеза макрофитов в 2–4 раза выше, чем у фитопланктона. Определение кислородного баланса рыбоводных прудов показало, что сильно развитая растительность неблагоприятно влияет на кислородный режим. Разложение пресноводных макрофитов приводит к снижению содержания O_2 в воде, повышается БПК, окисляемость и рН, возрастает содержание аммиачного азота и нитратов. Таким образом, избыточное зарастание приводит к значительной потере рыбохозяйственного значения мелководий, так как на этих участках создается неблагоприятный газовый и световой режим. На заболоченных участках рыба не размножается. Известно, что зарастаемость рыбоводных прудов не должна превышать 25–35% общей площади.

**Влияние подводного выкашивания на возобновляемость
некоторых водных растений в рыбоводных прудах [по: Баходирова, 1989]**

Название вида	Кол-во растений на 1 м ² до укоса	Кол-во побегов, образовавшихся после первого укоса 10.05.83, шт.		Кол-во побегов, образовавшихся после второго укоса 15.07.83, шт.	
		Через 30 дней	Через 60 дней	Через 30 дней	Через 60 дней
<i>Batrachhim divaricatum</i>	65	58	66	74	79
<i>Marsilea quadrifolia</i>	17	12	14	7	7
<i>Polygonum nodosum</i>	49	22	26	14	17
<i>P. hydropiper</i>	39	16	18	9	12
<i>Potamogeton heterophyllus</i>	21	19	24	27	29
<i>Bidens tripartita</i>	12	2	2	–	–
<i>Phragmites australis</i>	67	18	21	8	10
<i>Typha angustifolia</i>	44	11	14	4	5

Учитывая неоднозначность роли растительности в прудах, исследователи и практики рыбоводства большое внимание уделяют ее регулированию. До настоящего времени в прудовых хозяйствах применяется *механический способ борьбы с зарастаемостью – выкашивание*. При этом следует учитывать, что выкошенные растения, оставаясь в воде, через 5 дней становятся в среднем на 20, а через 10 дней – на 83% тяжелее. Это говорит о том, что скошенную растительность следует удалять незамедлительно. Кроме того, скошенные растения нельзя оставлять в воде и потому, что побеги, особенно погруженных растений, в неприкрепленном виде могут нормально вегетировать. Растения следует скашивать до плодоношения, что предотвратит возобновление их семенами. Фитомассу водных кормовых растений можно использовать как корм для рыб и для приготовления компостов, используемых для удобрения прудов [Кононов, Просяной, 1949; Баходирова, 1989]. Типичные гидрофиты не страдают от подводного выкашивания, нередко после укусов даже наблюдается увеличение численности побегов (табл. 33).

Для борьбы с чрезмерным зарастанием водоемов применяют химические средства – гербициды. Однако это мероприятие дорогое и зачастую небезопасное для компонентов водных экосистем.

Использование экологических особенностей гидробионтов положено в основу *биологического способа очистки водоема от растительности*, который заключается в уничтожении макрофитов растительноядными рыбами, птицами и млекопитающими. Это наиболее перспективный метод: отсутствуют побочные явления, характерные для химических методов, и достигается более высокая экономическая эффективность за счет увеличения численности карпа и других рыб, разведения нутрий и т.д. Особенно перспективными в качестве биологических мелиораторов являются растительноядные рыбы. По степени потребления прибрежно-водных растений их можно условно разделить на три группы:

1) облигатные фитофаги: белый амур, белый лещ, черный лещ, колючий горчак, красноперка (прибрежно-водные растения в их питании занимают исключительное или преобладающее значение);

2) всеядные рыбы, эврифаги: язь, голавль, линь, каспийская вобла, сазан и др., в питании которых высшие растения имеют равное значение с животной пищей;

3) всеядные рыбы: чебак, карась, укляя, окунь, подуст и др., в питании которых высшие растения играют роль добавочного корма.

**Биохимическая характеристика отдельных водных макрофитов
выростных рыбоводных прудов [по: Баходирова, 1989]**

Название растения	Белок, %	Жиры, %	Каротин, %	Витамин С, %	БЭВ, %	Зольность %
<i>Butomus umbellatus</i>	12,60	4,20	36,5	42,6	42,5	13,2
<i>Lemna minor</i>	28,40	3,40	180,0	62,3	52,3	10,2
<i>Lemna gibba</i>	24,60	3,40	172,0	70,4	49,6	5,4
<i>Potamogeton filiformis</i>	18,10	2,70	32,0	35,0	35,4	14,2
<i>Potamogeton pusillus</i>	12,30	2,90	36,5	42,4	35,2	11,4
<i>Najas graminea</i>	12,70	2,60	44,5	32,4	138,6	12,2
<i>Digraphis arundinaceae</i>	10,50	2,50	76,5	473	45,6	12,6

Многие исследователи большое внимание уделяют использованию водных макрофитов в рыбоводстве: растения богаты питательными веществами и в виде зеленой пасты могут входить в состав кормов для карпа. В питании крупного сазана большое значение имеют семена высших растений.

Для культивирования в рыбоводных водоемах следует подбирать растения, которые имеют ценные кормовые свойства и отличаются хорошей поедаемостью рыбами. По результатам исследований З.А. Баходировой [1989], к высокобелковым и витаминным растениям относятся ряска малая, рдесты нитевидный, маленький, наяда, сусак зонтичный. Содержание белка в этих растениях достигает 12–28,4% (табл. 34). Ряска малая, тройчатая, многокоренник обыкновенный – ценные объекты для культивирования в условиях рыбоводных хозяйств. По наблюдениям З.А. Баходировой, их можно успешно культивировать также в специальных отстойных прудах, дренажных каналах, расположенных в районе нахождения рыбоводных прудов. При удобрении навозом в концентрации 3–3,5 г/л ряска малая может дать высокий урожай – до 1,5 тонн на гектар водной поверхности в сутки и более.

Рыбы-фитофаги могут хорошо мелиорировать водоемы. Пищу белого амура составляют рдесты, элодея, ряска, молодые побеги тростника. Для прироста массы амура на 1 кг он должен уничтожить 30–40 кг фитомассы. Было выяснено, что 150 экземпляров белого амура общей массой 100–200 кг/га вполне могут содержать пруд в чистоте от макрофитов, если до вселения рыбы они занимали не более 15% площади. Примерный прирост белого амура в южных районах России 30 г за первый год, 600–800 г – за второй, 1200–2400 г – за третий.

Серьезный анализ взаимодействия между рыбами и водными макрофитами во внутренних водоемах содержится в аналитическом обзоре, выпущенном под эгидой продовольственного и сельскохозяйственного комитета ООН [FAO: Food and Agriculture Organization of the United Nations. <http://www.fao.org/DOCREP/006/X7580E/X7580E00.htm#TOC>; Petr, 2000]. В этом документе в тринадцати основных главах затронут широкий круг вопросов, связанных с ролью водных макрофитов как среды обитания рыб (формирование мест нереста и нагула, значение структурной сложности и плотности водных макрофитов для рыб); рассмотрено значение для рыбоводства фитофагов и других позвоночных (белый амур, несколько видов тилапии, черепахи, птицы и др.), которые питаются водными макрофитами; описывается влияние водных макрофитов на качество воды и рыбы (включая соображения по воздействию эвтрофикации и биоманипуляции на водные растения, роль в очистке системы сточных вод, а также влияние прудового рыбоводства на водные макрофиты). Кроме того, рассмотрена роль водных макрофитов как звена в пищевой цепочке, а также инвазивные и вредные вод-

ные макрофиты и их воздействие на рыб и рыбоводство и другие важнейшие проблемы.

7.3. Кормовые и ядовитые растения мелководий

*Наука должна питать
своими достижениями производство.
В.Л. Комаров*

Доминантами растительного покрова мелководий являются рогоз узколистый, манник большой, тростник обыкновенный, двукисточник тростниковидный, осока острая и различные виды водных растений. Они представляют определенный интерес для использования в промыслово-охотничьих угодьях и для нужд сельского хозяйства, поскольку отличаются высокой продуктивностью (табл. 35). Продуктивность растений вод, как правило, в 2–4 раза превышает урожайность луговых трав, а следовательно, по валовому сбору питательных веществ с единицы площади значительно их превосходит.

Таблица 35

Средняя многолетняя надземная фитомасса и годовая продукция водных макрофитов Куйбышевского водохранилища
[по: Голубева, Папченков, Шпак, 1990]

Виды растений	Воздушно сухой вес, г/м ²	Абсолютно сухой вес, г/м ²	Общая годовая продуктивность г/м ²	Общая продуктивность органического вещества, г/м ²	Общее количество углерода, г/м ²	Энергия, ккал/м ²
Рогоз узколистый	720	670	804	616	288	2860
Рогоз широколистный	263	244	293	225	104	1044
Тростник обыкновенный	494	459	551	422	196	1962
Манник большой	525	488	586	449	208	2084
Сусак зонтичный	539	501	601	461	214	2140
Ситняг болотный	234	217	261	240	111	1114
Камыш озерный	438	407	489	375	174	1740
Ежеголовник прямой	502	451	542	415	192	1928
Двукисточник тростниковидный	530	477	572	438	203	2036
Стрелолист обыкновенный	200	180	216	165	76	768
Осока острая	561	601	722	553	256	2568
Полевица гигантская	254	236	283	217	100	1008
Горец земноводный	128	119	142	107	49	496
Рдест пронзеннолистный	254	236	283	200	93	932
Рдест блестящий	254	246	295	209	97	970
Рдест гребенчатый	203	188	226	160	74	744
Рдест разнолистный	131	121	157	ЮЗ	47	478
Роголистник темно-зеленый	453	407	489	346	160	1607
Ряска малая	131	121	157	109	50	508
Телорез алоеидный	398	370	477	314	145	1459

Результаты химического анализа показали, что перечисленные выше растения по своему химическому составу не уступают луговым травам, люцерне посевной и вико-овсяной смеси. В тростнике обыкновенном содержится до 5,7% сырого протеина по питательности он близок к люцерне (4,7%). Основной доминант растительного покрова мелководий, рогоз узколистный, по протеиновой питательности сопоставим с травой люцерно-костровой – 2,5 и 2,7% соответственно. Сырой клетчатки в высокотравных гелофитах и гигрогелофитах в два раза больше, чем в естественных и посевных травах.

Все растения мелководий содержат достаточное количество каротина и могут служить хорошим сырьем для приготовления витаминных кормов. В этом отношении особенно выделяются манник большой (50 мг/кг), тростник обыкновенный (32 мг/кг) и рогоз узколистный (26 мг/кг) (табл. 36).

Растения мелководной зоны содержат большое количество различных микроэлементов. По данным лаборатории почвоведения Института биологии Казанского научного центра РАН, очень богаты медью манник большой (10,7 мг/кг), осока острая (10,9 мг/кг), рогоз узколистный (34,47 мг/кг) и двукисточник тростниковидный (53 мг/кг); отмечено, что марганца в них содержится от 3 до 13 раз больше, чем в сене люцерны. Сено из манника большого по содержанию кальция и фосфора близко к селу из вико-овсяной смеси, а сено из рогоза узколистного по этим показателям близко к люцерно-клеверному. По наличию сырого протеина сено из манника большого (13,4%) можно сравнить с люцерновым (12%), а сено из рогоза узколистного – с просяным (8,7%) и луговым (8,5%). Во всех видах сухих кормов отмечено большое количество клетчатки: в гранулированных – 24,8%, в травяной муке – от 22% до 26%, а в сене – до 30% (табл. 37).

Заготовку кормов из прибрежно-водных растений лучше проводить в конце июля – начале августа, когда зеленая масса достигает максимального развития и растения не потеряли своей кормовой ценности. Уборку следует проводить методом прокосов, оставляя полосы шириной 10–30 м в зависимости от размеров участков (25–30% площади), что необходимо для возобновления.

Таблица 36

Химический состав и питательность прибрежно-водных растений (июнь/август)
[по: Голубева, Папченков, Шпак, 1990]

	Питательность корма, в 1кг					Химический состав в %				
	Кормовые единицы	Перевариваемый протеин	Кальций, г	Фосфор, г	Каротин, мг/кг	Первоначальная влажность	Сырой протеин	Сырая клетчатка	БЭВ	Зола
Рогоз узколистный	–	–	1,7 – 2,8	0,45 – 0,40	26,2 – 18,7	84,6 – 81,3	1,9 – 15	4,1 – 4,8	6,2 – 6,5	9,9 – 1,9
Тростник обыкновенный	0,12 – 0,13	22,4 – 22,9	2,3 – 2,3	0,77 – 0,63	31,4 – 21,6	60,7 – 60,4	5,6 – 5,7	13,9 – 13,5	12,6 – –	4 – 3,8
Манник большой	0,14 – 0,19	16,2 – 17,4	1,7 – 1,5	0,61 – 0,51	48,6 – 50	70,3 – 69	3,0 – 3,2	8,6 – 9,1	6,8 – 11,4	8,4 – 3,1
Двукисточник тростниковидный	0,16 – 0,18	22,4 – 22,9	1,5 – 1,5	0,9 – 0,63	25 – 30,6	67,6 – 64,7	3,8 – 3,7	11,1 – 12,2	11,2 – –	3,7 – 3,2
									12,1	

Осока острая	0,13 – 0,18	10,2 – 22,6	1,9 – 2,4	0,45 – 0,4	31,4 – 16,6	66,5 – 65,5	2,7 – 6,1	10,4 – 10,7	10,6 – 10,3	6,9 – 2,7
--------------	-------------	-------------	-----------	------------	-------------	-------------	-----------	-------------	-------------	-----------

Учитывая, что у рогоза узколистного на следующий год после скашивания снижается фитомасса, косить каждый год один и тот же участок не рекомендуется. Возобновлять кошение можно не раньше, чем через три года. Манник большой можно косить ежегодно.

Все приводимые выше сведения о кормовом значении прибрежно-водных растений спорны. Их кормовую ценность снижает наличие кремнезема, существенно влияющее на степень поедаемости их сельскохозяйственными животными. В свежем виде большинство растений мелководной зоны не поедаются сельскохозяйственными животными совсем или поедаются плохо и в какой-то ограниченный отрезок времени (чаще весной), становясь в другое время года непригодными для корма. В таблице 38 хорошо поедаемые животными растения обозначены буквой «х», удовлетворительно – «у», плохо – «п» и непоедаемые – «н» [Ларин, 1975].

