

Д.А. Дурникин

Жизненные формы водных растений юга Обь-Иртышского междуречья

D.A. Durnikin

Vital Forms of Aquatic Plants in the South Part of Ob-Irtyshs Interfluve

Рассмотрены жизненные формы водных растений, проанализированы различные подходы и трудности при их выделении, предложены пути решения проблем.

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

The study focuses on the vital forms of aquatic plants, analyzes different approaches and difficulties in their allocation, suggest ways to solve problems.

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

Жизненные формы водных и прибрежно-водных растений изучены еще недостаточно, что существенно сдерживает исследования этого интересного и малоизученного компонента водоемов. От состава жизненных форм зависит 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 представляют область интересов многих разделов ботаники, а их изучение способствует развитию представлений о биологии видов и их роли в экосистемах.

Для определения жизненных форм нами использованы наблюдения живых растений во время полевых исследований, а также гербарные материалы. Кроме этого, использовались описания видов из литературных источников [1–3].

За основу нашей классификации мы принимали несколько измененную и упрощенную классификацию И.Г. Серебрякова [4–5]. Для задач работы варьирование жизненных форм видов в деталях не рассматривалось. Выделены лишь основные акценты, позволяющие оценить распространение экобиоморф гидрофильных видов растений на изученной территории. В разработанной классификации к травам относим споровые растения, земноводные травы представлены воздушно-водными растениями и растениями уреза воды (гидрогигрофитами), а также изредка факультативно встречающимися на водопокрываемых грунтах растениями сырых местообитаний (гигрофиты и гигромезофиты).

Спектр жизненных форм растений исследованной территории представлен в таблице, из которой видно, что у земноводных и водных трав преобладают

многолетники, которые составляют соответственно 85,7 и 75,8%. Это связано с тем, что большинство земноводных трав эволюционно приспособлены к интенсивному использованию ресурсов почвогрунтовой среды – минеральных и органических соединений. Кроме этого, данная среда служит местом расположения почек возобновления, а также она позволяет побеговой и корневой системам выполнять опорную функцию.

Преобладающее количество многолетних растений среди водных трав можно объяснить тем, что все же большинство этих растений являются вегетативно подвижными видами, а значит, способными свободно перемещаться по поверхности воды, в ее толще благодаря ветрам и течениям. Кроме этого, они могут образовывать перемещающиеся в толще воды вегетативные диаспоры (турионы), а также захватывать пространства вегетативными органами (ползучими побегами, столонами, длинными корневищами). Обилие длиннокорневищных (25,8%) и турионообразующих (24,1%) растений среди водных трав связано еще и с относительной гомогенностью водной среды и водопокрываемых грунтов. В этих условиях конкурентно важнее оказывается захват нового участка, а не удержание ранее завоеванного.

Несмотря на то, что как у земноводных, так и у водных трав преобладают многолетники, у водных растений соотношение однолетних к многолетним все же несколько выше и составляет 1 : 4 (у земноводных – 1 : 7). Возможно, это связано с тем, что водные однолетники лишь на время захватывают какой-либо участок временного экотопа. Способность пройти на освободившемся участке поверхности водопокрываемого или переувлажненного местообитания свой

жизненный цикл вне зависимости от погодных условий дает этим растениям некоторые дополнительные конкурентные преимущества. Интересен тот факт, что на исследованной нами территории некоторые виды, такие как *Zannichellia palustris*, *Z. repens*, являются укореняющимися однолетниками. Доминирует такая жизненная форма в условно-пресных или солоноватых пересыхающих мелководных водоемах, как правило, небольших озерах. В малых же реках, ручьях, на течение занникелия остается многолетником. В европейской части России занникелия болотная указывается как многолетнее растение. Информация о том, что некоторые занникелиевые при определенных экологических условиях могут быть однолетниками, встречается и в других литературных источниках [7–8].

Кистекорневые растения в исследованной флоре немногочисленны и представлены у земноводных трав 7 видами (6,2%), а у водных – 10 видами, что составляет 17,2%. Это растения, система главного корня которых отмирает более или менее рано в онтогенезе и во взрослом состоянии функционирует лишь система стеблеродных (придаточных) корней [4]. Это, как правило, «сидячие» растения, обладающие весьма слабо выраженной способностью к вегетативному распространению: *Alisma gramineum*, *A. lanceolatum*, *A. plantago-aquatica*, *Caltha palustris*, *Ranunculus polyphyllus*, *R. radicans*, *Rorippa palustris*. У водных трав кистекорневые представлены *Potamogeton berchtoldii*, *P. compressus*, *P. friesii*, *Batrachium aquatile*, *Utricularia vulgaris* и др.

