

## Материалы к биологии и экологии рясковых (Lemnaceae) Сибири Materials to the biology and ecology of duckweeds (Lemnaceae) of Siberia

Капитонова О. А.

Капитонова О. А.

Тобольская комплексная научная станция УрО РАН, Тобольск, Россия. E-mail: kapoa.tkns@gmail.com

Tobolsk complex scientific station UB RAS, Tobolsk, Russia

**Реферат.** В настоящее время на территории Сибири известно произрастание пяти видов семейства Lemnaceae, из которых к широко распространенным относятся *Lemna trisulca*, *L. turionifera*, *Spirodela polyrhiza*. В связи с выделением континентального вида *L. turionifera* необходимо пересмотреть данные о распространении в регионе *L. minor*. Распространение *Lemna gibba* в регионе пока ограничено Западной Сибирью, где этот вид представляет адвентивное включение во флору. Отмечено, что все виды рясковых цветут и плодоносят на территории Сибири.

**Ключевые слова.** Адвентивные виды, водные растения, макрофиты, ряска, цветение.

**Summary.** Currently, the occurrences of five species of the family Lemnaceae are known in Siberia. Of them, *Lemna trisulca*, *L. turionifera* and *Spirodela polyrhiza* belong to widespread species. In connection with the definition of the continental species *Lemna turionifera*, it is necessary to revise data on the distribution of *Lemna minor* in the region. The distribution of *Lemna gibba* in the region is so far limited to Western Siberia, where this species represents the adventive inclusion in the flora. It is noted that all species of Lemnaceae can flower and bear fruit on the territory of Siberia.

**Key words.** Aquatic plants, adventive species, duckweeds, flowering, macrophytes.

Важнейшими компонентами природных и антропогенных аквальных экосистем являются представители семейства рясковых (Lemnaceae). Виды этого семейства широко распространены на всех континентах, примерно половина видов обитает в тропиках и субтропиках, остальные – в умеренном поясе (Леонова, 1982). На территории России рясковые являются обычными видами водных фитоценозов, они встречаются в различных по гидрологическим и физико-химическим характеристикам водных объектах. Высокая толерантность к антропогенным факторам позволяет им также произрастать в среде, испытывающей влияние деятельности человека. Несмотря на небольшое число видов рясковых, встречающихся на территории страны (Черепанов, 1995), их таксономический состав выявлен для разных регионов с разной степенью полноты, вопросы распространения ряда видов и некоторые особенности их биологии также требуют изучения. Не исключением является и Сибирский регион, для которого во флористических сводках представлена информация, не в полной мере соответствующая современным взглядам о растительном покрове этой обширной территории. Цель настоящего сообщения – восполнить некоторые пробелы в знаниях о таксономическом составе, характере распространения и особенностях биологии рясковых Сибири.

Согласно современным взглядам, семейство Lemnaceae содержит 38 видов, объединенных в 5 родов (Armstrong, 2018), что подтверждено данными молекулярно-генетических исследований (Les et al., 2002). Морфологическое сопоставление рясковых с вымершим палеоценовым родом *Limnobiophyllum* показало, что род *Pistia* имеет монофилетическое происхождение с Lemnaceae и представляет собой сестринскую группу по отношению к рясковым (Stockey et al. 1997). Вместе с тем установлено, что *Pistia* и *Lemnoideae* образуют разные клады в филогенетическом дереве порядка Arales (Rothwell et al., 2004; Cabrera et al., 2008). Установленное близкое родство рясковых с ароидными, как полагают некоторые исследователи (Cabrera et al., 2008), дает основание рассматривать рясковые как подсемейство *Lem-*

*noideae* в составе семейства *Agaceae* Juss. Последнее реализовано в рамках новой системы классификации цветковых растений APG IV (The Angiosperm..., 2016). Нами рясковые рассматриваются традиционно в качестве самостоятельного семейства, согласно системе цветковых А. Л. Тахтаджяна (1987).

В настоящее время на территории России известно произрастание 10 видов из семейства *Lemnaceae*, объединенных в 3 рода (Лисицына, Папченков, 2000; Щербаков, 2010). В пределах Сибири выявлено 5 видов этого семейства: *Lemna gibba* L., *L. minor* L., *L. trisulca* L., *L. turionifera* Landolt, *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. (Власова, 2005; Капитонова, 2018).