Именно поэтому до настоящего времени прибрежно-водная растительность не имеет такого широкого хозяйственного использования, как луговая.

Очень хорошо поедают мягкую растительность утки, поэтому часто практикуют совместные рыбоводно-утиные хозяйства. При содержании уток по 250–350 шт./га (в зависимости от качества воды) можно вырастить 2–3 партии за сезон. Это количество обеспечит и кормовую базу уток и чистоту пруда от растительности. Птиц нужно подкармливать, без этого их плотность необходимо сократить в 10 раз. Гуси потребляют водную растительность меньше, для их содержания необходим луг. Но 50–60 шт./га не позволяют пруду интенсивно зарастать. Активно используют для корма жесткую растительность нутрии. Взрослое животное весом в 6–7 кг съедает в сутки 2–3 кг растений. На пруду, заросшем на 60%, можно содержать 20–22 шт./га этих животных.

Таблица 37

Состав и питательная ценность кормов из прибрежно-водных и наземных растений [по: Голубева, Папченков, Шпак, 1990]

Ботанический состав		Питательность корма, в 1 кг			Химический состав в %					
		Са, г	Р, г	каротин, г	сухое вещество	сырой протеин	сырой жир	сырая клетчатка	БЭВ	Зола
Травяная мука	Рогоз узколистный	9,7	1,6	114	97,4	9,5	3,6	26,9	41,7	6,8
	Манник большой	7,5	2,8	149	96,2	11,8	2,7	22,9	47,2	10,1
	Манник большой + подсолнечник	9,6	2,4	166,4	95,3	11,2	3,3	23,1	38,9	9,3
	Кукуруза	9,14	4,13	126	86	11,3	2,49	22,1	42,3	7,8
	Люцерна + клевер	13,3	2,2	115	88,2	14,4	2,68	23,5	39,8	7,8
Гранулы	Рогоз узколистный	10,2	2,19	124	97,1	11,7	3,56	24,8	39,5	7,5
	Манник большой	6,5	2,36	166	98,6	12,7	3,42	24,6	41,2	7,8
Се-но	Манник большой	6,39	2,7	3,0	–	13,4	1,17	29,9	–	8,0

	Рогоз узколистный	11,4	1,7	2,1	–	8,63	1,92	29,11	–	7,9
	Люцерна + клевер	10,8	13	16	–	10,8	1,8	23,4	37,1	6,5

Таблица 38

Оценка поедаемости прибрежно-водных растений различными животными

Название растения	Лошади			Крупный рогатый скот			Овцы и козы				Свиньи			Водоплавающая птица		
	весна	лето	осень	весна	лето	осень	весна	лето	осень	весна	лето	осень	весна	лето	осень	
Камыш озерный	п	п	п	п	п	п	п	н	н	п	п	п	н	н	н	
Рогоз узколистный	н	н	н	н	н	н	н	н	н	у	п	п	п	н	н	
Тростник обыкновенный	х	п	п	х	п	п	х	п	п	х	п	п	п	н	н	
Стрелолист обыкновенный	н	н	н	н	н	н	н	н	н	х	х	х	х	х	х	
Сусак зонтичный	н	н	н	н	н	н	н	н	н	х	х	х	п	п	п	
Ситняг болотный	п	п	п	у	у	у	п	п	п	у	у	у	п	п	п	
Ежеголовник прямой	н	н	и	и	н	н	н	н	н	н	н	н	у	у	у	
Клубнекамыш морской	н	н	н	у	н	н	н	н	н	н	н	н	н	н	н	
Ежеголовник плавающий	н	н	н	н	н	н	н	н	н	н	н	н	у	у	у	

Другим недостатком естественной прибрежно-водной растительности является то, что в ее составе встречаются растения, вредные для животных, в том числе ядовитые. Поедание таких растений может вызвать различные заболевания животных, а нередко влечет за собой их гибель. Сведения о ядовитости отдельных видов растений взяты нами из монографии «Луговое хозяйство и пастбищное хозяйство» [Ларин, 1975]. Ниже приводим список ядовитых растений, при поедании которых животными зарегистрированы случаи их отравления (табл. 39).

Таблица 39

Ядовитые околотовные растения

Название растения	Токсичность	Лошади	Кр. рогатый скот	Овцы	Свиньи
Авран лекарственный	Трава, сено	+	+	+	+
Белокрыльник болотный	Трава	+	+	–	–
Вех ядовитый	Трава	+	+	+	+
Калужница болотная	Трава	+	+	–	–
Лютик длиннолистный	Трава	+	+	+	–
Лютик едкий	Трава	+	+	+	–
Лютик жгучий	Трава	+	+	+	–
Лютик ползучий	Трава	+	+	+	–
Лютик ядовитый	Трава	+	+	+	–
Манник большой	Трава	–	+	–	–
Поручейник широколистный	Трава	–	+	–	–
Триостренник болотный	Трава	–	+	–	–

Триостренник морской	Трава	–	+	–	–
Хвощ болотный	Трава, сено	–	+	+	–
Хвощ приречный	Трава, сено	+	+	+	–
Частуха подорожниковая	Трава, сено	+	–	–	–
Омежник водный	Трава	+	+	+	–

Известно, что, находясь в большом количестве в сене, некоторые виды хвощей могут явиться причиной эквизетоза, который издавна известен в России под названием «шатуна», или «пьяной болезни». Отравление крупного рогатого скота в Европе и Северной Америке обычно связывают с хвощом болотным, реже с хвощами приречным и полевым. При поедании сена с большим количеством указанных видов отмечается быстрое исхудание животных, падение удоев и жирности молока. В конце концов животные могут погибнуть от истощения, если вовремя не заменить засоренный хвощами корм. У овец при поедании хвоща полевого отмечается исхудание и прекращение роста шерсти. Ядовитое вещество, содержащееся в хвощах и вызывающее хронические отравления животных, сходно с тиаминазой – ферменту, разрушающему витамин В₁. Случаи острого отравления у животных связаны с наличием сапонинов (эквизетонин) и флавоновых гликозидов, количество которых варьирует у растений в зависимости от места обитания [Филин, 1978].

Поскольку подавляющее большинство видов – доминантов прибрежных фитоценозов – не может использоваться на корм животным в свежем виде, применение их в животноводстве возможно только в переработанном гранулированном виде, а также в составе кормовой муки и в качестве добавок к концентрированным кормам. Все это существенно увеличивает себестоимость корма.

С целью повышения продуктивности и хозяйственной ценности мелководий водоемов необходимо выращивать на них растения, которые, обладая более высокими кормовыми достоинствами и большей продуктивностью, могли бы успешно конкурировать с видами наземной местной флоры.

Наиболее перспективным в данном аспекте растением является цицания широколистная [Матвеев, Соловьева, 1997]. Продуктивность ее зеленой массы данного в среднем равна 576 ц/га. В составе зарослей данного вида весьма редко встречаются ядовитые растения, поскольку цицания формирует сообщества монодоминантного типа. По поедаемости животными и по питательности зеленой массы и сена цицания широколистной не только не уступает другим злакам, но по ряду показателей даже превышает их (табл. 40).

Таблица 40

Химический состав сена цицании широколистной и других кормовых злаков

Название растения	Вода	Протеин	Жир	Клетчатка	Безазотистые вещества	Зола
Цицания широколистная	8,48	9,49	1,7	20,79	47,63	10,3
Костер безостый	14,0	8,2	2,3	25,9	42,8	6,8
Пырей ползучий	7,5	7,7	3,4	31,5	42,5	7,4
Житняк гребневидный	12	8,8	2,6	27,6	42,9	6,1

В таблице 41 показано, что сено цицании широколистной по содержанию протеина и золы значительно превосходит луговое сено и овсяную солому. Более того, все перечисленные показатели достаточно высоки при первичном и вторичном укосах.

Таблица 41

**Химический состав сена цицании широколистной,
убранного в различные сроки, в сравнении с другими кормами**

	Вода	Протеки	Жир	Клетчатка	Углеводы	Зола
Цицания широколиственная (укос 15 мая)	13,54	14,75	1,7	20,4	35,96	13,6
Цицания широколиственная (укос 10 сентября)	13,86	10,74	1,32	38,09	23,58	12,4
Солома овсяная	15,0	4,0	1,9	34,3	39,0	5,8
Сено луговое	15,0	8,4	2,6	25,5	42,1	6,4

Многие водные растения мелководий служат кормом для таких охотничье-промысловых животных, как лось, олень, ондатра, кабан, нутрия, бобр и дикобраз. Стрелолист является ценным кормом для нутрии, ондатры и водоплавающих птиц. Кормовое значение для водоплавающих птиц имеют рдестовые: кряква, серый гусь, свиязь, гоголь, чернеть поедают семена, молодые побеги и почки. Рдесты – хороший корм для ондатры, водяной крысы, нутрии, бобра. Высушенные растения разных видов рдестов поедаются домашним скотом, особенно свиньями. Питательным кормом для свиней, уток, гусей, кур служат рясковые. Корневища и листья кувшинковых охотно едят свиньи, а в размельченном виде – и водоплавающая птица. Рогатый скот кувшинки не поедает. Надземную часть растений сусака зонтичного охотно едят кролики и олени, а корневища поедаются свиньями, ондатрой и нутрией. Молодые стебли и корневища рогозов служат кормом для ондатры, нутрии, бобра, выхухоли, бурого медведя, кабана. У ондатры, бобра, водяной крысы растительный рацион содержит более 50 видов водных растений, у насекомоядной выхухоли – 20 видов; предпочтение отдается мягкой погруженной растительности, молодым побегам, сочным основаниям, а также корневищам и клубням воздушно-водных растений, плодам кувшинковых [Гаевская, 1966].

Хрестоматийный материал

Н.С. Гаевская

Значение водных растений в питании птиц

Мы рассмотрели роль водных растений в питании 26 видов птиц, облигатно связанных с водой как с местом обитания и кормежки. Число видов кормовых водных растений для 19 видов птиц... равно 90. К нему надо добавить еще 40 видов гигрофитов, приводимых Краевским (1954) без распределения растений по отдельным видам птиц. Таким образом, общее число видов, потребляемых 19 видами водоплавающих, будет равно 130. Число это, несомненно, является неточным и, по-видимому, преуменьшенным как в силу неполноты использованной нами литературы, так и в силу явно недостаточной изученности питания некоторых из них. Но все же и эти неполные данные дают общее представление о значительном видовом разнообразии водных растений, используемых в пищу птицами. Обращает на себя внимание широкий набор водных кормовых растений у таких видов, как кряква (43 вида), свиязь (39 видов), красноголовый нырок (35 видов), шилохвость (35 видов), серая утка (33 вида), широконоска (25 видов) и др.

Водоплавающие птицы, как видно из изложенного выше, используют различные части растений: листья, корни, стебли, корневища, клубни, семена и плоды, но в питании отдельных видов могут преобладать те или другие части растений. В связи с этим среди рассмотренных нами птиц можно наметить три группы.

К первой группе относятся птицы, растительные корма которых состоят как из вегетативных частей, так и из плодов и семян, с равным более или менее удельным весом тех и других. К ней относятся кряква, широконоска, красноголовый нырок, а также, по-видимому, красноносый нырок, горбоносый турпан, огарь и морянка.

Вторую группу составят птицы, питание которых характеризуется преобладанием вегетативных частей и меньшим значением плодов и семян. Таковы свиязь, серая утка, серый гусь, пискулька, лебедь-шипун, лебедь-кликун, лысуха.

К третьей группе принадлежат птицы, в растительной части кормов которых резко преобладают плоды и семена. Сюда относятся: шилохвость, чирок-трескунок, чирок-свистунок, белоглазый нырок, хохлатая чернеть, гоголь обыкновенный, тихоокеанская синьга, черный турпан, савка, морская чернеть и луток. Относительно касатки данных нет.

Однако следует иметь в виду, что основным методом изучения состава кормов птиц является анализ содержимого пищеварительного тракта. Этот метод неизбежно дает преуменьшение значения вегетативных частей, легко перетираемых и перевариваемых, и преувеличение значения плодов и семян, твердых и трудно разрушаемых и медленно перевариваемых.

К тому же определение растений до вида и даже только до рода по легко разрушающимся в желудках птиц вегетативным частям часто бывает весьма затруднительным и даже невозможным. В то же время определение по семенам и плодам производится легче и достовернее. Все это ведет к тому, что число установленных видов растений, потребляемых птицами, питающимися в значительной мере вегетативными частями, оказывается меньше, чем их используется в действительности.

Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. – М., 1966. С. 130–131.

7.4. Сорняки рисовых полей

Водные растения на рисовых полях встречаются как в посевах риса, так и в оросительных и сбросных каналах ирригационных систем. Например, в посевах риса в Украине зарегистрировано 43 вида сосудистых растений из 16 семейств и 25 родов. Из них в наибольшей степени угнетают посевы клубнекамыш морской, ежовник обыкновенный, ежовник рисовидный, частуха подорожниковая, сусак зонтичный, монохория Корсакова, ряска малая, ряска трехдольная, многокоренник обыкновенный, тростник обыкновенный, горец земноводный, горец перечный и др. В оросительных каналах рисовых полей водных растений значительно меньше (18 видов), что связано с высокой скоростью течения в них, а также с тем, что большинство каналов имеет грунт, покрытый пленкой или облицовочным материалом. Сбросные каналы отличаются наибольшим флористическим разнообразием: 74 вида из 26 семейств и 44 родов. Каналы являются основным источником распространения гидрофильных сорняков на рисовые поля, особенно при применении замкнутых систем водоснабжения. Наряду с перечисленными выше, в Приморье сорняками рисовых полей являются горец nipпонский, пятичленник китайский, а также камыши малоцветниковый и ситниковый.