Группа короткокорневищных также немногочисленна и представлена только у земноводных трав, включает 8 видов (7,1%). Это формы экологически и морфологически близкие к предыдущей группе. Во взрослом состоянии они обычно лишены системы главного корня и живут за счет вторичной корневой системы. Представителями этой группы являются *Triglochin maritimum*, *Butomus umbelatus*, *Scirpus radicans*, *Carex atherodes*, *Acorus calamus*, *Parnassia palustris* и др.

Водоемы, расположенные внутри континента с сухими и холодными зимами, покрываются льдом, и поэтому особо ценной оказывается способность водных растений образовывать турионы. Эволюционное приспособление к турионообразованию дает водным растениям ряд несомненных конкурентных преимуществ. В первую очередь это связано с тем, что благодаря турионам растения не только благополучно перезимовывают (*Ceratophyllum demersum*, *C. submersum*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza* и др.), но и успешно расселяются. Ярким примером таких вегетативно малоподвижных (но эффективно передвигающихся с помощью течений) растений являются представители *Potamogetonaceae* – *P. pusillus*, *P. rutilus*, *P. obtusifolius*, *P. natans*, *P. compressus*, *P. friesii* и др. Еще одно немаловажное

преимущество турионообразующих растений связано с тем, что в условиях насыщенной жизнью водной среды семенное размножение оказывается иногда недостаточно эффективным. Кроме того, запас питательных веществ в семенах и темпы их утилизации при образовании проростка оказываются ниже, чем в турионах. Данное обстоятельство имеет огромное значение в гидрофитоценозах, где основным лимитирующим фактором является свет. Темпы выноса вегетативных органов в достаточные по освещению участки водной толщи для сосудистых водных растений в связи с конкуренцией за свет с фитопланктоном оказываются критически важными для выживания побегов, и в этом случае способность к турионообразованию дает обладающим этим качеством видам дополнительные конкурентные преимущества [9].

Рыхлокустовые и плотнокустовые многолетники отмечены только у земноводных трав. Плотнокустовые представлены растениями, у которых в основании каждого ортотропного монокарпического надземного побега образуется зона укороченных междоузлий с расположенными на ней почками возобновления и стеблеродными корнями. Вегетативно эти растения почти неподвижны и неспособны к вегетативному размножению и расселению. К ним относятся 10 видов – *Puccinellia dolicholepis*, *Carex appropinquata*, *C. canescens*, *C. cespitosa*, *Juncus conglomerates* и др. Рыхлокустовые растения представлены более многочисленной группой (20 видов), что составляет 18,3% от всех земноводных трав. Наибольшее количество таксонов этой группы растений – представители *Сурегасеае* (10 видов), *Јuncасеае* (5) и *Роасеае* (4).

У столонообразующих многолетников резко выражена способность к вегетативному размножению посредством образования столонов. Эта группа немногочисленна (6 видов) и представлена двумя водными травами (*Stratiotes aloides*, *Hydrocharis morsus-ranae*) и четырьмя земноводными (*Sagittaria sagittifolia*, *S. natans*, *S. trifolia*, *Agrostis stolonifera*).

Ползучие водные и земноводные травы также немногочисленны (всего 8 видов) и представлены у земноводных *Blysmus rufus*, *R. repens*, *R. reptans*, *Veronica anagallis-aquatic*, *V. beccabunga*, а у водных трав – *Hydrilla verticillata*, *Batrachium circinatum*, *Ranunculus natans*. Это многолетние травы, все побеги которых растут по поверхности грунтов или почв, регулярно образуя стеблеродные корни. Как и столонообразующие, ползучие многолетники рано теряют систему главного корня, поэтому у них сильно развиты вегетативное распространение и размножение.

Клубнеобразующие многолетники в группе земноводных трав обладают специализированными органами – клубнями, как правило, корневого происхождения, часто выполняющими и функцию вегетативного размножения. Таких растений всего три,

это представители рода *Bolboschoenus*: *B. maritimus*, *B. planiculmis*, *B. popovii*.

