

УДК 581.526.3

Д.А. Дурникин

Проблемы выделения жизненных форм у водных растений и пути их преодоления

D.A. Durnikin

The Problems to Select Life Forms among Aquatic Plants and Ways to Overcome them

Рассмотрена история изучения жизненных форм водных растений, проанализированы различные подходы и трудности при их выделении, предложены пути решения проблем.

Ключевые слова: жизненные формы, классификации, водные растения, приспособления.

The author considers a history of the studying the life forms of aquatic plants and the different approaches and difficulties in their allocation and suggests ways to solve these problems.

Key words: life forms, classification, aquatic plants, devices.

Классификация жизненных форм сосудистых водных растений является предметом острых дискуссий. В отношении данной экологической группы растений это самый сложный и запутанный вопрос. В некотором смысле он зашел в логический тупик и не находит удовлетворительного решения. Об этом свидетельствует громоздкая терминология, на что неоднократно обращалось внимание в научных работах [1–9].

Попытки создания «универсальной» системы жизненных форм водных растений привели к тому, что в настоящее время их классификаций гораздо больше, чем классификаций жизненных форм наземных экосистем. Это связано с тем, что при создании классификаций водных и прибрежно-водных растений часто используют разные подходы, они характеризуются излишней дробностью, что мешает делать выводы достаточно достоверными или недостоверными со статистической точки зрения. Если классификации жизненных форм наземных растений уже длительное время строятся преимущественно на эколого-морфологической основе, то при формировании классификаций водных и прибрежно-водных растений до сих пор продолжают применяться также еще аутэкологический, типологический и даже физиономический подходы. Существуют многочисленные варианты в пределах каждого из этих основных подходов (аутэкологическая классификация может базироваться на отношении растений как к водному или воздушному режиму, так и к тепловому или солевому). Кроме того, классификации могут быть как иерархическими, так и неиерархическими, а разные уровни иерархических классификаций могут выделяться на основе разных подходов и их вариантов. Это разнообразие классификаций дает известную путаницу и отсутствие возможности сравнивать те

или иные выборки жизненных форм различных территорий [7].

Кроме того, было предложено большое число разных понятий, так или иначе связанных с изучением внешнего вида растений, например: онтобиоморфа, биоморфа, биологический тип, ценобиоморфа, экобиоморфа, габитус, эпиморфа, основная, гаметическая, фенобиоморфа, экоморфа, расселительная жизненная форма, форма роста и т.д. Причем многие из этих терминов могут рассматриваться как в узком, так и в широком смыслах [8].

В целом, история изучения жизненных форм водных и прибрежно-водных растений связана с исследованием биоморф наземных растений. При этом выделяют, как правило, три направления: физиономическое, экологическое и сравнительно-морфологическое. В этих направлениях работали многочисленные отечественные и зарубежные ботаники, в том числе и с водными и прибрежно-водными растениями. Например, Е. Варминг [10] в общей классификации жизненных форм выделяет группировки не прикрепленных к грунту (гидрохариты) и настоящих водных растений, прикрепленных к грунту. Последние он дифференцирует на нерейды (растительность каменистых грунтов – бурые водоросли) и энотиды (растительность пресных водоемов). Группировки, образованные *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Butomus umbellatus* L. и другими воздушно-водными растениями, он относит к водно-болотным.

Н. Gams [11] разделяет водные растения на плавающие, прикрепленные и укорененные. Последние он дифференцирует на классы гидрокриптофитов с вегетирующими органами в воде и амфикриптофитов с вегетирующими земноводными органами.

Известна также классификация Б.А. Федченко [12]. Он выделил следующие группы: земноводные растения (*Typha latifolia* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. и другие воздушно-водные); укореняющиеся на дне водоемов, но с плавающими на поверхности листьями (*Nuphar lutea* (L.) Smith, *Potamogeton natans* L.); полностью погруженные, укореняющиеся (большинство видов *Potamogeton pectinatus* L., *P. perfoliatus* L., *Najas marina* L., *Myriophyllum spicatum* L.); свободно плавающие на поверхности воды, не связанные с грунтом (*Lemna minor* L., *Hydrocharis morsus-ranae* L.); неукореняющиеся и полностью погруженные в воду (*Utricularia vulgaris* L., *Ceratophyllum demersum* L.).