Ряска малая (*L. minor*) – гемикосмополитный плюризональный вид, широко распространенный на территории Сибири (Ковтонюк, 1987). Растения этого вида имеют обратнойцевидное, немного асимметричное вегетативное тело (фронд, или листец) зеленого или светло-зеленого (салатового) цвета. Фронды с обеих сторон плоские, сверху немного килеватые, с немногими бугорками вдоль киля, причем апикальный бугорок отчетливо крупнее остальных. Длина фронда этого вида составляет 1–8 (10) мм, ширина 0,6–5 мм (Landolt, 1986; Wolff, Landolt, 1994), однако в природных условиях они обычно значительно меньше: длина чаще всего не превышает 2–6 (7) мм.

Данный вид долгое время считался на территории Сибири единственным из плавающих на поверхности воды видов этого рода даже после выявления произрастания в регионе нового вида – *L. turionifera* (Волобаев, 1992), описанного еще в 1975 г. Э. Ландольтом, установившим его обитание в континентальных районах Северной Америки и Евразии (Landolt, 1975, 1986). Просмотр гербарного материала по Сибири (ТК, г. Томск) показывает, что многие сборы *L. turionifera* определены как *L. minor*. В этой связи необходим пересмотр области распространения ряски малой на территории Сибири.

Ряска турионообразующая (*L. turionifera*) по морфологическим характеристикам очень похожа на *L. minor*, однако имеется ряд существенных отличий. Фронды у этого вида небольшие (2–4 мм длины и 0,8–3,5 мм ширины), часто округлые, а если более вытянутые, то цвет у них темно-зеленый, оливковый, обычно с красной пигментацией, более интенсивной в базальной части нижней стороны фронда. На верхней поверхности фронда вдоль срединного гребня имеется отчетливый ряд бугорков, причем они не отличаются друг от друга по размерам. К осени у растений этого вида формируются турионы – мелкие бурого или оливкового цвета круглые бескорневые зимующие фронды (Landolt, 1975, 1986). Этот вид является обычным в водоемах как европейской, так и азиатской частей России (Лисицына, Папченков, 2000). В Сибири он распространен почти повсеместно, за исключением арктических широт.

Ряска горбатая (*L. gibba*) – плавающее на поверхности воды растение с округлыми или обратнойцевидными цельнокрайними, снизу шарообразно выпуклыми фрондами 3–7 мм длиной, 2,5–5 мм шириной, желто-зеленого цвета, часто с антоциановым окрашиванием, с 3–5 жилками. Отличительными особенностями от вышеназванных видов является также отсутствие бугорков вдоль срединного гребня, антоциановая пигментация, сосредоточенная в основном с нижней стороны по периферии фронда (а не в базальной части, как у *L. turionifera*) и отчетливо заостренный корневой чехлик (Landolt, 1986).

На территории Сибири произрастание *L. gibba* установлено относительно недавно (Капитонова, 2018). Пока распространение этого вида в регионе ограничивается территорией Западной Сибири, где он выявлен в Курганской (Науменко, 2008) и Тюменской областях (Глазунов и др., 2017; Капитонова, 2018), в Ханты-Мансийском автономном округе – Югре (Панкова, 2014). Особенности произрастания вида в Сибири позволяют отнести его к чужеродным растениям на территории региона. *L. gibba* рассматривается здесь в качестве неофита, аколотофита, эпёкофита, инвазионного вида (Капитонова, 2018).

Ряска трехдольная (*L. trisulca*) имеет существенные отличия в морфологии и экологии по сравнению с другими рясками, что дает основание некоторым исследователям рассматривать этот вид в рамках особого рода – *Staurogeton trisulcus* (L.) Schur (Цвелев, 2000; Ковтонюк, 2012). Эта ряска является самой крупной из всех представителей семейства в рассматриваемом регионе: длина широколанцетного фронда этого вида вместе со стипой (ножкой, соединяющей отдельные листецы) составляет 5–20 мм, ширина – 2,5–5 мм. Кроме того, край фронда *L. trisulca* зубчатый, растение полностью погружено в воду, всплывают на поверхность лишь цветущие одиночные фронды.

*L. trisulca* – один из наиболее широко распространенных в Сибири видов рясковых, произрастающий в водоемах самого разного типа всех природных зон на территории региона. Произрастание вида обнаружено даже в арктических широтах (Ковтонюк, 1987), недавно он найден в зоне северных гипоарктических тундр на полуострове Ямал (Зарубина, 2016), где, вероятно, представляет адвентивное включение во флоре.