Интересен единственный представитель земноводных трав, который отнесен нами к стержнекорневым многолетникам – *Rumex aquaticus*. У этого растения в течение всей жизни сохраняется стержневой главный корень, нередко значительной длины, с системой боковых корней, при этом стеблеродные корни (стеблевое окоренение) отсутствуют или выражены слабо. Это вегетативно неподвижное и неспособное к вегетативному размножению растение.

В группе водных трав частично гетеротрофные виды представлены видами из семейства *Lentibulariaceae* – *Utricularia vulgaris*, *U. intermedia* и *U. minor*, а листцевые – *Lemnaceae* (*Lemna minor*, *L. trisulca*, *L. turionifera*, *Spirodela polyrrhiza*).

В группу кустарников входят представители семейства *Salicaceae*: *Salix rosmarinifolia*, *S. triandra* и *S. viminalis*. Все вышеупомянутые ивы были обнаружены на водопокрытых грунтах в большинстве случаях на лотических водоемах (реки Барнаулка, Касмала, Кулунда, Бурла, Карасук). При этом все фенологические фазы проходили именно на водопокрытых грунтах, поэтому данные растения мы вносили в списки, осознавая, конечно, что это факультативные включения.

Своеобразно заселяются возникающие в процессе постоянного смещения уреза воды новые экологические ниши. В текучих (лотических) водоемах ввиду крутизны береговых склонов водные и береговые экотопы предельно сжаты. Здесь некоторое конкурентное преимущество начинают получать те виды, которые мало вегетативно подвижны или вегетативно неподвижны вообще. При этом они обладают хорошей способностью удерживать за собой участок поверхности в месте произрастания. Но все же мало-вегетативноподвижных видов (рыхлокустовых) здесь больше, чем вегетативно неподвижных (плотнокустовых). Земноводных и водных однолетников в таких экотопах также мало. В лентических же водоемах (как правило, стоячие озера), где берега пологие, в результате летнего испарения воды площадь зеркала значительно уменьшается. При этом освобождаются «бывшие» мелководья и появляются новые, довольно большие по площади. В данном случае конкурентное преимущество получают уже виды высокоподвижные, с высокой конкурентоспособностью. Это многолетние длиннокорневищные, столонообразующие, ползучие земноводные травы. Здесь же активно начинают заселять возникшие экологические ниши водные и земноводные однолетники. Подобный сценарий заселения экологических ниш можно наблюдать на песчаных и илисто-песчаных косах крупных рек, например Оби, после спада паводковых вод, как правило, в конце июня – середине июля. Группу вегетативноподвижных жизненных форм у земноводных трав составили

длиннокорневищные, столонообразующие и ползучие растения, у водных трав – столоноклубневые, столонообразующие, длиннокорневищные, ползучие и листцевые. Вегетативномалоподвижные земноводные травы включили следующие жизненные формы: кистекорневые, короткорневищные, рыхлокустовые, плотнокустовые, клубнеобразующие, стержнекорневые, у водных трав – это кистекорневые, турионообразующие и частично гетеротрофные растения.

При рассмотрении спектра жизненных форм в составе ботанико-географических районов юга Обь-Иртышского междуречья наблюдается закономерность уменьшения количества подвижных и малоподвижных форм от лесостепных районов к степным. Показатели спектра жизненных форм в подзоне северной лесостепи ниже, чем в южной. Это, на наш взгляд, связано с тем, что исследованиями охвачена лишь незначительная часть подзоны. Количество однолетников при этом практически не изменяется.

Такая же ситуация наблюдается и у водных трав. Данная закономерность определяется зонально-климатическими причинами: аридизацией климата, уменьшением обводненности, ростом минерализации и повышенной динамикой уровня режима поверхностных вод.

В направлении от лесостепных районов к степным постепенно происходит выпадение из общего состава некоторых групп жизненных форм. Так, например, в подзоне колючей степи исчезают столонообразующие водные травы (*Sagittaria sagittifolia*, *S. natans*, *Agrostis stolonifera*, *Stratiotes aloides* и др.), а в дальнейшем, при продвижении к степным участкам (к подзоне типичной степи), выпадают стержнекорневые земноводные травы (*Rumex aquaticus*) и частично гетеротрофные водные травы (представители рода *Utricularia*).