В.М. Каганская [13] выделила группы гидрофитов погруженных и плавающих. Воздушно-водные формы она относит к отдельной группе гелофитов. Кроме того, исследователь дифференцирует группу приземистых растений – *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult., *Ranunculus reptans* L., *Callitriche palustris* L., характеризую их отдельно.

Б.Ф. Свириденко [4; 5] подходит к экобиоморфам водных растений как к адаптационным системам, содержанием которых являются структурные и физиономические особенности. Этот автор предлагает неоправданно усложненную и трудновоспринимаемую многоступенчатую, иерархическую классификацию (тип, подтип, класс, группа, секция), в которой экобиоморфа – элементарная единица. На основании изучения флоры водоемов Северного Казахстана он выделил 55 экобиоморф, которые представлены нередко всего одним видом.

Существуют и другие классификации, предложенные Г.И. Поплавской [14], А.П. Шенниковым [15], И.Л. Кореляковой [16], А.П. Белавской и Т.Н. Кутовой [17], Н.П. Савиных [8].

При всех достоинствах рассмотренных классификаций жизненных форм водных растений их объединяет общий недостаток – излишняя статичность, недооценка фактора лабильности водной среды, особенно в новейших классификациях. Интересна классификация, предложенная С. Нејну [18]. Впервые в России она была использована сотрудниками лаборатории высшей водной растительности Института биологии внутренних вод РАН [19; 9; 20]. В дальнейшем на подобную систему опирался И.Ю. Ершов при изучении флоры озер Валдайской возвышенности [21]. Достоинство этой классификации заключается в том, что она основывается на таком фундаментальном признаке, как динамический фактор в развитии водных растений. В своей работе С. Гейни описал ряд экологических типов этих растений. Критерием при выделении экотипов (далее будем называть их экобиоморфами) являются адаптации водных растений к смене экофаз в водоемах в течение года. Но гидрологический режим большинства водоемов

отличает динамичность не только в течение года, но и по годам. В соответствии с этим С. Гейни выделил основные экофазы: глубоководную, мелкоководную, болотную и наземную. Их названия – гидрофаза, лимнофаза, лимозная и террастральная фазы. Данный автор описал экопериоды и экоциклы в развитии водных, прибрежно-водных и болотных растений, связанные чаще с цикличностью климата, а для искусственных водоемов – с особенностями регулирования гидрологического режима.

Применительно к целям биоморфологического анализа флоры чаще всего используются классификации жизненных форм К. Раункиера [22] и И.Г. Серебрякова [23; 24]. Классификация жизненных форм К. Раункиера получила широкую известность в нашей стране после выхода учебника А.П. Шенникова «Экология растений» [15], где она была приведена в самом общем виде. К сожалению, обе классификации не охватывали водные растения. Попытку детального дополнения классификации К. Раункиера водными растениями предприняли в 1967 г. Н. Ellenberg и D. Mueller-Dombois [25]. Но и эта детализированная классификация больше вызвала вопросов, чем дала ответов, особенно в плане применения тех или иных терминов, и в дальнейшем не использовалась.

И.Г. Серебряков в качестве самых крупных категорий жизненных форм (отделов) рассматривает: 1) наземные и эпифитные древесные растения; 2) полудревесные растения; 3) наземные травы; 4) водные травы. Отдел «водные травы» включает два типа – земноводные травы и плавающие и подводные травы. Для первых трех отделов классификации была дана дальнейшая детализация, а для отдела «водные травы» ее нет.

Попытка подробного рассмотрения классификаций жизненных форм водных растений применительно к целям сравнительно-флористического анализа была сделана А.В. Щербаковым [6; 7].

