

УДК 581.9 (571)

Д.А. Дурникин

D. Durnikin

ЭКОБИОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ГИГРОФИЛЬНОЙ ФЛОРЫ ОЗЁР КУЛУНДИНСКОЙ СТЕПИ

ECOBIMORPHOLOGICAL STRUCTURE GIGROFLORAE LAKES OF KULUNDA STEP

В статье жизненные формы водных и прибрежно-водных растений рассматриваются как экобиоморфы, неразрывное единство биоморф и экоморф. Экологическая классификация водных и прибрежно-водных растений приводится согласно С. Гейни, при этом выделяются следующие группы растений: эугидатофиты, аэрогидатофиты, плейстофиты, тенагофиты, плейстогелофиты, гидроохтофиты, охтогидрофиты, эвохтофиты, улигинозофиты, трихогигрофиты, пелохтофиты, пелохтотерофиты.

Термин “экобиоморфа” и сходные с ним “биоморфа” (жизненная форма), “архитектурная модель” были специально рассмотрены И.В. Борисовой (1991). В своей работе жизненные формы водных и прибрежно-водных растений мы рассматриваем как экобиоморфы, согласно Б.А. Быкову (1970), как неразрывное единство биоморф и экоморф. В своей работе автор писал следующее: “Экобиоморфа является совокупностью видов (а иногда внутривидовых форм), имеющих сходные формы роста и биологические ритмы, а также сходные приспособительные средообразовательные особенности. Возникновение любой экобиоморфы происходило на основе общего закона эволюции: изменчивости организмов, естественного отбора тех популяций, свойства которых наиболее соответствуют условиям существования в сообществах, находящихся в определенных условиях внешней среды”.

Экологическая классификация сосудистых водных и прибрежно-водных растений является предметом острых дискуссий. В отношении данной экологической группы это самый сложный и запутанный вопрос. А.Н. Краснова (1996) пишет, что он зашел в логический тупик и не находит удовлетворительного решения. Об этом свидетельствует громоздкая терминология, на что неоднократно обращалось внимание (Барсегян, 1982, 1990; Доброхотова и др., 1982; Свириденко, 1991, 2000).

Е. Варминг (Warming, 1902) в общей классификации жизненных форм выделяет группировки неприкрепленных к грунту (гидрохариты) и настоящих водных растений, прикрепленных к грунту. Последние он дифференцирует на нереиды (растительность каменистых грунтов – бурые водоросли) и эналиды (растительность пресных водоемов). Группировки, образованные *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Butomus umbellatus* L. и другими воздушно-водными растениями, он относит к водно-болотным.

Х. Гамс (Gams, 1918) 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.

Наиболее известна классификация Б.А. Федченко (1949). 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 рода *Potamogeton*, например, *P. 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. Катанская (1981) выделила группы гидрофитов погруженных и плавающих. Воздушно-водные формы она относит к отдельной группе гелофитов. Кроме того, она дифференцирует группу приземистых растений – *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult., *Ranunculus reptans* L., *Callitriche palustris* L., характеризуя их отдельно.

Б.Ф. Свириденко (1991, 2000) подходит к экобиоморфам водных растений как к адаптационным системам, содержанием которых являются структурные и физиономические особенности. Этот автор предлагает неоправданно усложненную и трудно воспринимаемую многоступенчатую, иерархическую классификацию (тип, подтип, класс, группа, секция), в которой экобиоморфа является элементарной единицей. На основании изучения флоры водоемов Северного Казахстана им выделено 55 экобиоморф. Последние представлены нередко всего одним видом.

Существуют и другие классификации, предложенные Г.И. Поплавской (1948), А.П. Шенниковым (1950), И.Л. Кореляковой (1963), А.П. Белавской и Т.Н. Кутовой (1966), В.Г. Папченкова (1999).

На наш взгляд, при всех достоинствах рассмотренных классификаций жизненных форм водных растений, их объединяет общий недостаток – излишняя статичность, недооценка фактора лабильности водной среды, особенно в новейших классификациях.