У гидрофитов эволюция жизненных форм проходила преимущественно в воде, т.е. в относительно стабильных условиях. Гидрогигрофиты развивались в воздушно-водной среде, и главное, в чем они достигли совершенства, – адаптация к динамической водной и околотоводной среде.

У водных растений габитуальные особенности отражают черты их биологии, ритма развития и роста, функций отдельных органов. Это наиболее чуткий индикатор своеобразия их жизненных процессов в водной среде. В этих габитуальных особенностях зафиксирована история их жизни, отношения со средой, пути воздействия среды на растительный организм. При этом надо осознавать тот факт, что жизненные формы отражают особенности среды через специфику роста и развития растений в господствующих природно-климатических условиях. Кроме этого, жизненные формы водных и земноводных трав возникли в процессе эволюции под влиянием не только неблагоприятных факторов среды, но и благоприятных условий для роста и развития растений.

| № | Жизненные формы | Число видов | Ботанико-географические районы | | | | | | | | | | | | | |
|------|------------------------|--------------|--------------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| | | | I | II | III | IV | V | | VII | VIII | IX | X | XI | XII | XIII | XIV |
| I. | Земноводные травы | 109 (100) | 71 (65.1) | 51 (46.7) | 49 (44.9) | 79 (72.4) | 54 (49.5) | 54 (49.5) | 83 (76.1) | 36 (33.0) | 78 (71.5) | 50 (45.8) | 37 (33.9) | 45 (41.2) | 42 (38.5) | 20 (18.3) |
| 1. | Длиннокорневищные | 32 | 25 | 16 | 16 | 25 | 18 | 16 | 23 | 9 | 18 | 7 | 11 | 13 | 14 | 7 |
| 2. | Кистекорневые | 7 | 4 | 4 | 4 | 4 | 5 | 4 | 6 | 3 | 6 | 3 | 4 | 2 | 4 | 2 |
| 3. | Короткокорневищные | 10 | 5 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 7 | 4 | 6 | 4 | 3 | 2 | 4 | 1 |
| 4. | Рыхлокустовые | 20 | 15 | 9 | 8 | 15 | 9 | 10 | 16 | 8 | 15 | 11 | 8 | 9 | 8 | 5 |
| 5. | Плотнокустовые | 10 | 6 | 1 | 2 | 8 | 1 | 3 | 5 | 2 | 8 | 6 | - | 5 | 2 | - |
| 6 | Клубнеобразующие | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 3 | 3 | 2 | 2 | - |
| 7 | Стержнекорневые | 1 | - | - | - | - | - | - | 1 | - | 1 | - | 1 | - | - | - |
| 8. | Столonoобразующие | 4 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | 3 | 2 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 9. | Ползучие | 6 | 2 | 2 | 1 | 3 | 2 | 1 | 1 | - | 2 | 1 | 1 | - | 2 | - |
| 10. | Однолетники | 16 | 7 | 7 | 7 | 12 | 10 | 8 | 12 | 4 | 13 | 12 | 4 | 8 | 6 | 1 |
| II. | Водные травы | 58 (100) | 26 (44.8) | 19 (32.7) | 16 (27.5) | 30 (51.7) | 17 (29.3) | 17 (29.3) | 30 (51.7) | 12 (20.6) | 20 (34.4) | 10 (17.2) | 7 (12.0) | 15 (25.8) | 17 (29.3) | 3 (5.1) |
| 11 | Кистекорневые | 10 | 5 | 2 | 3 | 6 | 2 | 3 | 5 | 3 | 4 | - | 1 | 2 | 1 | 1 |
| 12 | Столonoклубневые | 9 | 4 | 3 | 3 | 3 | 2 | 4 | 4 | 2 | 6 | 4 | 2 | 4 | 3 | 2 |
| 13 | Столonoобразующие | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | - | 2 | - | - | - | - | - | - | - |
| 14 | Длиннокорневищные | 14 | 8 | 5 | 4 | 7 | 4 | 5 | 9 | 1 | 3 | 2 | - | 4 | 4 | - |
| 15 | Ползучие | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | - | 1 | - | 1 | - |
| 16 | Туриonoобразующие | 14 | 8 | 4 | 5 | 10 | 5 | 5 | 8 | 3 | 6 | 1 | 2 | 2 | 3 | - |
| 17 | Частично гетеротрофные | 3 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 1 | 3 | - | - | - | 1 | 1 | 1 | - |
| 18 | Листцовые | 4 | 3 | 3 | 2 | 4 | 2 | 2 | 4 | - | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | - |
| 19 | Однолетники | 14 | 1 | 1 | - | 5 | 2 | - | 3 | 5 | 4 | 2 | 1 | 3 | 2 | 1 |
| III. | Кустарники | 3 (100) | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 2 | 2 | 1 | 2 | 1 | - | 2 | - | - |