В своей классификации он (в отличие от И.Г. Серебрякова) под земноводными подразумевает растения, которые могут пройти весь свой жизненный цикл по типу как истинно-водного, так и наземного растения (например, *Persicaria amphibia* (L.) S.F.Gray, *Callitriche palustris* L., *Elatine hydropiper* L.). При этом земноводные в совокупности с истинно-водными (гидрофитами) образуют «водное ядро» флоры. В составе флоры водоемов «водное ядро» при достаточной логике рекомендовано анализировать отдельно. Кроме того, этот автор полагает, что классификация И.Г. Серебрякова в части наземных травянистых растений вполне достаточно и адекватно охватывает прибрежно-водные и заходящие в воду растения и при эколого-биоморфологическом анализе для этих групп может использоваться без каких-либо изменений [6].

Анализ многочисленных классификаций жизненных форм растений показал, что существует ряд

проблем, с которыми в той или иной степени придется столкнуться, рассматривая структуру водной флоры. По нашему мнению, при использовании той или иной классификации необходимо выполнять ряд требований.

1. Обязательное ознакомление с первоисточником. Это поможет избежать путаницы при использовании тех или иных терминов и даст возможность сравнивать полученную информацию с данными по другим территориям. Кроме того, необходима «расшифровка» всех терминов, применяемых исследователем, т.е. что именно (в каком объеме) понимается под тем или иным понятием.

2. При сравнительном изучении водных флор нецелесообразно использовать дробный вариант классификации. Это приведет к выделению большого числа экобиоморфологических групп, как правило, содержащих весьма небольшое число видов, что делает сопоставление подобных данных статистически мало достоверным. Например, нет смысла использовать в сравнительной флористике такой вариант жизненной формы, как *Sagittaria sagittifolia* – поликарпик; вегетативный однолетник явнополицентрический с полной явной специализированной морфологической дезинтеграцией, столонно-клубневой, с полурозеточными моноциклическими монокарпическими ортотропными побегами, тремя генерациями листьев: подводными, плавающими и надводными, симподиально-полурозеточный; геофит [8]. Такой подход к характеристике биоморф позволит в большей степени сравнивать габитус близкородственных таксонов или поможет при сравнении биоморф водных (или прибрежно-водных) и наземных растений.

3. Необходимо принимать во внимание и тот факт, что у водных растений в зависимости от условий обитания может происходить разное течение онтогенеза, формирование габитуса, даже в пределах региональной водной флоры. Например, *Veronica anagallis-aquatica* в стоячей воде развивается по типу однолетника-поликарпика, а на перекатах – как однолетник-монокарпик. Иногда вид может образовывать разные жизненные формы не только в различных частях ареала, но и в пределах одной флоры и даже одного клона. Так, К. Раункяер [22] приводит пример тростника (*Phragmites australis*), клон которого, объединенный системой корневищ, находится

у берега водоема. При этом часть клона находится на берегу и с формальной точки зрения должна быть отнесена к геофитам, а часть – в прибрежной зоне, где она произрастает на водопокрытом грунте, следовательно, должна быть отнесена к гелофитам [26]. По классификации К. Раункяера, наземная форма *Polygonum amphibium* (var. *terrestre* Leyss.) является геофитом, а водная (var. *natans* Leyss.) – гидрофитом. *Rorippa palustris* в среднерусской флоре может быть и однолетником (и тогда – терофитом), и двулетником (и тогда – гемикриптофитом). Другой интересный пример: *Zannichellia palustris* L. в водоемах степной и лесостепной зон Западной Сибири – укореняющийся однолетник. Доминирует такая жизненная форма в условно-пресных или солоноватых пересыхающих водоемах. В европейской же части России занникелля болотная указывается как многолетнее растение [27] и имеет жизненную форму «укореняющийся, длиннокорневищный поликарпик».