В своей работе мы придерживаемся классификации, предложенной С. Гейни (Hejny, 1960). Впервые в области гидробиологии, эта классификация была использована сотрудниками лаборатории высшей водной растительности института биологии внутренних вод РАН (Краснова, 1996, 1999; Кузьмичёв, Краснова, 2001). В дальнейшем подобная система была использована И.Ю. Ершовым при изучении флоры озёр Валдайской возвышенности (Ершов, 2002).

Достоинство этой классификации заключается в том, что она основывается на таком фундаментальном признаке, как динамический фактор в развитии водных растений. В этой работе С. Гейни выделил ряд экологических типов водных растений. Критерием при выделении экотипов, которые мы дальше будем называть экобиоморфами, являются адаптации водных растений к смене экофаз в водоемах на протяжении года. Но гидрологический режим большинства водоемов отличается динамичностью не только на протяжении года, но и по годам. В соответствии с этим С. Гейни выделил основные экофазы: глубоководную, мелководную, болотную и наземную. Им соответствуют названия – гидрофаза, лимнофаза, лимозная и террастральная фазы. Названный автор выделил 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. Поскольку экобиоморфы мы выделяем в соответствии с установками Гейни, то остановимся на всех выделенных группах.

Эугидатофиты (Eugidatophyta). Приспособлены к жизни в гидрофазе и лимнофазе. В лимозной экофазе отмирают. Их корневая система находится в воде или неглубоко в грунте. К ним относятся большинство видов рода *Potamogeton*, *Utricularia vulgaris* L., *Ceratophyllum demersum* L.

Аэрогидатофиты (Aerogidatophyta). Адаптированы преимущественно к лимнофазе, в меньшей степени к гидрофазе. Выдерживают также кратковременную лимозную фазу. Корневая система находится в воде или в самых поверхностных горизонтах грунта. В отличие от предыдущей группы, контакт с воздушной средой осуществляется посредством плавающих листьев. К этой группе относятся представители Nymphaeaceae, произрастающие в умеренных широтах, некоторые виды рода *Potamogeton* – *P. natans* L., *P. alpinus* Balb., *Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray.

Плейстофиты (Pleustophyta). Данные виды способны произрастать в трёх фазах: гидрофазе, лимнофазе и лимозной. В террастральной экофазе особи отмирают. Обитают обычно в поверхностном слое воды. Корневая система развита слабо или отсутствует. При помощи ветра свободно перемещаются по водоему. Представители: *Lemna minor* L., *Spirodela polirhiza* (L.) Schleid., *Hydrocharis morsus-ranae* L.

Тенагофиты (Tenagophyta). Проходят лимнофазу и лимозную экофазу. Непродолжительное время находятся в гидрофазе и террастральной экофазе. При повышении уровня воды отрываются и становятся временно плавающими. Примеры: *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult., *Ranunculus reptans* L.

Плейстогелофиты (Pleustohelophyta). Приспособлены к лимнофазе и лимозной экофазе. Короткое время могут вегетировать в террастральной экофазе. Мощная корневая система находится в толще воды или в поверхностных слоях донных отложений. К ним относятся *Cicuta virosa* L., *Calla palustris* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Carex pseudocyperus* L..

Гидроохтофиты (Hydroochtophyta). Жизненный цикл проходят в лимозной, террастральной экофазе и лимнофазе. Первый год – в лимозной или террастральной, второй – в лимнофазе, третий – в лимозной экофазе и лимнофазе. Корневая система развита слабо, достигает глубины 25–30 см. Большинство видов двух-трехлетние. Представители: *Alisma gramineum* Lej., *Glyceria maxima* (Hartman) Holub, *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla.

Охтогидрофиты (Ochtophyta). Адаптированы к жизни в лимнофазе, лимозной экофазе, террастральной экофазе. Некоторое время способны вегетировать в гидрофазе. Представители этой группы имеют мощные надземные органы и развитую корневую систему, достигающую большой глубины – роды *Phragmites*, *Typha*, *Scirpus*.