Многокоренник обыкновенный (*Spirodela polyrhiza*) – единственный вид этого рода, известный на территории России. Это – плавающее на поверхности воды растение с обратнойцевидными или округлыми, плотными, плоскими с обеих сторон, цельнокрайними фрондами 3–8 мм длиной и 3–6 мм шириной. Верхняя сторона фронда зеленая, с хорошо различимыми дугообразными жилками, нижняя – красно-фиолетовая, с пучком корней. К осени в кармашках образуются округлые турионы 2–3 мм в диаметре (Иконников, 1979). В Сибири вид распространен в умеренных широтах, произрастает в пресной воде, богатой биогенами.

Рясковые являются самыми маленькими в мире цветковыми растениями, достигшими в результате гидрофильной эволюции крайней степени редукции всех своих органов (Тахтаджян, 1966). Долгое время считалось, что цветение рясковых – явление крайне редкое, в связи с чем эти случаи специально регистрировались (Иванова, 1970; Иконников, 1979). По мере накопления данных об этом интересном явлении (Матвеев, 1977; Лукина, 1984; Печенюк, 1985; Капитонова, 2000) становится очевидным, что генеративное размножение рясок – «явление обычное, хотя и не ежегодное в пределах одной популяции» (Кузнецов, Заиченко, 1979). Генеративные органы рясок закладываются в боковых кармашках. Они представляют собой сильно редуцированный початок ароидных и состоят из 1–2, реже 3 мужских цветков и 1 женского, окруженных рудиментарным пленчатым покрывалом – спатой. Мужские цветки состоят из 1–2 тычинок, женские цветки с коротким столбиком и рыльцем в виде открытой чаши, помещаются между мужскими. Каждый фронд за свою жизнь производит только одно соцветие, которое развивается всегда лишь в одном из боковых кармашков, чаще всего в левом, а у многокоренника соцветия могут закладываться в обоих кармашках сразу. Плоды рясковых мешочкообразные, широкоовальные или шаровидные, содержат от 1 до 6 семян. Семена крупные, овальные или почти шаровидные, с прямым зародышем, снабжены скудным эндоспермом или лишены его. Плоды могут переноситься на большие расстояния на лапках водоплавающих птиц, развита также гидрохория (Леонова, 1982).

Несмотря на известные, хотя и немногочисленные случаи цветения видов рясковых, указания на наблюдения за этим интересным явлением на территории Сибири крайне скудны. Лишь у П. Н. Крылова можно найти сведения об одном наблюдаемом им случае цветения *L. minor* и одном случае цветения *L. trisulca*, однако в обоих случаях без указания местонахождения (Крылов, 1929). В описании *S. polyrhiza* автор замечает: «С цветами не наблюдалось» (Крылов, 1929, с. 542). В этой связи нами были организованы специальные исследования по выявлению фактов цветения и плодоношения рясок, которые показали, что на территории рассматриваемого региона генеративным способом размножаются все известные в Сибири виды этого семейства. За три года наблюдений (2016–2018 гг.) нами установлено более 20 случаев цветения и плодоношения рясковых на территории Тюменской области. Эти явления были зафиксированы как в самых южных лесостепных районах области (Сладковский, Казанский, Бердюжский), так и в центральных (Вагайский, Упоровский) и даже в северных южнотаежных районах (Тобольский, Уватский, г. Тобольск).

Чаще всего наблюдалось цветение наиболее распространенных в регионе видов – *L. trisulca* и *L. turionifera*, причем соцветия формировались как в левых, так и в правых кармашках. У *L. trisulca* часто наблюдались и плодоносящие фронды. Цветение этого вида представляет собой любопытное явление, так как генеративные листецы ряски трехдольной значительно уменьшаются в размерах и всплывают на поверхность воды. В таком состоянии фронды этого вида очень похожи на листецы *L. minor* или *L. turionifera*, отличаясь зубчатым краем и отсутствием срединного гребня.

Несколько реже встречались цветущие растения *L. minor*, однако, в некоторых популяциях наблюдалось обильное цветение этого вида, хорошо заметное даже невооруженным глазом.