Приложение. В таблице в скобках указан процент числа видов от общего числа видов этой группы

Нумерация ботанико-географических районов [6]: I – Займишно-лугово-солончаковый; II – Средне-Омский северо-лесостепной; III – Татарский солонцевато-лугово-степной; IV – Чановский лесостепной; V – Картаг-Чулымский лугово-солончаковый лесостепной; VI – Карасук-Бурлинский разнотравно-луговой; VII – Южный приобский лесостепной; VIII – Южно-Кулундинский безлесно-степной; IX – Кузнецкий степной; X – Славгородский безлесно-степной; XI – Кулундинский вторично-степной; XII – Карасук-Баганский вторично степной; XIII – Сумы-Чебакинский озёрно-солончаковый; XIV – Прииртышский степной.

Районы I, II входят в подзону северной лесостепи, III–VII – в подзону южной лесостепи, IX, XI–XIII – подзону колочной степи, VIII, X, XIV – типичной степи.

История формирования современных «наземных» флор различных областей земного шара, начиная с мелового периода, с очевидностью показывает, что основным стимулом эволюции растительного мира, оказывающим свое влияние на растения с момента «выхода» их на сушу, была борьба за влагу. У водных растений, вторично заселивших водную среду, стимулом эволюции была борьба не за влагу, а за свет. При этом изменение режима освещенности в сторону увеличения или уменьшения всегда неизбежно влекло за собой изменения состава флоры, появления новых видов растений, несущих черты приспособления к постоянному или временному недостатку света, изменения внешнего облика растений, их жизненных форм. Конкуренция за свет в постоянно меняющейся динамической водной и околотоводной среде привела к появлению у растений гетерофилии, способности замещать семенное размножение вегетативным (и наоборот), экологической пластичности, мозаики признаков разной степени эволюционного развития –

от очень примитивных до высокоспециализированных.

Так, например, эволюция земноводных многолетних трав шла по пути как сокращения длительности жизни и образования семенных и вегетативных многолетников, так и изменения типов окоренения и способов вегетативного размножения. Обе тенденции экологически связаны с ухудшением условий среды произрастания, усилением аридности климата, которые начали происходить на территории Западной Сибири в олигоцене.

Таким образом, эволюция жизненных форм гидрофитов носит сложный и противоречивый характер, где архаичные черты удивительным образом сочетаются с модернизированными. Эволюционные изменения не во всем обязательно прогрессивны. По-видимому, определенное значение имела бедность флористического состава сообществ гидрофитов, отразившаяся на простоте связей между видами и размытостью границ экотопов, к которым они приурочены.

Библиографический список

1. Флора Казахстана. – Алма-Ата, 1956–1966. – Т. 1–9.
2. Флора Сибири. – Новосибирск, 1987–2003. – Т. I–XIV.
3. Флора СССР. – Л. ; М., 1934–1964. Т. 1–30.
4. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М., 1962.
5. Серебряков И.Г. Жизненные формы растений и их изучение // Полевая геоботаника. – М. ; Л., 1964. – Т. 3.
6. Кумина А.В., Вагина Т.В., Лапшина Е.И. Геоботаническое районирование юго-востока Западно-Сибирской низменности // Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири. – Вып. 6. – Новосибирск, 1963.
7. Talavera S., Garsia M.P., Smit H. Sobre el geenero *Zannichellia* L. (*Zannichelliaceae*) // *Lagascalia* – Vol. 44. – №2.
8. Цвелёв Н.Н. Порядок наядовые (*Najadales*) // Жизнь растений. – М., 1982. – Т. 6.
9. Щербаков А.В. Классификации жизненных форм и анализ информации по региональным флорам водоемов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1994. – Т. 99. – Вып. 2.