Эвохтофиты (Euochtophyta). Приспособлены к жизни в лимнофазе и лимозной экофазе. Переносят кратковременные периоды гидрофазы и террастральной экофазы. К этой группе относятся крупные осоки с развитой корневой системой – *Carex acuta* L., *C. vesicaria* L., *C. riparia* Curbis.

Улигинозофиты (Uliginosophyta). Связаны с лимозной и террастральной экофазами. Непродолжительное время вегетируют в литоральной экофазе. Средневысокие травянистые растения с разветвленной корневой системой. Представители: *Sium latifolium* L., *Lythrum salicaria* L.

Трихогигрофиты (Trichogyrophyta). Приспособлены к жизни в условиях кратковременного затопления и полного осушения экотопов. Многолетние виды со столоновидными побегами и разветвленной корневой системой. Примеры: *Ranunculus repens* L., *Agrostis gigantea* Roth.

Пелохтофиты (Pelochtophyta). Весь жизненный цикл проходят в лимозной экофазе. Растения с развитой поверхностной мочковатой корневой системой – *Carex canescens* L., *Poa palustris* L.

Пелоктотерофиты (Pelochtoterophyta). Адаптированы к лимозной и террастральной экофазам. Длительный период развития приходится на террастральную фазу. Корневая система проникает на глубину 30–40 см, иногда более. В отличие от пелохтофитов, короткое время могут вегетировать в литоральной экофазе – *Rumex maritimus* L., *Persicaria lapathifolia* (L.) S.F. Gray.

Таблица 1

Экобиоморфологическая структура флоры озер Кулунды

Группа экобиоморф	Количество видов	Тип экобиоморф	Количество видов
Гидроморфные	45	Эугидатофиты	25
		Аэрогидатофиты	8
		Плейстофиты	12
Гидрогеломорфные	9	Тенагофиты	5
		Плейстогелофиты	4
Геломорфные	49	Гидроохтофиты	22
		Охтогидрофиты	16
		Эвохтофиты	11
Гелогигроморфные	26	Улигинозофиты	26
Гигроморфные	14	Трихогигрофиты	14
Гигромезоморфные	20	Пелохтофиты	6
		Пелоктотерофиты	14

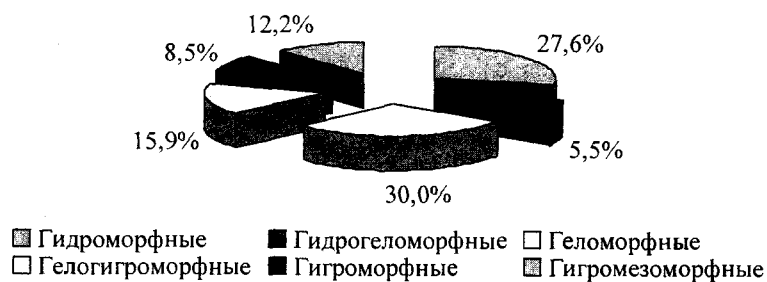


Рис. 1. Процентное соотношение групп экобиоморф

Из общего состава флоры озер нами рассмотрено 163 гидро-гигрофитных вида (табл. 1). Экологически гидрофитная флора дифференцирована на собственно водный (гидроморфный) и болотный (геломорфный) варианты. Даже на нашем региональном материале они отражают основные пути экологической эволюции. Их два, и они достаточно дифференцированы. На это указывает малочисленная промежуточная группа гидрогеломорфных экобиоморф, включающая 9 видов, составляющие 5.5% от общего количества видов (см. рис. 1). Она является своего рода пограничной. Гидроморфных видов 45 (27.6%). Это ядро гидрофитной флоры. В аспекте экологической эволюции группа гидроморфных экобиоморф для сосудистых цветковых растений представляет тупиковую линию развития (Краснова, 1999). Гелогигроморфных видов насчитывается 26 (15.9%). Их можно рассматривать как факультативное включение гидрофитного компонента флоры.