*L. gibba* пока имеет ограниченное распространение в регионе, но и для этого вида установлен факт генеративного размножения. В одном из местонахождений *L. gibba* – в окрестностях с. Горнослинкино (Уватский район, Тюменская область) – в 2017 г. мы наблюдали массовое цветение растений

этого вида. В период цветения фронды имели яркую красно-фиолетовую окраску, причем не только с нижней, но с верхней стороны. Возможно, имеется некоторая связь между наступлением генеративного периода онтогенеза растения и выработкой им антоциана.

К очень редким явлениям можно отнести цветение *Spirodela polyrhiza*. Нам известно лишь три случая цветения этого вида в рассматриваемом регионе, и все они зафиксированы в пойменных водоемах на территории г. Тобольска. Во всех случаях цвели лишь единичные особи многокоренника. Соцветия формировались как в левых, так и в правых кармашках. Удалось обнаружить одно растение с формирующимся плодом. По-видимому, генеративное размножение растений этого вида происходит значительно реже по сравнению с видами рода *Lemna*. Наши наблюдения за представителями семейства, проведенные на территории востока европейской части России, дали те же результаты: за все время наблюдений зафиксирован лишь один случай цветения многокоренника (Капитонова, 2001).

Просмотр гербария Томского государственного университета (ТГУ) показал интересные результаты: из всех гербарных сборов рясковых удалось обнаружить лишь три образца с цветущими растениями (два из них собраны в одном месте). Все образцы определены как *L. minor* (нами отнесены к *L. turionifera*). Интересно, что на гербарных этикетках этих образцов коллекторами (в одном случае им был П. Н. Крылов, в другом – Л. П. Сергиевская и З. Г. Шункова) был указан факт цветения растений. Полученные материалы свидетельствуют не только о большой наблюдательности указанных коллекторов, но и о возможно более редких случаях цветения рясковых в прошлом и активизации этого явления в настоящее время.

Таким образом, все пять видов семейства Lemnaceae, известные на территории Сибири, размножаясь преимущественно вегетативным способом, в ряде случаев реализуют также и генеративный способ размножения. Пока не удалось выяснить причины, стимулирующие этот процесс. К действующим факторам, приводящим к цветению рясковых, предварительно можно отнести некоторые абиотические условия (высокая температура, освещенность), но не экстремального значения, а также переуплотнение популяции.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Власова Н. В.** Семейство Lemnaceae // Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения / Сост. Л. И. Малышев, Г. А. Пешкова, К. С. Байков и др. – Новосибирск: Наука, 2005. – С. 318.
- Волобаев П. А.** Дополнения к флоре гидрофильных растений Сибири // Бот. журн., 1992. – Т. 77 – № 5. – С. 62–70.
- Глазунов В. А., Науменко Н. И., Хозяинова Н. В.** Определитель сосудистых растений Тюменской области. – Тюмень: ООО «РГ «Проспект», 2017. – 744 с.
- Зарубина Е. Ю.** Флора разнотипных водоемов Бованенковского нефтегазоконденсатного месторождения (полуостров Ямал) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам XV междунар. научно-практ. конф. – Барнаул: Концепт, 2016. – С. 78–82.
- Иванова И. Е.** Некоторые особенности цветения и опыления рясок (*Lemnaceae*) // Бот. журн., 1970. – Т. 55. – № 5. – С. 649–659.
- Иконников С. С.** Семейство Lemnaceae S.F. Gray – Рясковые // Флора европейской части СССР. Том IV / Отв. ред. Ан. А. Федоров, ред. тома Ю. Д. Гусев. – Л.: Наука, 1979. – С. 317–321.
- Капитонова О. А.** Некоторые результаты изучения рясковых (*Lemnaceae* S. Gray) в Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. Биология, 2000. – № 5. – С. 3–7.
- Капитонова О. А.** К анализу флоры высших водных растений Удмуртии // Вестник Удмуртского университета, 2001. – № 7. – С. 92–105.
- Капитонова О. А.** Ряска горбатая (*Lemna gibba*, Lemnaceae) – чужеродный вид во флоре Западной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. научных статей по материалам XVII Международ. науч.-практ. конф. – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2018. – С. 83–86.
- Ковтонюк Н. К.** Семейство Lemnaceae – Рясковые // Флора Сибири. Agaraceae – Orchidaceae / Сост. Власова Н. В., Доронькин В. М., Золотухин Н. И. и др. – Новосибирск: Наука, 1987. – С. 15–16.
- Ковтонюк Н. К.** Семейство Lemnaceae Martinov // Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения / под ред. К. С. Байкова. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – С. 439–440.
- Крылов П. Н.** Флора Западной Сибири. Руководство к определению западносибирских растений. Вып. III. Сургацевые – Orchidaceae. – Издание Томского Отделения РБО, 1929. – С. 374–718+XIII.