Среди наиболее злостных сорных растений рисовых полей субтропического и тропического поясов обоих полушарий одно из первых мест по вредности занимает сыть круглая. Это теплолюбивое жароустойчивое и достаточно влаголюбивое растение. Северная граница распространения определяется низкими температурами зимнего периода, глубиной промерзания почвы и проходит между 43 и 44° с. ш. Надземная часть отмирает после первых заморозков; молодые подземные побеги страдают от поздних весенних заморозков. Это обычный обитатель песчаных мест, влажных берегов рек, хлопковых и рисовых полей. В естественных условиях растет на глинистых и сырых солонцеватых почвах, как сорное – особенно хорошо в поливных посевах. Лучше развивается на рыхлых, хорошо аэрируемых супесчаных и суглинистых незасоленных почвах, на тяжелых и засоленных почвах угнетена. Светолюбивое растение (на освещенных местах по сравнению с затененными образуется в 6 раз больше надземных побегов, а количество и длина корневищ увеличивается в 1,5 раза). На вновь осваиваемые территории заносится в основном с поливной водой, в меньшей степени с навозом, экскрементами птиц, ветром, на колесах сельскохозяйственных машин и транспорта. К мерам борьбы относятся глубокая и своевременная зяблевая вспашка на глубину 25–30

см; глубокие и частые междурядные культивации до смыкания растений; посев с осени и выращивание при хорошей агротехнике люцерны для вытеснения с поля сыти круглой; отведение полей, сильно засоренных сытью круглой, под посевы зерновых и высококорослых кормовых культур сплошного сева.

Клубнекамыш морской в зоне орошаемого земледелия растет на рисовых полях, по берегам водохранилищ, арыков. Его семена могут длительное время находиться на поверхности воды и переноситься поливными водами на большие расстояния. Семена первого года имеют низкую всхожесть. После перезимовки всхожесть увеличивается до 85-92%. Засоряет все культуры, выращиваемые в условиях орошения с участием риса, люцерну, зерновые. Меры борьбы включают просушивание почвы. Осенью необходимо как можно раньше поднять зябь на глубину 12-16 см, при этом на поверхность почвы попадает основная масса подземных побегов. В осенне-зимний период они промерзают, высыхают и теряют всхожесть на 80–85%. Весной, как только почва подсохнет, их вычесывают пружинным культиватором или тяжелыми зубовыми боронами. При этом нельзя допускать временного разрыва между последней предпосевной обработкой почвы, посевом риса и затоплением чеков. Влажной весной или на низких чеках на паровых полях возможен метод обработки почвы по воде при использовании агрегата из тяжелых зубовых борон и деревянного бруса на тяге гусеничных тракторов. Обязателен севооборот с включением пара. В занятых парах после уборки производят 2–3 вспашки: 1-ю на глубину 12–14, 2-ю – 14–16, 3-ю – 20–22 см (при заделке клубней в почву на 10–20 см резко снижается их прорастание; при заделке на 30 см и глубже клубни не дают проростков). После каждой вспашки вывернутые клубни просушивают 3 недели, затем вычесывают. После разделки пласта в сентябре эти поля засевают зимующим горохом. Повторные посевы риса не должны продолжаться более 2–3 лет.

Еще одним злостным сорняком рисовых полей является частуха подорожниковая. Обычно она растет на мелководье, по берегам водоемов, в канавах, на болотах. В зоне орошаемого земледелия – на рисовых полях, у берегов водохранилищ, каналов и арыков. Предпочитает избыточно увлажненные почвы (взрослые растения выносят практически любой слой воды, допустимый при возделывании риса). Особенно сильно засоряет изреженные посевы риса. Этот специализированный сорняк обычен на рисовых полях Кубани, Украины, Средней Азии и Казахстана. Одно растение может давать до 21 тыс. семян, которые созревают раньше риса, легко осыпаются и засоряют почву. Всходы в первых фазах развиваются медленно. Сорняк устойчив к затоплению, но очень чувствителен к затенению, поэтому посевы риса уплотняют (200 шт. на кв.м): густые всходы затеняют сорняки и задерживают их рост. Растения при этом не образуют соцветия и, следовательно, не дают семян. Борьбу лучше вести в паровом поле рисового севооборота. Основные приемы – зяблевая вспашка, весенняя перепашка и предпосевные обработки, направленные на высушивание почвы (корневища полностью теряют жизнеспособность при высушивании; при заделке в почву на глубину более 10 см не прорастают и быстро погибают). На лугах необходимо систематическое подкашивание.

Горец ниппонский обитает на откосах оросительных каналов рисовых плантаций и на рудеральных местах. Мерами борьбы с этим видом служат очистка семенного материала на семяочистительных машинах, своевременная уборка урожая.

Злостным специализированным сорняком посевов риса является ежовник рисовидный. Это теплолюбивое и влаголюбивое растение. Семена созревают одновременно с рисом, засоряют преимущественно зерно. Меры борьбы: севооборот, тщательная очистка семенного материала. Эффективен черный пар. Целесообразно в течение вегетационного периода произвести 2–3 провокационных затопления водой, чтобы вызвать появление всходов сорняка. После появления всходов произвести глубокую вспашку, дав затем почве просохнуть. В качестве предшественника риса рекомендуется использовать люцерну или пропашные культуры.

Ирригационные системы рисовых полей активно засоряет рогоз широколистный. Как сорняк он чаще проявляет себя на рисовых полях Дальнего Востока, в других рисосеящих районах, как правило, наблюдаются другие виды этого рода. Меры борьбы: первоначальное осушение земель, при котором виды водно-болотных растений погибают, введение в севооборот сельскохозяйственных культур мезофитов (соя, картофель, зерновые), которые отличаются по экологии от риса и засоряющих его видов; тщательная очистка каналов ирригационных систем.

Космополит, отсутствующий лишь в пустынях, тростник южный на орошаемых землях засоряет все сельскохозяйственные культуры, но особенно рис. Это влаголюбивое растение широко распространено на почвах с близким стоянием грунтовых вод (2,0–2,5 м), часто образует сплошные заросли. Небольшие отрезки корневищ легко укореняются, поэтому междурядные обработки способствуют вегетативному размножению тростника южного. Основные меры борьбы: дренаж, иссушение верхних горизонтов почвы при временном прекращении поливов, глубокие и многократные обработки почвы, чередование посева риса с периодически поливаемыми культурами.

7.5. Декоративное значение и интродукция водных макрофитов

*Пользуйтесь, но не злоупотребляйте –
таково правило мудрости.
Вольтер*

Водоемы являются одним из элементов садово-парковой культуры. Уже в античном Средиземноморье большим вниманием пользовались «водяные сады» – небольшие искусственные водоемы, в которых выращивались декоративные водные растения, чаще интродуцированные лотосы и кувшинки. В последние десятилетия появился специальный тип парков – гидропарки, построенные в поймах рек на основе водоемов и существующей древесно-кустарниковой растительности. Несмотря на наличие различного рода водных объектов в старинных и современных парковых ансамблях, их оформлению гидрофитами долгое время не придавалось особого значения. Акцент делался, в основном, на прибрежные композиции из деревьев и кустарников в сочетании с газонами. В последние десятилетия значительно возрос интерес к оформлению водоемов растениями, что придает законченность и выразительность общей структуре садово-паркового ландшафта, усиливает или оттеняет наиболее выразительные его черты.

Для оценки декоративности водных растений важны следующие признаки: внешний вид (привлекательность) в период вегетации; продолжительность цветения; массовость цветения, декоративность растений до и после цветения; требования к условиям произрастания. Выращивание декоративных растений в искусственных условиях должно соответствовать определенным требованиям к культивированию и принципам формирования прибрежно-водных композиций. Научное обоснование получили следующие требования к подбору прибрежно-водных растений для декоративного оформления водоемов [Голуб В.П., Голуб Н.П., 2000]:

- *экологическое* – соответствие искусственных условий произрастания естественным;
- *биологическое* – учет особенностей роста и развития видов с целью получения в искусственных водоёмах максимального декоративного эффекта;
- *ценодинамическое* – учёт эдификаторных свойств макрофитов при формировании постоянных декоративных биогрупп;
- *эстетическое* – формирование композиций, имеющих высокий декоративный эффект и отвечающих эстетическим запросам населения и его менталитету;

– *пейзажно-ландшафтно-архитектурное* – использование существующих объектов, малых архитектурных форм и особенностей территории для усиления декоративного эффекта;

– *ресурсное* – возможность использования фитомассы для хозяйственных нужд;

– *природоохранное* – сохранение гено- и ценофонда редких, исчезающих, эндемичных и реликтовых видов;

– *фитомелиоративное* – выращивание видов с высокими водоочистительными свойствами.

Принципы формирования декоративных композиций: разумной достаточности, экономической целесообразности, естественности, устойчивости, воссоздания био групп в запланированном объёме, возможности регулирования числа видов и особей отдельных видов, интеграции декоративных композиций с существующими сообществами.

Горизонтальная структура водной растительности декоративных водоемов должна сочетаться с декоративными качествами макрофитов в природной обстановке. С учетом этих особенностей водоемы дифференцированы на несколько типов [Ершов, 2005]: водоем ближней перспективы; водоем дальней перспективы; декоративный водоем коврового типа зарастания; водоем с заливами и бордюрным зарастанием. При оформлении водоемов необходимо считаться с их экологией, учитывать глубины, грунты, морфометрию берегов, уровенный режим, освещенность, трофность, прозрачность, минеральный состав, pH и т. д., а также наличие фитоценозов, сложившихся ранее. Для устойчивости экосистем создаваемых искусственных водоемов ландшафтного типа необходимо сочетание растений из различных экологических групп, имеющих декоративные свойства в различные фазы – вегетации, цветения и плодоношения.

Для украшения водоемов чаще всего используются кувшинка белая, кувшинка чисто-белая, кубышка желтая, водокрас обыкновенный. Из воздушно-водных растений – гелофитов – неприхотливыми и декоративными, устойчивыми в урбанизированных условиях являются частуха подорожниковая, сусак зонтичный, манник большой, рогоз узколистный, тростник обыкновенный, ежеголовник прямой. Среди гигрогелофитов декоративными свойствами обладают ирис водный, дербенник иволистный, омежник водный. К декоративным гигрофитам и гигромезофитам относятся шлемник обыкновенный, чистец болотный, девясил британский, тысячелистник птармика, крестовник приречный.

С использованием искусственных водоемов в ландшафтном дизайне и декоративным значением водных растений связана их интродукция [Манохина, 1984]. Особенно популярна интродукция лотосов и некоторых представителей кувшинковых. Известна культурная форма лотоса с белыми цветками, которая разводится во многих оранжереях и ботанических садах мира. В настоящее время в культуре создано более сотни сортов кувшинок для выращивания в искусственных водоемах. Так, например, только в одном подмосковном фермерском хозяйстве по производству крупномерных водных растений собрана богатая коллекция кувшинок – 58 сортов! В ассортименте растения с белыми (10 сортов), розовыми (18), красными (16), желтыми (8) и бардовыми (2) лепестками. Выращиваются кувшинки даже с красно-желтыми цветками, где краевые лепестки венчика красные, центральные – желтые (4 сорта).

Перспективным декоративным растением является калужница болотная. В культуре известны ее садовые формы с махровыми бледно-желтыми и белыми цветками, которые хорошо растут у воды, а цветут только на втором году жизни. Размножается растение делением кустов, лучше осенью.

Красив в любое время года ирис, или касатик, с ярко-желтыми цветками с медовым запахом и крупным мечевидным листьям; он также декоративен во время плодоношения. Это неприхотливое растение, которое хорошо размножается корневищами и

семенами, издавна широко используется в посадках, окаймляющих водоёмы; в условиях культуры может расти и в местах с весьма умеренным увлажнением.

Благодаря своим крупным ажурным соцветиям украшением водоема в течение всего сезона служит частуха подорожниковая. Она декоративна как во время цветения, так и в период плодоношения. Рекомендуется для посадки отдельными группами в мелко-водной зоне водоемов. Необходимо помнить, что это ядовитое растение.

Красивы бело-розовые зонтиковидные соцветия сусака. Известны декоративные формы сусака зонтичного с белыми цветками. Эти грациозные растения обычно формируют куртины или полосы, украшая прибрежную зону водоема.

Дербенник иволистный – нетребовательное декоративное растение; он всегда может быть ярким украшением любого искусственного водоема.

В настоящее время проводятся довольно успешные работы по интродукции и акклиматизации редких и исчезающих видов растений с целью восстановления ареала, сохранения раритетов от полного исчезновения. Система активных действий по сохранению редких видов, популяций и экосистем с их наличием включает:

- репатриацию – восстановление обедненных популяций и экосистем путем переноса генетически и экологически идентичного материала, собранного в том же регионе;
- реинтродукцию – восстановление обедненных популяций и экосистем путем переноса генетически и экологически однородного материала, собранного за пределами данного региона;
- реставрацию – восстановление исчезнувших популяций и экосистем переносом диаспор, генетически и экологически аналогичных местным;
- регуляцию – создание новых популяций и экосистем путем переноса диаспор, собранных в сходных экологических условиях в пределах ареала;
- интродукцию – перенос видов растений за пределы естественного ареала, в места, где они раньше не обитали [Матвеев, Шилов, 1996].

Заслуживают внимания эксперименты с водяным орехом. Его перенос проводился из пойменных водоемов реки Клязьмы во Владимирской и Ивановской областях в соседние водоемы (регуляция). Кроме того, велась в двух направлениях интродукция – перенос водяного ореха из южных районов в более северные (из Астраханского заповедника в водоемы Самарской области) и из северных районов в более южные (из водоемов Владимирской области в Саратовское водохранилище). В водоемах Самарской области долгие годы не было естественных зарослей водяного ореха. Ближайшие местообитания находились в Ульяновской, Саратовской и Пензенской областях. Первые попытки интродукции водяного ореха в местных водоемах предприняты в 1972 г. Собранные в пойменных водоемах реки Оки плоды были высеяны на пяти участках верховой Саратовского водохранилища [Матвеев, Шилов, 1996]. Благодаря успешной интродукции заросли водяного ореха достигли естественной плотности, площадь, занятая ими, значительно увеличилась и географические границы популяции заметно расширились. Результаты интродукции и долговременный мониторинг популяций водяного ореха позволили не включать этот вид в региональный список охраняемых растений.