Представители группы гидроморфных экобиоморф на озерах Кулунды часто выступают доминантами, формируя надводные и находящиеся в толще воды фитоценозы. Участие гидрогеломорфных экобиоморф в структуре растительного покрова не очень велико. Доминантов среди них немного, хотя отдельные виды могут давать вспышки численности, связанные с сукцессионными рядами. Это больше относится к плейстогелофитам – *Cicuta virosa* L., *Calla palustris* L., *Menyanthes trifoliata* L.

На озерах Кулундинской степи велика роль геломорфных экобиоморф (30%), особенно

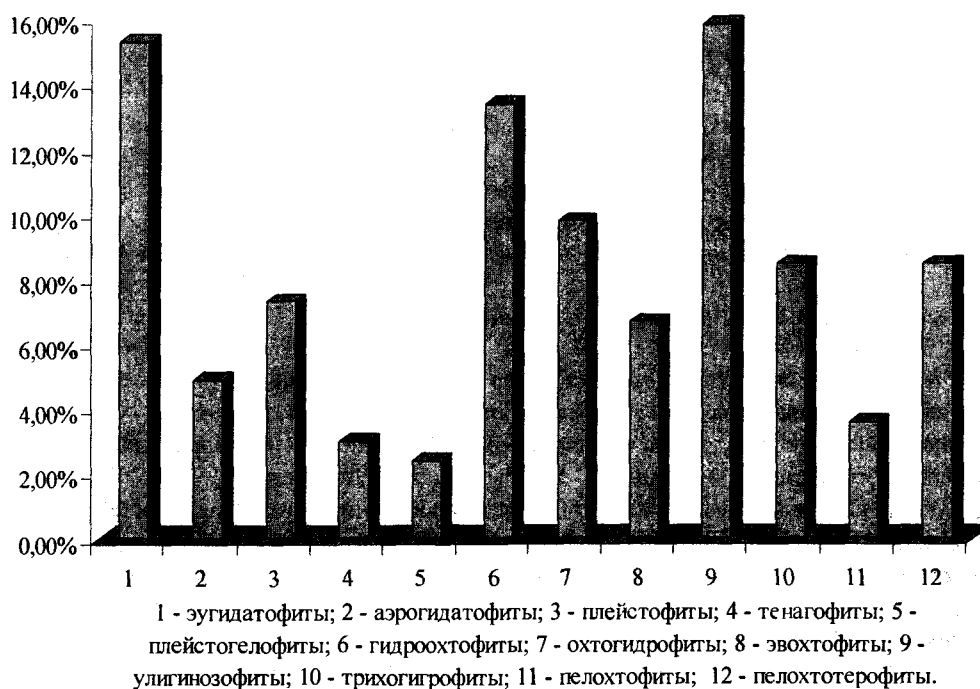


Рис. 2. Соотношение типов экобиоморф (%)

охтогидрофитов (16%) и эвохтофитов (11%), приводящих к прогрессирующему заболачиванию и торфообразовательному процессу в водоемах. Ценотически активными являются *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Scirpus lacustris* L., *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link. Напротив, роль гидроохтофитов незначительна (13.4 %), что является особенностью естественных водоемов (см. рис. 2).

Как известно, представители этой группы в обилии развиваются на вновь созданных искусственных или техногенных водоемах – особенно виды рода *Alisma*. Гелогигроморфные экобиоморфы включают улигинозофиты – самые многочисленные (26 видов). Доминантов среди них немного, что, по-видимому, связано с частой сменой экофаз. Гигроморфные и гигромезоморфные экобиоморфы, вместе насчитывающие 34 вида, в структуре растительного покрова заливаемых прибрежий не играют существенной роли.