4. Выбор той или иной классификации жизненных форм зависит от поставленной цели и решаемых задач. Для целей сравнительного флористического анализа подходят эколого-морфологические классификации жизненных форм, но при этом из-за небольшого видового богатства собственно гидрофитов флоры не следует увлекаться их наиболее дробными вариантами.

5. Построение единой эколого-морфологической классификации для водных растений с одной стороны и прибрежно-водных растений с другой вряд ли целесообразно, это только приведет к путанице и невозможности сравнивать с другими данными. При этом в классификации прибрежно-водных растений необходимо отметить факультативные виды прилегающих экотопов.

В целом, жизненные формы водных и прибрежно-водных растений изучены еще недостаточно, что существенно сдерживает исследования этого интересного компонента водоемов. От состава жизненных форм зависят структура и динамика сообществ, он определяет обмен вещества и энергии в экосистеме, размеры продукции органического вещества и в конечном итоге накопления биомассы. Поэтому жизненные формы входят в область интересов многих разделов ботаники, а их изучение способствует развитию представлений о биологии видов и их роли в экосистемах.

Библиографический список

1. Барсемян А.М. Водно-болотная флора и растительность Армении : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Ереван, 1982.
2. Барсемян А.М. Водно-болотная растительность Армянской ССР. – Ереван, 1990.
3. Доброхотова К.В., Ролдугин И.И., Доброхотова О.В. Водные растения. – Алма-Ата, 1982.
4. Свириденко Б.Ф. Жизненные формы цветковых гидрофитов Северного Казахстана // Бот. журн. – 1991.
5. Свириденко Б.Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. – Омск, 2000.
6. Щербаков А.В. Флора водоемов Московской области : дис. ... канд. биол. наук. – М., 1991.

7. Щербаков А.В. Классификации жизненных форм и анализ информации по региональным флорам водоемов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – М., 1994.
8. Савиных Н.П. О жизненных формах водных растений // Гидробиотаника: методология, методы : материалы школы по гидробиотанике. – Борок, 2003.
9. Краснова А.Н. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоемов Северо-Двинской водной системы. – Рыбинск, 1999.
10. Варминг Е. Экологическая география растений. – М., 1902.
11. Gams H. Prinzipienfragen der vegetationsforschung // Vierteljahrsschr naturforsch gesellsch. – Zürich, 1918.
12. Федченко Б.А. Высшие растения // Жизнь пресных вод. – М., 1949.
13. Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. – Л., 1981.
14. Поплавская Г.И. Экология растений. – М., 1948.
15. Шенников А.П. Экология растений. – М., 1950.
16. Корелякова И.Л. Водная растительность русла и водоемов дополнительной системы верхнего течения Днепра // Укр. бот. журн. – 1963.
17. Белавская А.П., Кутова Т.Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. – М. ; Л., 1966.
18. Hejny S. *Okologiske charakteristik der wasser und sumpfpflansen in den slovakischen tiefebene.* – Bratislava, 1960.
19. Краснова А.Н. Гидрофильная флора техногенно трансформированных водоемов Европейской России (на примере Северо-Двинской водной системы) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1996.
20. Кузьмичев А.И., Краснова А.Н. Миниатюрные травы отmelей. К структуре и истории формирования флористического комплекса пойменного наноэфмеретума // Биология внутр. вод. – 2001.
21. Ершов И.Ю. Фитоценосистемы озер Валдайской возвышенности. – Рыбинск, 2002.
22. Raunkiaer C. *The life forms of plants and statistical plant geography.* – Oxf., 1934.
23. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М., 1962.
24. Серебряков И.Г. Жизненные формы растений и их изучение // Полевая геоботаника. – М. ; Л., 1964.
25. Ellenberg H., Mueller-Dombois D. *A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions* // Ber. Geobot. Inst. ETH, Staftung Rübel., 1967.
26. Щербаков А.В. Изучение и анализ региональных флор водоемов // Гидробиотаника: методология, методы : материалы школы по гидробиотанике. – Борок, 2003.
27. Цвелёв Н.Н. Порядок наядовые (*Najadales*) // Жизнь растений. – М., 1982.