Водяной орех был включен в Красные книги СССР, РСФСР. Вероятно, существующая система охраны оказалась эффективной. Оценка современного состояния природных популяций послужила обоснованием исключения водяного ореха из Красной книги Российской Федерации [2008].

Интродукция видов растений, ценных в хозяйственном отношении, имеет двоякое влияние на экосистемы. С одной стороны, она способствует увеличению численности кормовых, декоративных и пищевых видов, с другой – нарушает естественный баланс видовой разнообразия фитоценозов и при условии высокой конкурентной способности интродуцентов может снизить численность аборигенных видов.

На территории России и Украины проводились многочисленные работы по интродукции цицании водной (*Zizania aquatica*) и цицании широколистной (*Z. latifolia*) [Матвеев, Соловьева, 1997]. В отношении целесообразности интродукции *Zizania latifolia* существует два противоположных мнения. Одни авторы считают ее неоправданной, исходя из ценотической активности вида, приводящей к обеднению биоразнообразия конкретных геосистем, и из отсутствия широкого практического использования. Другие, основываясь на том, что в условиях деградации естественного растительного покрова ценозы вида выполняют важную ресурсную, фитомелиоративную, средорегулирующую и многие другие функции полагают, что интродукция вида целесообразна и необходима. Поэтому перед гидробиологами стоят очень важные задачи: выяснение ценологических особенностей растений, факторов, регламентирующих распространение интродуцента, его взаимодействия с представителями аборигенной флоры и разработка методов регулирования запасов.

7.6. АКВАРИУМНЫЕ РАСТЕНИЯ

*Природа не сразу раскрывает свои тайны.
Сенека Старший.*

Водные растения являются важным компонентом аквариумов. Они всегда привлекают внимание людей разного возраста, вызывая удивление и возбуждая любознательность у детей, способствуя развитию интереса к познанию растений у студентов-биологов. Поэтому в школе и в вузах особенно необходима организация аквариума.

Перед каждым аквариумистом встает задача: как совместить различные водные растения в одном аквариуме? Иногда она осложняется тем, что даже близкородственные виды не всегда хорошо чувствуют себя рядом друг с другом. Для ее решения необходимо знать их биологию и требования к различным факторам среды. Иногда в одном аквариуме вполне можно содержать растения, нуждающиеся в различном освещении и составе грунта. Несколько сложнее дело обстоит с совмещением гидрофитов, предъявляющих различные требования к температуре. Тем не менее средняя температура около 24°C вполне может удовлетворить требования и самых различных растений. Более высокая температура воды нужна сравнительно немногочисленным видам. В этом случае можно выйти из положения, поместив такие растения на боковых полочках аквариума поближе к поверхности и непосредственно под лампами накаливания: при слабом перемешивании воды вдали от распылителей и вблизи от ламп температура воды на 2–4 °C выше общей температуры аквариума. Этого вполне достаточно, чтобы выращивать самые теплолюбивые растения [Цирлинг, 1991].

Самое сложное при подборе растений в аквариуме – адаптация их к определенным показателям жесткости и активной реакции воды. Если вода в аквариуме интенсивно перемешивается, ее характеристики примерно одинаковы во всем его объеме. Поэтому отбирать растения приходится довольно строго, учитывая механизм воздействия одних растений на рост других. Замечено, что в аквариуме группы из разных видов гидрофитов растут гораздо лучше, чем одновидовые, даже если растениям созданы оптимальные условия. Вероятно, здесь проявляется аллелопатия, способность растений влиять на другие растения, что делает окружающую среду более подходящей для соседствующих видов.

Широко известно, что растения могут влиять на жесткость и активную реакцию воды. У некоторых видов (эхинодорус) в жесткой воде на листьях образуется кальциевый налет, что снижает жесткость воды. Днем отложения кальция на листьях увеличиваются, а ночью уменьшаются. Дело в том, что днем при ярком освещении в верхних слоях воды значение pH начинает быстро расти, а ночью, в темноте, оно снижается. Осажде-

нием днем карбоната кальция из воды на поверхность листьев растения компенсируют резкие колебания рН. Некоторые аквариумные виды растений способны активно подкислять воду. Известно, что изменение рН вблизи зарослей криптокорин может тормозить рост некоторых чувствительных к этому растений [Цирлинг, 1991].

Наблюдения за изменением показателей химического состава воды под воздействием тех или иных факторов могут быть предметом научных исследований, как и изучение способности одних растений влиять на рост других, выделяя в окружающую среду фитонциды. Например, при наблюдении за барклайей длиннолистной обращает на себя внимание тот факт, что листья этого растения почти не покрываются водорослями. Кроме того, окружающий барклайю грунт тоже, как правило, чист от обрастаний. Два вида барклайи – длиннолистная и краснолистная – не уживаются в одной емкости.

Представители одного вида всегда растут лучше и подавляют рост особей другого вида. «Побеждает» всегда тот вид, представители которого имеют большую общую массу. Рядом с барклайей плохо растут многие виды криптокорин. Свойством тормозить рост других растений обладает и элодея канадская.

Чтобы лучше узнать водные растения и организовать наблюдения за гидрофитами, можно обратиться к книгам В.С. Жданова «Аквариумные растения» [1981], М.Д. Махлина «Занимательный аквариум» [1975], М.Б. Цирлинга «Аквариум и водные растения» [1991].

По своему назначению аквариумы подразделяют на декоративные, демонстрационные и лабораторные.

Декоративные аквариумы помещают в больницах, пансионатах, санаториях. Их устанавливают на пультах управления автоматическими системами, так как они снимают усталость операторов, вызванную монотонностью работы. В фойе школ, где дети находятся в перерывах, в специальных рекреациях для отдыха, чтобы снять усталость и напряжение, целесообразно устанавливать декоративные поллюдариумы (сосуды с водными и земноводными растениями, наполовину заполненные водой). Общение с аквариумом способствует эстетическому воспитанию. Даже простое созерцание аквариума со свежей зеленью улучшает состояние нервной системы, снимает возбуждение, успокаивает человека.

Но следует помнить, что в образовательных учреждениях, когда ставится задача использования аквариума на занятиях, его декоративно-демонстрационная функция отступает на задний план. Аквариум становится научной лабораторией учителя и преподавателя, студента и школьника. Он помогает освоению важнейших биологических понятий, таких как морфологические особенности организмов в связи со средой обитания, взаимосвязь организмов в биоценозе, специфика экологических групп, конвергенция, дивергенция, искусственный отбор, селекция и др. Аквариум приобщает к самообразованию – поиску ответов на многие вопросы, связанные с аквариумистикой, в книгах и журналах по биологии, в сети Интернет.

В образовательных учреждениях ассортимент аквариума должен решать прежде всего познавательные задачи. Поэтому при подборе растений для демонстрационного и лабораторного аквариума надо учитывать следующие принципы:

1) *систематический* – растения должны отражать таксономическое разнообразие, быть представителями разных отделов и семейств. Поэтому рекомендуется использовать колониальные и многоклеточные водоросли (водяная сеточка, кишечноцеллюлярная, кладофора шаровидная), водные мхи (риччия, фонтиналис), представителей из разных семейств однодольных (апоногетон, водокрас, гидриллы, криптокорина, наяда, пистия, ряска) и двудольных растений (альтернатера, бакопа, кабомба, лимнофиллум, людвигия, роталла);

2) *географический* – растения следует подбирать с учетом их происхождения, то есть это должны быть не только представители тропической флоры (крипторина, эй-

хорния), но также адвентивные виды (пистия, элодея канадская) и растения местной флоры (водокрас, марсилия, многокоренник, риччия, ряска). При этом следует отметить, что последние в виду генетически предрасположенного естественного периода покоя, наиболее активно развиваются летом, поэтому их рекомендуется разводить в лабораторном аквариуме для проведения сравнительных наблюдений и исследований;

3) *морфоэкологический* – подбор растений для аквариума следует вести с учетом возможности их совместимости и разнообразия внешнего строения. Это должны быть укореняющиеся, т.е. прикрепленные к субстрату растения с различными формами листьев (валлиснерия, криптокорина, лимнофиллум, марсилия), полностью погруженные в воду неукореняющиеся (роголистник), а также плавающие на поверхности воды (азолла, водокрас, сальвиния).

Аквариумные растения широко используются при изучении ботаники, физиологии и экологии растений, и например при изучении тем «Клетка и растительные ткани», «Фотосинтез», «Дыхание», «Экологические группы водных растений», «Водоросли» и т.д. Для демонстрации опыта по выделению зелеными листьями на свету кислорода обычно берут элодею канадскую, валлиснерию, гигрофилу. При изучении основных систематических групп растений аквариумы позволяют всегда иметь под рукой любое количество водорослей (кладофора, энтероморфа, хара), водных мхов (фонтиналис, риччия) и папоротников (азолла, сальвиния, церотоптерис). Выращивая водяные папоротники в плотно закрытых крышкой аквариумах с уровнем воды не более 5 см, сравнительно легко получить от них споры.

Во время изучения экологии и физиологии растений студенты имеют возможность на конкретных примерах познать особенности строения и функционирования гидрофитов в водной среде обитания, поставить опыты. Несложные эксперименты позволяют пронаблюдать адаптации многих гидрофитов, показать, как меняются внешний вид и назначение листьев, стеблей, корней растений при переходе из водной среды в воздушную.

К сожалению, сегодня далеко не все лаборатории и кабинеты методики преподавания биологии имеют образцовые демонстрационные аквариумы. Поэтому в настоящее время о достаточной готовности выпускников вузов к созданию аквариумов в школьном кабинете биологии и школьных рекреациях говорить не приходится. Несмотря на существующие материальные трудности, на первом месте все же стоит проблема методической подготовки учителей биологии к организации аквариума в школе. Она не будет решена до тех пор, пока студенты педагогических вузов не пройдут профессиональную подготовку по этому вопросу в условиях современного материально-технического обеспечения.

Резюме

Высшие водные растения и их сообщества имеют ограниченные индикаторные возможности, поскольку среди макрофитов преобладают эвритопные виды растений, которые даже в пределах своего ареала предъявляют различные требования к факторам среды.

Есть широкие возможности использования Макрофитов в фитосанации природных и искусственных водоемов как очистителей от различных примесей и восстановителей качества воды.

С помощью водных растений можно осуществлять дистанционный мониторинг водных объектов, судить о движении водных масс и состоянии донных отложений.

Чрезмерное зарастание прудов водной растительностью приводит к быстрому заполнению их растительными остатками и заболачиванию, что препятствует нормальному использованию водоемов в рыбоводстве.

подавляющее большинство видов прибрежных фитоценозов можно использовать на корм животным в гранулированном виде, в составе кормовой муки и в качестве добавок к концентрированным кормам, однако это существенно увеличивает себестоимость корма.

Среди прибрежно-водных растений есть немало злостных сорняков рисовых полей.

Интродукция водных растений связана с их декоративным значением и использованием искусственных водоемов в ландшафтно-архитектурных композициях. Успешные работы проводятся по интродукции и акклиматизации кормовых, пищевых, редких и исчезающих видов растений.

При подборе водных растений для демонстрационного и лабораторного аквариумов надо учитывать систематический, географический и эколого-морфологический принципы.

Рекомендуемая литература

Основная

Водная растительность внутренних водоёмов и качество их вод: Матер. III конф. (Петрозаводск, сентябрь 1992 г.). – Петрозаводск, 1993.

Гаевская И.С. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. – М., 1966.

Капитонова О.А. Макрофиты в условиях промышленной среды: Монография. – Ижевск, 2007.

Кокин К.А. Экология высших водных растений. – М., 1982.

Макрофиты – индикаторы изменений природной среды. – Киев, 1993.

Махлин М.Д. Занимательный аквариум. – М.: Пищевая промышленность, 1975.

Мережко А.И. Эколого-физиологические особенности высших водных растений и их роль в формировании качества воды. – Киев, 1978.

Цирлинг М.Б. Аквариум и водные растения. – СПб., 1991.

Эйнон Л.О. Экологическая очистка воды // Природа. 1992. № 9. С. 26–33.

Дополнительная

Алиев Д.О. Новое в применении биологического метода предотвращения зарастания и заиления каналов коллекторно-дренажной сети // Гидробиология каналов СССР и биологические помехи в их использовании. – Киев, 1976. С. 297–308.

Балашев Л.С. О накоплении радиоцезия некоторыми прибрежно-водными и болотными растениями в 30-км зоне Чернобыльской АЭС // Четвёртая Всерос. конф. по водным растениям: Тез. докл. (Борок, 1995). – Борок, 1995. С. 8–9.

Баходирова З.А. Флора и растительность выростных (мальковых) рыбоводных прудов Ташкентской области УзССР и рациональные пути их использования в прудовом рыбоводстве: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Ташкент, 1989.

Белоконь А.С., Дворецкий А.И., Рукина Л.Э., Барановский Б.А. Влияние факторов среды на накопление и содержание радионуклидов цезия и стронция высшей водной растительностью в пресноводных водоёмах // Четвёртая Всерос. конф. по водным растениям: Тез. докл. (Борок, 1995). – Борок, 1995. С. 11–12.

Вовк Я.С. Биологический метод борьбы с зарастанием водоснабжающих и оросительных каналов // Гидробиология каналов СССР и биологические помехи в их эксплуатации. – Киев, 1976. С. 278–296.

Гаевская И.С. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. – М., 1966.

Гигевич Г.С., Власов Б.П., Вынаев Г.В. Высшие водные растения Беларуси: Эколого-биологическая характеристика, использование и охрана / Под общ. ред. Г.С. Гигевич. – Минск, 2001.

Голуб В.Н., Голуб Н.П. Формирование декоративных композиций макрофитов: теория и методология // V Всероссийская конф. по водным растениям «Гидрботаника 2000»: Тез докл. – Борок, 2000. С. 125.

Голубева И.Д., Папченков В.Г., Шнак Т.Л. Растительность островов и мелководий Куйбышевского водохранилища. Часть 2. – Казань, 1990.

Гуревич Ф.А., Ястребова О.Л. Фитонцидные свойства высших водных и прибрежных растений // Первая Всесоюзная конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. (Борок, 1977). – Борок, 1977. С. 109–111.