- Кузнецов Л. А., Заиченко О. Б.** Три вопроса о ряске малой (*Lemna minor* L.) // Систематика, анатомия и экология растений европейской части СССР / Сб. науч. тр. – Л.: ЛГПИ им. Герцена, 1979. – С. 18–34.
- Леонова Т. Г.** Семейство рясковые (Lemnaceae) // Жизнь растений: В 6-ти т. / гл. ред. А. Л. Тахтаджян. Т. 6. Цветковые растения / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1982. – С. 493–500.
- Лисицына Л. И., Папченков В. Г.** Флора водоемов России: Определитель сосудистых растений. – М.: Наука, 2000. – 237 с.
- Лукина Г. А.** Рясковые в природных и лабораторных условиях // Бот. журн., 1984. – Т. 69 – № 1. – С. 81–83.
- Матвеев В. И.** О цветении рясок (Lemnaceae) в водоемах Заволжья // Бот. журн., 1977. – Т. 62 – № 10. – С. 1498–1500.
- Науменко Н. И.** Флора и растительность Южного Зауралья: Монография. – Курган: Изд-во Курганского университета, 2008. – 512 с.
- Панкова Н. Л.** Новые находки водных растений на территории Ханты-Мансийского автономного округа – Югры // Turczaninowia, 2014. – Т. 17, вып. 1. – С. 66–68.
- Печенюк Е. В.** О цветении рясковых (Lemnaceae) в Хоперском государственном заповеднике // Бот. журн., 1985. – Т. 70 – № 8. – С. 1066–1070.
- Тахтаджян А. Л.** Система и филогения цветковых растений – М.; Л.: Наука, 1966. – 611 с.
- Тахтаджян А. Л.** Система магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.
- Цвелев Н. Н.** Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). – СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. – 781 с.
- Черепанов С. К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. – СПб.: Мир и семья, 1995. – 992 с.
- Щербатов А. В.** Сосудистая водная флора Орловской области / Под ред. доц. Н. Ю. Хлызовой. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. – 92 с.
- Armstrong W.** Lemnaceae // Palomar College. Wayne Armstrong's treatment of the Lemnaceae.. – URL: <http://waynesword.palomar.edu/1wayindx.htm> (30.04.2018).
- Cabrera L. I., Salazar G. A., Chase M. W., Mayo S. J., Bogner J., Dávila P.** Phylogenetic relationships of aroids and duckweeds (Araceae) inferred from coding and noncoding plastid DNA // American Jour. of Botany, 2008. – 95(9). – P. 1153–1165.
- Landolt E.** Morphological differentiation and geographical distribution of the *Lemna gibba*–*Lemna minor* group // Aquatic Botany, 1975. – Vol. 1. – P. 345–363.
- Landolt E.** The family of Lemnaceae – a monographic study // Veröff. Geobot. Inst. Stiftung Rübel. H. 71. – Zürich, 1986. – 572 s.
- Les D. H., Crawford D. J., Landolt E., Gabel J. D., Kimball R. T.** Phylogeny and Systematics of Lemnaceae, the Duckweed Family // Systematic Botany, 2002. – 27 (2). – P. 221–240.
- Rothwell G. W., Van Atta M. R., Ballard Jr., Stockey H. E., Stockey R. A.** Molecular phylogenetic relationships among Lemnaceae and Araceae using the chloroplast trnL-trnF intergenic spacer // Molecular Phylogenetics and Evolution, 2004. – 30 (2) – P. 378–385.
- The Angiosperm Phylogeny Group IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Bot. Jour. of the Linnean Society, 2016. – Vol. 181(1). – P. 1–20.
- Stockey R. A., Hoffman G. L., Rothwell G. W.** The Fossil Monocot *Limnobiophyllum scutatum*: Resolving the Phylogeny of Lemnaceae // American Jour. of Botany, 1997. – 84 (3). – P. 355–368.
- Wolff P., Landolt E.** Spread of *Lemna turionifera* (Lemnaceae), the red duckweed, in Poland // Fragm. Flor. Geobot, 1994. – 39 (2). – P. 439–451.