В общебиологическом плане жизненные формы водных и прибрежно-водных растений претерпевали развитие. Эволюция экобиоморф проходила в относительно лабильных условиях, достигнув совершенства и специализации в мезоксерофильной и особенно в ксерофильной линиях, что отразилось на габитусе растений (Краснова, 1999). У гидрофитов и гигрогидрофитов эволюция экобиоморф проходила в относительно стабильных условиях. Поэтому жизненные формы дифференцированы нечётко. Единственное, в чём они достигли совершенства – адаптации к динамической водной и околотовной среде. Таким образом, эволюция жизненных форм гидрофитов носит сложный и противоречивый характер, где архаичные черты удивительным образом сочетаются с более продвинутыми, модернизированными. Эволюционные изменения не во всём обязательно прогрессивны. По-видимому, определённое значение имела бедность флористического состава сообществ гидрофитов, отразившаяся на простоте связей между видами и размытостью границ экотопов, к которым они приурочены (Краснова, 1999).

ЛИТЕРАТУРА

- Барсегян А.М. Водно-болотная флора и растительность Армении: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Ереван, 1982. – 57 с.
- Барсегян А.М. Водно-болотная растительность Армянской ССР. – Ереван: Изд-во АН Арм.ССР, 1990. – 353 с.
- Белавская А.П., Кутова Т.Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. – М.-Л.: Наука, 1966. – С. 162–189.
- Борисова И.В. О понятиях “биоморфа”, “экобиоморфа” и “архитектурная модель” // Бот. журн., 1991. – Т. 76, № 10. – С. 1360–1367.
- Быков Б.А. Введение в фитоценологию. – Алма-Ата: Наука, 1970. – 234 с.
- Варминг Е. Экологическая география растений. – М., 1902. – 145 с.
- Доброхотова К.В., Ролдугин И.И., Доброхотова О.В. Водные растения. – Алма-Ата: Кайнар, 1982. – 191 с.
- Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. – Л.: Наука, 1981. – 187 с.
- Краснова А.Н. Гидрофильная флора техногенно трансформированных водоемов европейской России (на примере Северо-Двинской водной системы): Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – СПб., 1996. – 32 с.
- Краснова А.Н. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоемов Северо-Двинской водной системы. – Рыбинск: ОАО “Рыбинский Дом печати”, 1999. – 200 с.
- Кореякова И.Л. Водная растительность русла и водоемов дополнительной системы верхнего течения Днепра // Укр. бот. журн., 1963. – Т. 20, № 2. – С. 80–87.
- Панченков В.Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. – Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. – 200 с.
- Поплавская Г.И. Экология растений. – М.: Советская наука, 1948. – 295 с.
- Свириденко Б.Ф. Жизненные формы цветковых гидрофитов Северного Казахстана // Бот. журн., 1991. – Т. 76, № 5. – С. 677–687.
- Свириденко Б.Ф. Флора и растительность водоёмов Северного Казахстана. – Омск.: Изд-во Омс-

кого гос. пед. ун-та., 2000. – 196 с.

Федченко Б.А. Высшие растения // Жизнь пресных вод. – М., 1949. – Т. 2. – С. 311–338.

Шенников А.П. Экология растений. – М., 1950. – 375 с.

Gams H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung // Vierteljahrschr Naturforsch Gesellsch. – Zurich, 1918. – Bd. 63. – S. 293–493.

Hejny S. Okologiske Charakteristik der Wasser und Sumpfpflanzen in den slovakischen Tiefebene. – Bratislava: Vyd-vo SAV, 1960. – 492 s.

SUMMARY

In work of life-forms of water and neritic – water plants are examined as indissoluble unity biomorph and ecomorph. Is shown, that in the attitude of the given ecological bunch of plants it the most multiple and entangled question. Ecological classification vascular water and neritic – water are examined according to S. Hejny excreting basic ecophasis: eugidatophyta, aerogidatophyta, pleustophyta, tenagophyta, pleustohelophyta, hydro-ochtophyta, ochtohydrophyta, euochtophyta, uliginosophyta, trichogigrophyta, pelochtophyta, pelochtoterophyta.