Дьяченко Т.Н., Беляев В.В., Кленус В.Г., Насвит О.И. Макрофиты водоема-охладителя Чернобыльской АЭС и накопление ими радионуклидов // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2005». – Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2006. С. 243–245.

Ершов И.Ю. Гидрофильные растения природной флоры как объект садово-парковой культуры // Гидрофильный компонент в сравнительной флористике Бореальной Евразии. – Рыбинск, 2005. С. 37–58.

Коган Ш.И., Крайнюкова А.Н. Роголистник – ингибитор сине-зеленых водорослей в водоёмах // Первая Всесоюзная конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. (Борок, 1977). – Борок, 1977. – С. 113–115.

Кононов В.А., Присяной В.С. Водная растительность и ее использование в прудовом рыбном хозяйстве. – Киев, 1949.

Жданов В.С. Аквариумные растения. – М.: Лесная промышленность, 1981. – 67 с.

Крюкова М.В. Биоиндикаторы растительного покрова как показатели устойчивости водных экосистем // V Всерос. конф. по водным растениям «Гидрботаника 2000». Борок, 10–13 окт. 2000 г.: Тез. докл. – Борок, 2000. С. 166–167.

Ларин И.В. Луговое хозяйство и пастбищное хозяйство. – Л.: Колос, 1975.

Ларионова М.А. Содержание некоторых тяжелых металлов в биомассе водных и околководных растений как показатель экологического состояния водоемов // Гидрботаника: методология, методы: Материалы Школы по гидрботанике (п. Борок, 8–12 апреля 2003 г.). – Рыбинск», 2003. С. 172–173.

Любимова С.А., Пискунов Л.И., Вознесенская Г.И. О накоплении стронция-90 и цезия-137 в некоторых макрофитах Среднего Урала // Первая Всесоюзная конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. (Борок, 1977). – Борок, 1977. – С. 122–124.

Манохина Р.П. Интродукция декоративных прибрежно-водных растений в Центральном Таджикистане: Автореф. дис. ... канд.биол.наук. – Душанбе, 1984.

Матвеев В.И., Шилов М.П. Водяной орех: проблема восстановления ареала вида: Монография. – Самара, 1996.

Матвеев В.И., Соловьева В.В. Цицания – дикий рис: экология, биология, практическое значение: Монография. – Самара, 1997.

Микрякова Т.Ф. Распределение тяжёлых металлов в высших водных растениях Угличского водохранилища // Экология. 1994. № 1. С. 16–21.

Распопов И.М. Индикационные возможности макрофитов // V Всероссийская конференция по водным растениям «Гидрботаника – 2000». – Борок, 2000. С. 204–205.

Распопов И.М. Мониторинг высшей водной растительности // Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. – СПб., 1992. С. 173–244.

Рахимова С., Рахимов А.Р. О некоторых биологических особенностях ряски малой (*Lemna minor* L.) и спироделы (*Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid), выращенных на сточной жидкости свиноводческого комплекса и птицефабрики // Первая Всесоюзная конф.

по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. (Борок, 1977). – Борок, 1977. – С. 138–139.

Свириденко Б.Ф. Эколого-динамическая организация растительного покрова водоемов Северного Казахстана: Дис. ... докт. биол. наук. – Омск, 2001.

Сидорский А.Г. Стрелолист обыкновенный – возможный кандидат на роль биоиндикатора и средство мониторинга за экологическим состоянием водной среды // Водная растительность внутренних водоемов и качество их вод. Карельский НЦ РАН, 1993. С. 57–58.

Соловьева В.В. Использование макрофитов в комплексной оценке экологического состояния реки Чапаевки // Методология и методика научных исследований в области естествознания. – Самара, 2008. С. 349–352.

Филин В.Р. Отдел Хвоцевидные // Жизнь растений. Т. 4. М., 1979. С. 131–148.

Фрейдлинг А.В. Макрофиты как индикаторы природной среды // Водная среда Карелии: Исследование, использование, охрана: Сб. статей. – Петрозаводск, 2003. С. 75–87.

Щербаков А.В., Даушкевич С.С., Даушкевич Ю.В. Использование высшей водной растительности как индикатора загрязнений водотоков Московской области // Четвертая Всероссийская конференция по водным растениям. – Борок, 1995. С. 84–86.

Якубовский К.Б. Химический состав высших водных растений на разных этапах их вегетации, деформации и разложения // Мелководья Кременчугского водохранилища. – Киев, 1979. С. 75–82.

Petr T. Interactions between fish and aquatic macrophytes in inland waters. A review.

<http://www.fao.org/DOCREP/006/X7580E/X7580E00.htm#ТОС>

Контрольные вопросы и задания

1. Назовите основные причины, которые ограничивают использование водных растений в качестве индикаторов загрязнения или чистоты водоемов
2. Почему водные растения называют естественными биофильтрами водоемов?
3. Какие водные растения обладают фитонцидными свойствами?
4. Почему значение водной растительности для водных экосистем неоднозначно?
5. Каковы основные методы борьбы с зарастанием водоемов и в чем заключается суть каждого из них?
6. Каков главный недостаток водных растений, снижающий их кормовую ценность для сельскохозяйственных животных, и каким образом его можно преодолеть?
7. Какие прибрежно-водные растения являются ядовитыми?
8. Какие растения являются злостными сорняками рисовых полей?
8. Для каких групп животных водные растения являются незаменимой кормовой базой?
9. Какое прибрежно-водное растение-интродуцент по кормовым достоинствам не уступает луговым видам?
10. В чем заключаются основные экологические и природоохранные требования к подбору декоративных растений для озеленения водоемов?
11. Какие принципы следует соблюдать при подборе ассортимента водных растений для школьного аквариума?
12. С какой целью проводится интродукция водных растений?

Задания

1. Используя справочники и 5 раздел учебника, заполните таблицу, приведя по 5–7 примеров растений для каждой хозяйственной группы:

Ресурсная значимость водных растений

Декоративные растения	Кормовые растения	Лекарственные растения	Медоносные растения	Пищевые растения	Ядовитые растения	Сорняки рисовых полей

2. Составьте аннотированный список водных растений, рекомендуемых для содержания в школьном аквариуме.

3. Объясните условность содержания приведенной ниже таблицы:

Индикаторная значимость основных видов гидрофитов водоемов Белоруссии [по: Гигевич, Власов, Вынаев, 2001]

Название вида	Индикаторы			
	органи- ческого загрязнения	ацидо- фика- ции	эвтрофирования (азот, фосфор)	загрязнения тяжелыми металлами
Аир обыкновенный	+		+	
Частуха подорожниковая			+	+
Шелковник жестколистный	+			
Рдест блестящий				+
Рдест курчавый	+		+	
Роголистник темно-зеленый	+	+		+
Роголистник подводный	+	+		+
Ситняг игольчатый	+			
Ситняг болотный	+			
Элодея канадская	+			+
Хвощ речной	+	+		
Манник плавающий				+
Манник большой	+			+
Рдест курчавый	+		+	
Водокрас обыкновенный			+	+
Полушник озерный	+	+		
Ряска горбатая	+		+	
Ряска малая	+		+	
Трехдольница трехбороздчатая			+	+
Уруть колосистая	+			+
Кубышка малая	+			

Водная флора России

Вид	Экотип	А	ЕЧ	К	ЗС	ВС	ДВ	Прим.
Isoëtaceae								
<i>Isoëtes asiatica</i> (Makino) Makino	I						+	
<i>I. lacustris</i> L.	I	+	+		+	+		КК РФ
<i>I. maritima</i> Underw.	I		+		+	+	+	КК РФ
<i>I. setaceae</i> Durieu	I		+		+	+		КК РФ
Equisetaceae								
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	II	+	+	+	+	+	+	
Thelypteridaceae								
<i>Thelypteris palustris</i> Schott	III		+	+	+	+	+	
Marsileaceae								
<i>Marsilea quadrifolia</i> L.	III		+					КК РФ
<i>M. strigosa</i> Willd.	III		+					КК РФ
Salviniaceae								
<i>Salvinia natans</i> (L.) All.	I		+		+		+	
Cabombaceae								
<i>Brasenia schreberi</i> J.F. Gmel.	I						+	КК РФ
Nymphaeaceae								
<i>Euryale ferox</i> Salisb.	I						+	КК РФ
<i>Nuphar advena</i> (Soland.) R. Br.	I		+					Культивир.
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	I	+	+	+	+	+		
<i>N. japonica</i> DC.	I						+	КК РФ
<i>N. pumila</i> (Timm) DC.	I	+	+		+	+	+	
<i>Nymphaea alba</i> L.	I		+	+				
<i>N. candida</i> J. Presl	I		+	+	+	+		
<i>N. tetragona</i> Georgi	I		+		+	+	+	
Ceratophyllaceae								
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	I	+	+	+	+	+	+	
<i>C. kossinskyi</i> Kuzen.	I		+					
<i>C. oryzetorum</i> Kom.	I					+	+	
<i>C. pentacanthum</i> Haynald	I		+					
<i>C. submersum</i> L.	I		+	+	+			
<i>C. tanaiticum</i> Sapjegin	I		+					
Nelumbonaceae								
<i>Nelumbo caspica</i> (DC.) Fisch.	II		+					КК РФ
<i>N. komarovii</i> Grossh.	II						+	КК РФ
Ranunculaceae								
<i>Batrachium aquatile</i> (L.) Dumort.	I	+	+			+		
<i>B. circinatum</i> (Sibth.) Spach	I	+	+		+	+	+	
<i>B. dichotomum</i> (Schmalh.) Trautv.	I		+					
<i>B. divaricatum</i> (Schrank) Wimm.	I		+					
<i>B. eradicatedum</i> (Laest) Fries	I		+		+	+	+	
<i>B. floribundum</i> (Bab.) Dumort.	I		+					
<i>B. fluitans</i> (Lam.) Wimm.	I		+					
<i>B. kaufmannii</i> (Clerc) V. Krecz.	I	+	+		+	+	+	
<i>B. marinum</i> Fries	I		+					
<i>B. nevense</i> Tzvel.	I		+					

<i>B. mongolicum</i> Krecz.	I		+		+	+		
<i>B. pachycaulum</i> Nevski	I		+					
<i>B. trichophyllum</i> (Chaix) Bosch	I	+	+	+	+	+	+	
<i>B. rionii</i> (Lagger) Nym.	I		+	+	+			
<i>B. yezoense</i> (Nakai) Kitam.	I						+	
<i>B. setosissimum</i> (A. Khokhr.) A. Khokhr.	I						+	
<i>Caltha palustris</i> L.	III	+	+	+	+	+	+	
<i>Ranunculus gmelinii</i> DC.	III	+	+		+	+	+	
<i>R. lingua</i> L.	III		+	+	+	+		
<i>R. hyperboreus</i> Rottb.	III	+	+			+	+	
<i>R. natans</i> C.A. Mey.	I				+	+	+	
<i>R. pallasii</i> Schlecht.	III	+	+				+	
<i>R. polyphyllus</i> Waldst. et Kit. ex Willd.	III		+		+	+		
<i>R. radicans</i> C.A. Mey.	III				+	+		
<i>R. reptabundus</i> Rupr.	III		+					
<i>R. reptans</i> L.	III	+	+		+	+	+	
<i>R. sceleratus</i> L.	III	+	+	+	+	+	+	
<i>Thacla natans</i> (Pall. ex Georgi) Deyl et Soják	I	+			+	+	+	
Portulacaceae								
<i>Montia fontana</i> L.	III	+	+			+	+	
Polygonaceae								
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S.F. Gray	I	+	+	+	+	+	+	
<i>Polygonum maackianum</i> Regel	III						+	
<i>Rumex hydrolopathum</i> Huds.	III		+				+	
Elatinaceae								
<i>Elatine alsinastrum</i> L.	III		+	+	+			
<i>E. ambigua</i> Wight	I				+			
<i>E. americana</i> (Pursh) Arn.	I						+	
<i>E. callitrichoides</i> Kauffm.	I		+					
<i>E. hydropiper</i> L.	I		+		+	+		
<i>E. ortosperma</i> Dueben	I		+			+		
<i>E. triandra</i> Schkuhr	I	+	+		+	+	+	
Brassicaceae								
<i>Nasturtium microphyllum</i> Boenn. ex Reichenb.	III		+					
<i>N. officinale</i> R. Br.	III		+					
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.	III	+	+	+	+	+		
<i>Subularia aquatica</i> L.	I	+	+		+	+	+	
Primulaceae								
<i>Hottonia palustris</i> L.	I		+					
<i>Naumburgia thyrsoflora</i> Reichenb.	III	+	+	+	+	+	+	
Crassulaceae								
<i>Tillaea aquatica</i> L.	III		+				+	KK PΦ
<i>T. vaillantii</i> Willd.	III		+					
Droseraceae								
<i>Aldrovanda vesiculosa</i> L.	I		+	+			+	KK PΦ
Rosaceae								
<i>Comarum palustre</i> L.	III	+	+	+	+	+	+	

Lythraceae								
<i>Lythrum salicaria</i> L.	III		+	+	+	+	+	
Onagraceae								
<i>Ludwigia epilobioides</i> Maxim.	I						+	
<i>L. palustris</i> L.	I			+				
Trapaceae								
<i>Trapa natans</i> L. s. l.	I		+	+		+	+	
Haloragaceae								
<i>Myriophyllum alterniflorum</i> DC.	I		+				+	
<i>M. aquaticum</i> (Velloso) Verde	I			+				запасное
<i>M. sibiricum</i> Kom.	I	+	+		+	+	+	
<i>M. spicatum</i> L.	I	+	+	+	+	+	+	
<i>M. ussuriense</i> (Regel) Maxim.	I						+	
<i>M. verticillatum</i> L.	I	+	+	+	+	+	+	
Hippuridaceae								
<i>Hippuris tetraphylla</i> L.	III	+	+			+	+	
<i>H. vulgaris</i> L.	III	+	+	+	+	+	+	
Apiaceae								
<i>Berula erecta</i> (Huds.) Cov.	III		+	+				
<i>Cicuta virosa</i> L.	III	+	+	+	+	+	+	
<i>Hydrocotyle ramiflora</i> Maxim.	III			+			+	
<i>H. ranunculoides</i> L.	I			+				
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	III		+	+	+	+		
<i>O. javanica</i> (Blume) DC.	III						+	
<i>Sium latifolium</i> L.	III		+	+	+			
<i>S. suave</i> Walt.	III					+	+	
Menyanthaceae								
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	III	+	+	+	+	+	+	
<i>Nymphoides coreana</i> (Lévl.) Hara	I						+	KK PΦ
<i>N. peltata</i> (S. G. Gmel.) O. Kuntze	I		+	+	+	+	+	
Callitrichaceae								
<i>Callitriche cophocarpa</i> Sendtner	I		+		+	+		
<i>C. fimbriata</i> (Schotsman) Tzvel.	I		+					
<i>C. hamulata</i> Kütz. ex Koch	I		+					
<i>C. hermaphroditica</i> L.	I	+	+		+	+	+	
<i>C. palustris</i> L.	I	+	+	+	+	+	+	
<i>C. stagnalis</i> Scop.	I		+					
<i>C. transvolgensis</i> Tzvel.	I		+					
Scrophulariaceae								
<i>Deinostema violaceae</i> (Maxim.) Yamazaki	III						+	
<i>Limosella aquatica</i> L.	III	+	+	+	+	+	+	
<i>Veronica americana</i> (Rafin.) Schwein. ex Benth.	III						+	
<i>V. anagallis-aquatica</i> L.	III	+	+	+	+	+	+	
<i>V. beccabunga</i> L.	III		+		+	+		
Trapellaceae								
<i>Trapella sinensis</i> Oliver	I						+	KK PΦ
Plantaginaceae								

<i>Littorella uniflora</i> (L.) Aschers.	III		+					KK PΦ
Lentibulariaceae								
<i>Utricularia australis</i> R. Br.	I		+	+				
<i>U. intermedia</i> Hayne	I	+	+		+	+	+	
<i>U. macrorrhisa</i> Le Conte	I						+	
<i>U. minor</i> L.	I	+	+		+	+	+	
<i>U. multispinosa</i> (Miki) Miki	I						+	
<i>U. ochroleuca</i> (R.) Hartm.	I	+	+				+	
<i>U. vulgaris</i> L.	I	+	+	+	+	+	+	
Lobeliaceae								
<i>Lobelia dortmanna</i> L.	I		+					KK PΦ
<i>L. sessilifolia</i> Lamb.	I					+	+	
Butomaceae								
<i>Butomus umbellatus</i> L.	II		+	+	+	+	+	
<i>B. junceus</i> Turcz.	III		+		+	+		
Alismataceae								
<i>Alisma bioerkqvistii</i> Tzvel.	III		+		+			
<i>A. gramineum</i> Lej.	I		+	+	+	+		
<i>A. canaliculatum</i> A. Br. et Bouche	II						+	
<i>A. juzepczukii</i> Tzvel.	II		+					
<i>A. lanceolatum</i> With.	II		+	+	+			
<i>A. orientale</i> (Sam.) Juz.	II			+		+	+	
<i>A. plantago-aquatica</i> L.	II	+	+	+	+	+		
<i>A. wahlenbergii</i> (Holmb.) Juz.	I		+					KK PΦ
<i>Caldesia parnassifolia</i> (L.) Parl.	I		+		+			KK PΦ
<i>C. reniformis</i> (D. Don) Makino	II		+				+	
<i>Damasonium constrictum</i> Juz.	III		+		+			
<i>D. alisma</i> Mill.	III		+		+			
<i>Sagittaria aginashi</i> Makino	III						+	
<i>S. latifolia</i> Willd.	II		+					в культуре
<i>S. natans</i> Pall.	I		+		+	+	+	
<i>S. sagittifolia</i> L.	II		+	+	+	+		
<i>S. trifolia</i> L.	III		+	+	+	+	+	
Hydrocharitaceae								
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	I		+		+	+		
<i>Egeria densa</i> Planch.	I		+					
<i>Hydrilla verticillata</i> (L. fil.) Royle	I		+		+	+	+	
<i>Hydrocharis dubia</i> (Blume) Backer	I						+	
<i>H. morsus-ranae</i> L.	I		+		+	+		
<i>Ottelia alismoides</i> (L.) Pers.	I						+	
<i>Stratiotes aloides</i> L.	I		+	+	+	+		
<i>Vallisneria spiralis</i> L.	I		+	+	+		+	
<i>V. asiatica</i> Miki	I						+	
Potamogetonaceae								
<i>Groenlandia densa</i> (L.) Fourr.	I		+	+				
<i>Potamogeton acutifolius</i> Link	I		+	+				
<i>P. alpinus</i> Balb.	I	+	+	+	+	+	+	
<i>P. amblyophyllus</i> C.A. Mey.	I		+	+	+			
<i>P. berchtoldii</i> Fieb.	I	+	+	+	+	+	+	

<i>P. biformis</i> Hagstr.	I		+					
<i>P. borealis</i> Rafin	I		+				+	
<i>P. carinatus</i> (Kupff.) Graebn.						+		
<i>P. compressus</i> L.	I		+		+	+	+	
<i>P. coriaceus</i> (Nolte) Fryer	I		+					
<i>P. crispus</i> L.	I		+	+	+	+	+	
<i>P. cristatus</i> Regel et Maack	I						+	
<i>P. digynus</i> Wall. ex Hook.	I					+	+	
<i>P. distinctus</i> A. Benn.	I						+	
<i>P. filiformis</i> Pers.	I	+	+		+	+	+	
<i>P. fryeri</i> A. Benn.	I						+	
<i>P. friesii</i> Rupr.	I	+	+		+	+	+	
<i>P. gramineus</i> L.	I	+	+		+	+	+	
<i>P. graminifolius</i> (Fries) Fryer	I		+					
<i>P. heterophyllus</i> Schreb.	I		+	+	+	+	+	
<i>P. interruptus</i> Kit.	I		+					
<i>P. juzepczukii</i> P. Dorof. et Tzvel.	I		+			+	+	
<i>P. limosellifolius</i> Maxim. ex Korch.	I						+	
<i>P. longifolius</i> J. Gay	I		+					
<i>P. lucens</i> L.	I	+	+	+	+	+	+	
<i>P. maackianus</i> A. Benn	I				+		+	
<i>P. macrocarpus</i> Dobroch.	I					+		
<i>P. malainus</i> Miq.	I					+	+	
<i>P. manchuriensis</i> (A. Benn.) A. Benn.	I						+	
<i>P. marinus</i> L.	I		+					
<i>P. natans</i> L.	I	+	+	+	+	+	+	
<i>P. nodosus</i> Poir.	I		+		+			
<i>P. obtusifolius</i> Mert. et Koch	I	+	+		+	+	+	
<i>P. octandrus</i> Poir.	I						+	
<i>P. oxyphyllus</i> Miq.	I						+	
<i>P. pectinatus</i> L.	I	+	+	+	+	+	+	
<i>P. perfoliatus</i> L.	I	+	+		+	+	+	
<i>P. praelongus</i> Wulf.	I	+	+	+	+	+	+	
<i>P. pusillus</i> L.	I		+		+	+		
<i>P. rutilus</i> Wulf.	I		+		+			
<i>P. richardsonii</i> (A. Benn.) Rydb.	I	+					+	
<i>P. rostratus</i> Hagstr.	I				+	+		
<i>P. sarmaticus</i> Mäemets	I		+					редкий
<i>P. sibiricus</i> A. Benn.	I				+	+		
<i>P. subretusus</i> Hagstr.	I	+				+		
<i>P. subsibiricus</i> Hagstr.	I	+			+	+		
<i>P. tenuifolius</i> Rafin.	I	+			+	+	+	
<i>P. trichoides</i> Cham. et Schlecht.	I		+	+	+	+		
<i>P. vaginatus</i> Turcz.	I				+	+		
<i>P. wolfgangii</i> Kihlm.	I		+					
<i>P. zosteraceus</i> Fries	I		+					
Ruppiaceae								
<i>Ruppia brachypus</i> J. Gay	I		+					
<i>R. cirrhosa</i> (Petagna) Grande	I		+	+				

<i>R. drepanensis</i> Tineo	I		+						
<i>R. maritima</i> L.	I	+	+	+	+	+	+		
<i>R. occidentalis</i> S. Wats.	I							+	
Zannichelliaceae									
<i>Althenia filiformis</i> F. Petit subsp. <i>orientalis</i> Tzvel.	I		+				+		
<i>Zannichellia clausii</i> Tzvel.	I		+						
<i>Z. komarovii</i> Tzvel.	I							+	
<i>Z. major</i> Boenn.	I		+	+					
<i>Z. pedunculata</i> Reichenb.	I		+	+	+	+	+	+	
<i>Z. repens</i> Boenn.	I		+	+	+	+	+	+	
Zosteraceae									
<i>Phyllospadix juzepczukii</i> Tzvel.	I							+	
<i>Ph. iwatensis</i> Makino	I							+	
<i>Zostera angustifolia</i> (Hornem.) Reichenb.	I		+					+	
<i>Z. asiatica</i> Miki	I							+	
<i>Z. caespitosa</i> Miki	I							+	
<i>Z. caulescens</i> Miki	I							+	
<i>Z. japonica</i> Aschers. et Graebn.	I		+					+	
<i>Z. noltii</i> Hornem.	I		+	+				+	
Najadaceae									
<i>Caulinia flexilis</i> Willd.	I		+		+	+	+	+	KK PΦ
<i>C. japonica</i> (Nakai) Nakai	I							+	
<i>C. minor</i> (All.) Coss. et Cerm.	I		+	+	+				
<i>C. orientalis</i> (Triest et Uotila) Tzvel.	I							+	
<i>C. tenuissima</i> (A. Br. ex Magnus) Tzvel.	I		+					+	KK PΦ
<i>Najas major</i> L.	I		+	+	+	+	+	+	
<i>N. marina</i> L.	I		+	+	+	+	+		
Iridaceae									
<i>Iris pseudacorus</i> L.	III		+	+	+			+	
<i>I. laevigata</i> Fisch. et C.A. Mey.	III						+	+	
Pontederiaceae									
<i>Monochoria korsakowii</i> Regel et Maack	III							+	
<i>M. plantaginea</i> (Roxb.) Kunth	III							+	
Juncaceae									
<i>Juncus bulbosus</i> L.	I		+						
Cyperaceae									
<i>Bolboschoenus glaucus</i> (Lam.) S.G. Smith	III		+						
<i>B. laticarpus</i> Marchold et al.	III		+					+	
<i>B. maritimus</i> (L.) Palla	III		+	+	+	+			
<i>B. planiculmis</i> (Fr. Schmidt) Egor.	III		+	+	+	+	+	+	
<i>B. popovii</i> Egor.	III		+	+					
<i>B. yagara</i> (Ohwi) Y.C. Yang et M. Zhan.	III		+		+	+	+	+	
<i>Carex acuta</i> L.	III	+	+		+	+			
<i>C. aquatilis</i> Wahlb.	III	+	+		+	+			
<i>C. acutiformis</i> Ehrh.	III		+				+		
<i>C. cryptocarpa</i> C.A. Mey.	III	+						+	

<i>C. pseudocyperus</i> L.	III		+	+	+	+		
<i>C. rhynchophysa</i> C.A. Mey	III	+	+	+	+	+	+	
<i>C. riparia</i> Curt.	III		+	+	+	+		
<i>C. rostrata</i> Stokes	III	+	+	+	+	+	+	
<i>C. vesicaria</i> L.	III	+	+	+	+	+	+	
<i>Cladium mariscus</i> (L.) Pohl	III		+					KK PΦ
<i>Cyperus glomeratus</i> L.	III	+	+	+				
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult.	III	+	+	+	+	+	+	
<i>E. argyrolepis</i> Kier.	III			+				
<i>E. austriaca</i> Hayek	III		+	+	+			
<i>E. fennica</i> Palla	III		+		+	+		
<i>E. kamtschatica</i> (C. A. Mey.) Kom.	III					+	+	
<i>E. klingeii</i> (Meinsh.) B. Fedtsch.	III		+		+	+		
<i>E. mamillata</i> Lindb. fil.	III		+		+	+	+	
<i>E. maximoviczii</i> Zinserl.	III						+	
<i>E. mitracarpa</i> Steud.	III		+	+				
<i>E. oxylepis</i> (Meinsh.) B. Fedtsch.	III		+		+			
<i>E. palustris</i> (L.) Roem. et Schult.	III	+	+	+	+	+	+	
<i>E. parvula</i> (Roem. et Schult.) Bluff, Nees et Schauer	III		+	+		+	+	
<i>E. tetraquetra</i> Nees	III						+	
<i>E. thermalis</i> (Hult.) Egor.	III						+	
<i>E. quinqueflora</i> (Hartm.) O. Schwarz	III	+	+	+	+	+	+	
<i>E. uniglumis</i> (Link) Schult.	III	+	+	+	+	+	+	
<i>E. ussuriensis</i> Zinserl.	III		+		+	+	+	
<i>E. yokoscensis</i> (Franch. et Savat.) Tang et Wang	III		+	+		+	+	
<i>Kyllinga kamtschatica</i> Meinsh.	III						+	
<i>Scirpus ehrebergii</i> Boeck.	II		+		+			
<i>S. hippolyti</i> V. Krecz.	II		+	+			+	
<i>S. lacustris</i> L.	II		+	+	+	+	+	
<i>S. lineolatus</i> Franch. et Savat.	III						+	
<i>S. litoralis</i> Schred.	II		+	+				
<i>S. komarovii</i> Roshev.	III						+	
<i>S. melanospermus</i> C.A. Mey.	III		+		+			
<i>S. nipponicus</i> Makino	III						+	
<i>S. oligosetus</i> A.E. Kozhevnikov	III						+	
<i>S. orientalis</i> Ohwi	III					+	+	
<i>S. radicans</i> Schkuhr	III		+		+	+	+	
<i>S. supinus</i> L.	III		+					
<i>S. tabernaemontani</i> C.C. Gmel.	II		+	+	+	+	+	
<i>S. triangulatus</i> Roxb.	II						+	
<i>S. triqueter</i> L.	III		+	+			+	
Eriocaulaceae								
<i>Eriocaulon chinorossicum</i> Kom.	III						+	
<i>E. komarovii</i> Tzvel.	III						+	KK PΦ
Poaceae								
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	III	+	+	+			+	

<i>Catabrosa aquatica</i> (L.) Beauv.	III	+	+	+	+	+		
<i>Glyceria arundinacea</i> Kunth	II		+	+	+			
<i>G. fluitans</i> (L.) R. Br.	III		+		+	+		
<i>G. maxima</i> (C. Hartm.) Holmb.	II		+		+	+		
<i>G. spiculosa</i> (Fr. Schmidt) Roshev.	III					+		
<i>G. triflora</i> (Korsh.) Kom.	III				+	+	+	
<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Sw.	III		+	+		+	+	
<i>Phragmites altissimus</i> (Benth.) Nabile	III		+					
<i>Ph. australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	II	+	+	+	+	+	+	
<i>Ph. japonicus</i> Steud.	III						+	
<i>Scolochloa festucacea</i> (Willd.) Link	II		+		+	+		
<i>Torreyochloa natans</i> (Kom.) Church	III						+	
<i>Zizania latifolia</i> (Grieseb.) Stapf.	II		+			+	+	
<i>Z. aquatica</i> L.	II		+					в культуре
Typhaceae								
<i>Typha alekseevii</i> Mavrodiev	III			+				
<i>T. angustifolia</i> L.	II		+	+	+	+		
<i>T. australis</i> Schum. et Thonn.	III		+					
<i>T. austro-orientalis</i> Mavrodiev	II		+					
<i>T. domingensis</i> (Pers.) Steud.	III		+	+			+	редкий
<i>T. elata</i> Boreau	II		+		+			
<i>T. elatior</i> Boenn.	III		+					
<i>T. incana</i> Kapitonova et Dyukina	II		+					
<i>T. intermedia</i> Schur	II		+	+				
<i>T. joannis</i> Mavrodiev	III						+	
<i>T. latifolia</i> L.	II	+	+	+	+	+	+	
<i>T. laxmannii</i> Lepech.	II		+	+	+	+	+	
<i>T. minima</i> Funck	III			+	+			
<i>T. orientalis</i> C. Presl	III					+	+	
<i>T. przewalskii</i> B. Skvorts.	III						+	
<i>T. shuttleworthii</i> Koch et Sonder	II		+	+				
<i>T. tichomirovii</i> Mavrodiev	II		+					
<i>T. tzvelevii</i> Mavrodiev	III						+	
Sparganiaceae								
<i>Sparganium angustifolium</i> Michx.	II	+		+	+	+	+	редкий
<i>S. coreanum</i> Lévl.	II						+	
<i>S. emersum</i> Rehm.	II	+	+	+	+	+	+	
<i>S. erectum</i> L.	II		+	+	+	+		
<i>S. glomeratum</i> (Laest.) L. Neum.	II		+		+	+	+	
<i>S. gramineum</i> Georgi	II	+	+		+	+	+	
<i>S. hyperboreum</i> Laest.	II	+	+		+	+	+	
<i>S. japonicum</i> Rothert	II						+	
<i>S. kawakamii</i> Hara	II						+	
<i>S. microcarpum</i> (Neum.) Raunk.	II		+	+	+			
<i>S. natans</i> L.	II	+	+		+	+	+	
<i>S. neglectum</i> Beeby	II		+	+				
<i>S. probatovae</i> Tzvel.	II	+						
<i>S. rothertii</i> Tzvel.	II					+	+	
<i>S. stenophyllum</i> Maxim. ex Meinsh.	II						+	

<i>S. stoloniferum</i> (Graebn) Buch.-Ham. et Juz.	II				+	+		
Araceae								
<i>Acorus calamus</i> L.	III		+	+	+	+	+	
<i>Calla palustris</i> L.	III	+		+	+	+	+	
<i>Pistia stratiotes</i> L.	I		+					зачносное
Lemnaceae								
<i>Lemna aequinoctialis</i> Welv.	I						+	
<i>L. gibba</i> L.	I		+	+				
<i>L. japonica</i> Landolt	I						+	
<i>L. minor</i> L.	I	+	+	+	+	+	+	
<i>L. minuta</i> Humb., Bonpl. et Kunth	I		+					
<i>L. trisulca</i> L.	I	+	+	+	+	+	+	
<i>L. turionifera</i> Landolt	I			+	+	+		
<i>Spirodela polyrhisa</i> (L.) Schleid.	I		+	+	+	+	+	
<i>Wolffia arrhiza</i> (L.) Horkel ex Wimm.	I		+	+				

Примечания: I – гидрофиты, II – гелофиты, III – гигрогелофиты, А – Арктика, ЕЧ – европейская часть России, К – Кавказ, ЗС – Западная Сибирь, ВС – Восточная Сибирь, ДВ – Дальний Восток; «+» – вид известен на территории данного природного района; **КК РФ** – вид занесен в Красную книгу РФ (2008).

Указатель русских названий таксонов растений

А

Авран	210, 211, 315	Амбулия	207
Азолла	158, 325	Аммания	190, 192
Аир	252, 275, 276, 329	Апоногетон	234–236, 324
Альдрованда	186, 187, 308	Аргузия	203
Альтения	243, 244, 245	Арктофилла	270
Альтернатера	176, 177, 324		

Б

Бакопа	207, 324	Бодяк	37, 218, 217
Барклайя	163	Болотник	33, 41, 48, 108, 120, 129, 132, 205, 206, 207, 210, 229
Бекманния	37, 39, 269	Болотница	263, 280
Белокопытник	39, 217, 218	Болотноцветник	199, 200
Белокрыльник	18, 275, 276, 308, 315	Больбитис	154
Бергия	178	Бразения	162, 163
Бескильница	270	Бузульник	217, 218
Блисмус	263, 264	Бутерлак	190, 191, 192
Блошница	217, 218	Бушия	324, 173

В

Валериана	200, 201	Взморник	219, 246,
Валлиснерия	219, 228, 232, 233, 325	Виктория	163, 164
Вахта	200	Водокрас	30, 34, 39, 42, 84, 109, 219, 228, 229, 230, 231, 232, 308, 321, 324, 325, 329
Вейник	37, 182, 270	Водяная сосенка	214
Вербейник	183, 184, 188	Водяной орех	7, 34, 322, 327
Вероника	104, 108, 122, 210, 211	Вольфия	279
Вех	36, 39, 123, 195, 196, 315		

Г

Гельмголция	253	Гидролея	202
Гетерантера	253	Гидротрикс	253
Гетерозостера	246	Горец	33, 41, 43, 68, 177, 178, 309, 312, 318, 319
Гигрофила	214	Горичник	198
Гидрилла	324	Гренландия	238, 239
Гидроклейс	221, 222	Губастик	43, 209

Д

Двукисточник	270, 309, 312, 313	Дихелема	143
Деясил	321, 218	Дрепанокладус	144
Дербенник	36, 39, 190, 191, 192, 321, 322	Дудник	195, 196

Е

Евристефон	253	Ежеголовник	32, 30, 35, 36, 39, 41, 42, 51, 53, 68, 74, 84, 99, 109, 121, 294, 271, 273, 309, 312, 315
------------	-----	-------------	--

Ж, З

Жерушник	36, 85, 91, 180	Звербой	178
Занникеллия	219, 243, 244, 245, 309	Зюзник	37, 39, 203–205
Звездчатка	175		

И

Ива	37, 181–183	Ипомея	202
Инверсодикрея	189		

К

Кабомба	162, 324	Кипрей	39, 192, 193, 371
Калистегия	203	Клубнекамыш	36, 309, 315, 318, 319
Калужница	122, 169, 170, 173, 315, 321	Крапива	174, 175
Камыш	29, 35, 36, 39, 41, 42, 51, 309, 312, 315, 318, 319	Крестовник	216, 218, 321
Касатик	251, 252, 253, 321	Крипторина	274, 325, 324
Каулия	39, 34, 249, 250, 251, 309	Ксирис	265
Качим	175, 176	Кубышка	329, 29, 34, 68, 71, 163, 165, 166, 290, 308, 321
Кенигия	177, 178	Кувшинка	68, 99, 163, 164, 165, 308, 321
Киллинга	263		

Л

Лабазник	187, 188	Лимнохарис	221, 222
Ладонник	217	Лисохвост	39, 269, 270

Лампротамниум	138	Лихнотамнус	138
Лапчатка	37, 187, 188, 195	Лобелия	215
Лаудония	195	Лотос	7, 19, 42, 167, 168, 308, 320, 321
Лепилена	243	Лужница	208, 209
Лизихитон	277	Людвигия	192, 193, 324
Лилея	237	Лютик	6, 31, 33, 35, 36, 43, 51, 122, 170, 171, 169, 315
Лимнофила	207, 208		

M

Майяка	265, 266	Миддендорфия	190, 192
Манник	35, 36, 39, 54, 68, 85, 96, 329	Многокоренник	84, 293, 278, 279, 306, 308, 311, 318, 325
Маратрум	189	Молочай	185, 186
Мардания	266	Монохория	253, 254, 255, 256, 318
Марискус	263	Монция	175
Марсилия	155, 156, 325	Мшанка	175
Маршанция	140, 141	Мытник	209
Маундия	237	Мята	37, 39, 203, 204
Меч-трава	263, 264	Мятлик	37, 39, 51, 268, 269

N

Наумбургия	183, 184, 185	Нителла	136
Наяда	219, 309, 318, 324	Нителлопсис	138
Незабудка	202, 203		

O

Окопник	202, 203	Осока	36, 68, 259, 263, 265, 308, 309, 312, 313
Омежник	36, 85, 123, 124, 195, 196, 197, 315, 321	Осот	217, 218
Ондинея	163	Оттелия	228, 230, 231
Ортотилакс	253		

P

Пепельник	217	Поручейник	36, 39, 195, 197, 197, 315
Пилюлярия	156	Поручейница	36
Пистия	274, 275, 324	Посидония	248, 249
Повой	202, 203	Посконник	216, 217, 218
Повойничек	58, 38, 178–180, 308	Прибрежница	212
Подмаренник	201, 202	Прозерпинака	195
Подостемон	189	Псевдальтения	243

Полевица	36, 269, 270, 312	Пузырчатка	39, 43, 50, 121, 212, 213, 308, 309
Ползунок	174	Пырей	316, 270
Полушник	329	Пятичленник	318, 187
Понтедерия	150, 151		

P

Рдест	19, 317, 329, 94, 35, 39, 43, 48, 50, 51, 54, 68, 74, 83, 84, 99, 100, 104, 119, 122, 129, 289, 291, 292, 294, 156, 219, 238, 239–242	Роголистник	309, 312, 325, 327, 329, 30, 34, 35, 74, 82
Регнеллидиум	155, 157	Ротала	190, 191
Риччиокарп	141, 142	Руппия	242, 243
Риччия	39, 141, 142, 324, 325	Ряска	5, 30, 35, 278, 279, 308, 311, 312, 318, 324, 325, 329
Рогоз	5, 29, 35, 72, 73, 74, 82, 84, 85, 165, 271, 272, 275, 281, 288, 292, 294, 309		

C

Самолюс	183, 184	Солелюбка	228, 229, 230
Сабельник	31, 85, 109, 10, 118, 122, 187, 188, 307	Стрелолист	41, 42, 30, 84, 94, 112, 119, 295, 224, 227, 228, 281, 307, 308, 309, 312, 315, 317, 328
Сальвиния	308, 325, 34, 39, 157, 158	Сусак	31, 35, 39, 41, 29, 89, 104, 108, 129, 219, 220–221, 308, 311, 312, 315, 317, 318, 321, 322
Сердечник	180, 181	Сушеница	217,
Симфилокарпус	217	Схенус	264
Сисиринхия	251	Сцирпоидес	263
Ситник	37, 39, 234, 237, 238, 256–258, 261, 262, 265, 281	Сыть	263, 318, 319
Ситняг	329, 312, 315, 36, 85, 295, 155, 263,		

T

Такля	173	Трапелла	211, 212
Талассия	228, 229, 230	Трауфеттерия	174
Талассодендрон	245, 246	Тригонотис	203
Телиптерис	154, 155	Трижелезник	178, 179
Телорез	28, 34, 39, 42, 58, 30,	Триостренник	237, 238, 315

	83, 108, 112, 219, 228, 229, 230, 231, 274, 308, 312		
Тетронциум	237, 238	Тритурия	267
Тиллея	33, 185, 186	Трихостиха	188, 189
Тиселинум	195, 198, 199	Тростник	29, 34–36, 39, 85, 99, 100, 68, 72–74, 109, 110, 142, 165, 174, 217, 232, 251, 268– 270, 275, 288, 289, 291, 294, 309, 311, 312, 313, 315, 318, 320, 321
Толипелла	137	Тростянка	270
Толстянка	186	Турча	30, 183
У			
Уотсония	251	Уруть	308, 30, 41, 68
Ф			
Филидрелла	253	Филлоспадикс	246–248
Филидрум	252, 253	Фимбристилис	263
Филлантус	185	Фонгиналис	263, 324, 325, 82, 143, 263
Х			
Хамегигас	208	Хвостник	214, 215
Хара	39, 137, 138, 139, 309	Хвощ	22, 26, 35, 39, 68, 81, 84, 91, 100, 151–153, 280–282
Ц			
Цератоптерис	154, 155	Цимодоцея	245, 246
Цикногетон	237, 238	Цицания	7, 35, 263, 269, 316, 317, 327
Ч			
Частуха	30, 109, 224, 225, 308, 309, 318, 319, 321, 322, 329	Чистец	203, 204, 216, 321
Черёда	37, 216, 217, 218	Чихотник	216
Чилим	193, 308		
Ш			
Шелковник	18, 39, 41, 43, 50, 83, 111, 171–173, 281,	Шлемник	203–205, 321

Шерстостебельник 308, 329
266, 267
Шилолистник 180, 181

Шоллеропсис 252

Щ

Щавель 43, 177

Щитолистник 195

Э

Эвриала 163, 164

Элодея 30, 129, 292, 228, 23,
234, 308, 309, 311,
324, 329

Эйхорния 324, 253–255

Эхинодорус 223, 224, 323

Указатель латинских названий таксонов растений

A

Acorus 36, 276
Agrostis 36, 94, 269, 281
Aldrovanda 186, 187, 301, 302
Alisma 19, 61, 80, 84, 98, 115,
159, 160, 302, 307
Alopecurus 94, 269
Alternanthera 176, 243, 245

Ammania 192
Angelica 196
Aponogeton 160, 234, 263
Argusia 203
Azolla 158

B

Васопа 207
Barclaya 163, 164
Batrachium 18, 19, 50, 80, 92, 281,
285
Beckmannia 269, 295
Bergia 178, 192
Bidens 19
Blysmus 263

Bolbitis 154
Bolboschoenus 18, 36, 80, 93, 260,
262, 281, 282
Brachythecium 140
Brasenia 162, 301, 302, 304
Bryum 139, 145
Buschia 173
Butomus 31, 35, 41, 80, 93, 94,
115, 119, 219, 220,
282, 302

C

Cabomba 162, 284
Calamagrostis 270
Calla 31, 36, 116, 118, 276,
337
Calliargon 22, 80, 144, 145
Calliargonella 144
Callitriche 33, 41, 80, 116, 119,
160, 161, 205, 285,

Chara 9, 39, 79, 123, 135,
138, 139
Chiloscyphus 140
Cicuta 117, 121, 196, 332,
361
Cirriphyllum 140
Cirsium 217, 218
Cladium 80, 263, 301, 302,
336

	302, 332		
Caltha	36, 116, 121, 122, 169, 173, 283, 331	Comarum	31, 109, 116, 118, 122, 187, 331
Calystegia	203	Cotula	217
Cardamine	181	Crassula	186, 285
Carex	36, 93, 94, 115, 160, 259, 260, 281, 285, 335	Cratoneurum	140
Catabrosa	36, 270, 336	Cryptocoryne	274
Caulinia	34, 249–251, 283, 301, 302, 304, 335	Cyperus	263
Ceratophyllum	34, 79, 92, 93, 166, 167, 303, 330	Cycnogeton	237
Ceratopteris	154	Cymodocea	245
Chamaegigas	208		
D			
Dichelyma	143	Drepanocladus	139, 144, 145
E			
Echinodorus	224	Equisetum	35, 151–153, 263, 281, 282, 330
Eichornia	253	Eriocaulon	266, 267, 301, 302, 304, 336
Elatine	33, 58, 80, 160, 161, 179, 331	Eupatorium	217
Eleocharis	36, 80, 93, 160, 161, 285, 336	Euphorbia	149, 185, 186
Elodea	333	Euriale	163, 164, 302
Epilobium	192	Eurystemon	253, 281
F			
Filipendula	188	Fontinalis	143, 145
Fimbristylis	263		
G			
Galium	201	Gratiola	211
Geterozostera	246	Groenlandia	239, 333
Glyceria	35, 36, 54, 80, 93, 94, 270, 336	Gypsophila	176
Gnaphalium	80, 217		
H			
Halerpestes	174	Hydrocleis	34, 79, 92, 93, 109, 116, 120
Helmgoltzia	253	Hydrocotyle	195, 332
Heteranthera	253	Hydrolea	202
Hippuris	80, 214	Hydrothrix	253

Hottonia	183, 331	Hygrophila	214
Hydrilla	228, 234, 333	Hypericum	178
Hydrocharis	333		
<i>I</i>			
Inula	217, 218	Iris	36, 252, 335
Inversodicraea	189	Isoëtes	150, 301, 302, 330
Ipomoea	202		
<i>J</i>			
Juncus	90, 256, 258, 335		
<i>K</i>			
Koenigia	178	Kyllinga	263, 264, 336
<i>L</i>			
Lamprothamnium	136, 138	Littorella	80, 212, 302, 332
Laudonia	195	Lobelia	215, 285, 301, 302, 333
Lemna	34, 61, 79, 93, 116, 117, 130, 160, 277, 285, 302, 311, 327, 338	Ludvigia	192
Lepilaena	243	Lychnothamnus	136, 138
Ligularia	217, 218	Lycopus	80, 205
Lilaea	237	Lysichiton	276, 277
Limnocharis	222	Lysimachia	184
Limnophila	207	Lythrum	36, 80, 191, 332
Limosella	33, 80, 208, 332		
<i>M</i>			
Marathrum	109	Meziella	195
Marchantia	140, 145	Microsorium	154, 192
Mardannia	266	Middendorfia	192
Mariscus	263, 301, 302, 336	Mimulus	209, 283
Marsilea	21, 155, 284, 301, 302, 304, 330	Monochoria	253, 255, 335
Marsupella	140	Montia	175, 331
Maundia	237	Myosotis	203
Mayaca	266	Myosoton	176
Mentha	204	Myriophyllum	80, 92, 93, 116, 119, 160, 161, 195, 332
Menyanthes	31, 116, 118, 200, 332		
<i>N</i>			
Najas	19, 219, 249, 250, 311, 335	Nitellopsis	79, 136, 138
Naumburgia	184, 331	Nuphar	31, 34, 73, 74, 83–85, 92, 118, 130, 163,

Nelumbo	159, 167, 168, 284, 301, 302, 305, 330	Nymphaea	165 19, 31, 34, 61, 93, 116, 118, 128, 130, 131, 159, 160–164, 330
Nitella	79, 135, 136	Nymphoides	160, 161, 199, 222, 332
O			
Oenanthe	36, 80, 85, 94, 117, 124, 196, 332	Orthotilax	253
Ondinea	163	Ottelia	228, 229, 333
P			
Pedicularis	209, 229	Poa	80, 268, 269, 285, 336
Penthorum	187	Podostemon	189
Peplis	192	Polygonum	80, 177, 178, 310, 331
Petasites	217, 218	Pontederia	253, 283, 285, 335
Phalaroides	80, 270	Posidonia	248
Philydrella	253	Potamogeton	19, 34, 50, 54, 61, 80, 93, 116, 119, 122, 160, 161, 285, 302, 310, 311, 333
Philydrium	253	Potentilla	80, 187
Phragmites	35, 58, 73, 80, 93, 94, 110, 310, 337	Proserpinaca	195
Phyllanthus	185	Pseudalthenia	243
Phyllospadix	246, 335	Ptarmica	216
Pilularia	80, 156	Puccinella	270
Pistia	58, 274, 283, 337	Pulicaria	80, 217, 218
R			
Ranunculus	31, 33, 80, 117, 122, 170, 171, 283, 331	Rorippa	36, 80, 94, 180, 331
Regnellidium	157	Rotala	192
Riccia	22, 79, 80, 141, 145	Rumex	80, 177, 331
Ricciocarpos	141, 145	Ruppia	19, 242, 285, 334
S			
Sagina	175	Sium	18, 36, 80, 197, 332
Sagittaria	31, 35, 41, 42, 80, 93, 94, 112, 119, 224, 302, 333	Sonchus	217, 218
Salix	37	Sparganium	19, 34, 42, 53, 80, 93, 94, 116, 121, 130, 160, 271, 273, 281,

Salvinia	21, 34, 79, 154, 157, 159, 330	Sphagnum	285, 302, 337 142, 145
Samolus	184	Spirodela	93, 79, 279, 327, 338
Scholleropsis	253	Stachys	80, 203
Scirpoides	152, 263	Stellaria	175
Scirpus	35, 73, 80, 93, 94, 116, 130, 160, 285, 336	Stratiotes	34, 58, 79, 94, 112, 16, 120, 219, 228– 230, 274, 281, 282, 333
Scolochloa	270, 337	Subularia	331, 181
Scutellaria	80, 205	Symphyllocarpus	217
Senecio	216, 218	Symphytum	203
Sisyrinchium	251		
T			
Tephrosieris	217	Trautvetteria	174
Tetroncium	237, 238	Triadenum	178
Thacla	173, 331	Trichosticha	189
Thalassodendron	245	Triglochin	237, 238
Thelypteris	155, 330	Trigonotis	203
Thyselimum	198	Trithuria	267, 268
Tolipella	135	Tyllaea	186
Trapa	34, 193, 194, 238, 285, 332	Typha	18, 19, 35, 58, 61, 73, 80, 93, 94, 130, 159, 160, 271, 272, 281, 285, 302, 310, 337
Trapella	211, 301, 332		
U			
Urtica	174, 282	Utricularia	34, 79, 80, 93, 94, 116, 121, 160, 161, 212, 213, 285, 333
V			
Valeriana	204	Veronica	80, 105, 117, 123, 210, 332
Vallisneria	219, 228, 229, 233, 333	Victoria	163
W			
Watsonia	251	Wolffia	338, 279, 282, 283
X			
Xyris	265		
Z			
Zannichellia	19, 219, 243, 244, 283, 302, 335	Zostera	285, 344
Zizania	35, 268, 323, 337		

Содержание

Предисловие	3
Введение в гидрботанику	4
История развития гидрботаники.....	4
Методология и основные направления исследований.....	16
Гидрботаника как наука.....	16
Общие понятия и термины гидрботаники.....	20
Глава 1. Растения вод как предмет изучения гидрботаники	
1.1. Классификации экологических групп растений вод.....	27
1.2. Методика сбора и техника гербаризации водных растений....	40
1.3. Особенности изучения флоры водоемов и водотоков.....	45
1.4. Анализ флоры.....	52
Глава 2. Методы изучения растительности водных экосистем	
2.1. Полевые методы изучения растительности.....	63
2.2. Методы классификации водной растительности.....	78
2.3. Продукция и деструкция водных растений.....	89
2.3.1. Основные понятия продукционной гидрботаники.....	89
2.3.2. Методика изучения фитомассы.....	91
2.3.3. Способы расчета фитопродукции.....	95
2.3.4. Методы изучения деструкции макрофитов.....	98
Глава 3. Жизненные формы водных растений	
3.1. Жизненная форма и связанные с ней понятия.....	104
3.2. Классификации жизненных форм растений.....	113
3.3. Проблема эволюции жизненных форм водных макрофитов.....	125
Глава 4. Разнообразие водных макрофитов	
4.1. Криптогамные макрофиты вод.....	133
Отдел харовые водоросли.....	135
Отдел моховидные.....	139
4.2. Сосудистые водные макрофиты вод.....	148

4.2.1. Высшие споровые растения вод.....	150
Отдел плауновидные.....	150
Отдел хвощевидные.....	151
Отдел папоротниковидные.....	153
4.2.2. Цветковые растения.....	159
Класс двудольные. Семейство кабомбовые.....	162
Семейство кувшинковые.....	163
Семейство роголистниковые.....	166
Семейство лотосовые.....	167
Семейство лютиковые.....	169
Семейство крапивные.....	174
Семейство портулаковые.....	175
Семейство гвоздичные.....	175
Семейство амарантовые.....	176
Семейство гречишные.....	177
Семейство зверобойные.....	178
Семейство повоиничковые.....	178
Семейство капустные.....	180
Семейство ивовые.....	181
Семейство первоцветные.....	183
Семейство молочайные.....	185
Семейство толстянковые.....	186
Семейство росянковые.....	186
Семейство пятичленниковые.....	187
Семейство розоцветные.....	187
Семейство подостемовые.....	188
Семейство дербенниковые.....	190
Семейство кипрейные.....	192
Семейство водноореховые.....	193

Семейство сланоягодниковые.....	194
Семейство сельдереевые.....	195
Семейство вахтовые.....	199
Семейство валериановые.....	201
Семейство мареновые.....	201
Семейство водолистниковые.....	202
Семейство вьюнковые.....	202
Семейство бурачниковые.....	203
Семейство губоцветные.....	203
Семейство болотниковые.....	205
Семейство норичниковые.....	207
Семейство трапеллевые.....	211
Семейство пузырчатковые.....	212
Семейство акантовые.....	213
Семейство хвостниковые.....	214
Семейство лобелиевые.....	215
Семейство астровые.....	216
Класс однодольные. Семейство сусаковые.....	220
Семейство частуховые.....	220
Семейство лимнохаросовые.....	221
Семейство водокрасовые.....	228
Семейство апоногетоновые.....	234
Семейство рдестовые.....	238
Семейство руппиевые.....	242
Семейство занникеллиевые.....	243
Семейство цимодеевые.....	245
Семейство взморниковые.....	246
Семейство посидониевые.....	248
Семейство наядовые.....	249

Семейство касатиковые.....	251
Семейство филидровые.....	253
Семейство понтедериевые.....	253
Семейство ситниковые.....	256
Семейство сытевые.....	259
Семейство ксирисовые.....	265
Семейство коммелиновые.....	265
Семейство майяковые.....	266
Семейство эриокаулоновые.....	266
Семейство гидателловые.....	267
Семейство мятликовые.....	268
Семейство рогозовые.....	271
Семейство ежеголовниковые.....	273
Семейство ароидные.....	273
Семейство рясковые.....	277
Глава 5. Роль водных растений в функционировании водных экосистем	286
Глава 6. Проблемы охраны водных растений	299
Глава 7. Прикладная гидрботаника	306
7.1. Индикационные возможности водных макрофитов.....	306
7.2. Значение водной растительности в рыбоводстве.....	309
7.3. Кормовые и ядовитые растения мелководий.....	312
7.4. Сорняки рисовых полей.....	318
7.5. Декоративные растения и интродукция водных макрофитов....	320
7.6. Аквариумные растения.....	323
Приложение 1. Водная флора России.....	330
Указатель русских названий таксонов растений.....	339
Указатель латинских названий таксонов растений.....	344

Вера Валентиновна Соловьева

Александр Григорьевич Лапиров

ГИДРОБОТАНИКА

Учебное пособие

Главный редактор О.И. Сердюкова

Подписано к печати 01.03.2013. Формат 60x84 1/16

Объем 44,25 п.л.

Бумага ксероксная. Печать оперативная. Тираж 300 экз. Заказ №

Издательство ПГСГА:

443099, г. Самара, ул. М.Горького, 65/67

Тел. (846) 333-27-27

Отпечатано в типографии «ПОРТО-ПРИНТ»

г. Самара, ул. Песчаная, 1, офис 325

Тел: 277-17-25

Для заметок