

УДК 581.522.

К ПРОБЛЕМАМ БИОМОРФОЛОГИИ ВОДНЫХ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

П.Ю. Жмылев¹, Е.А. Карпухина², С.А. Леднев¹

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

²Российский университет дружбы народов, Москва

Краткий обзор некоторых вопросов биоморфологии водных сосудистых растений: метаморфозы побега (турионы, клубни, клубнелуковицы), длительность жизни и классификация биологических типов. Предложена классификация жизненных форм водных растений Московской области.

Ключевые слова: *водные растения, гидрофиты, метаморфоз, длительность жизни особи, жизненные формы.*

*Посвящается светлой памяти
Ивана Григорьевича Серебрякова*

Скоро исполнится 100 лет со дня рождения выдающегося отечественного ботаника И.Г. Серебрякова (1914-1969 гг.), с именем которого связано формирование научного направления «учения о жизненных формах» (биоморфах) растений. С середины 1970-х годов это направление стали рассматривать как самостоятельную синтетическую дисциплину (биоморфология), которая в системе биологических наук находится на стыке морфологии, экологии, физиологии, биологии развития растений, биогеоценологии и эволюционного учения [8; 43; 44; 46]. По понятным причинам внимание биоморфологов было сосредоточено прежде всего на изучении растений суши. Напротив, представления о габитусе водных растений развивалось в рамках других научных подходов, таких как «биологические или экологические группы», «экобиоморфы» и «морфологическая дезинтеграция» [13; 30; 32; 54; 66; 103 и др.]. В этой связи авторы предприняли попытку краткого обзора некоторых вопросов биоморфологии водных сосудистых растений. Поскольку объем этой экологической группы понимают по-разному [20], то в данном случае название «водные растения» (макрофиты) охватывает гидрофиты, земноводные растения и ту часть гелофитов, которые растут преимущественно в условиях покрытого водой грунта.

Метаморфозы побега

В настоящее время метаморфоз растений рассматривают как генетически регулируемый процесс видоизменения органов, который обусловлен сменой или расширением выполняемых ими функций в

результате адаптации организма к определенным условиям среды [2; 25; 39].

Метаморфозы корней у водных макрофитов по сравнению с растениями суши практически не выражены. Одно из заметных исключений – это корневые шишки некоторых *Nymphaeaceae* и *Menyanthaceae*, которых в зарубежной литературе именуют «Banana Water Lily» [65; 103]. Например, у пропагул («розеток») *Nymphoides aquatica* они развиваются как детерминированные запасующие (утолщенные) придаточные корни 1–3 см дл [100]. Кроме того у некоторых видов придаточные корни могут выполнять функцию фотосинтеза [54; 67; 99] или контрактильности [70]. У всех остальных водных растений корневая система либо вообще отсутствует (*Ceratophyllum*, *Utricularia*, *Aldrovanda*), либо представлена многолетними и/или однолетними ветвящимися или не ветвящимися придаточными корнями. Причем если даже главный корень и развивается при прорастании, то он очень быстро отмирает, как например у *Callitriche* [6] или *Nymphaea* [54; 89].

Наибольшее разнообразие метаморфозов водных растений, как и у всех кормофитов, связано с видоизменениями побега. С одной стороны, такие видоизменения могут отличаться масштабом и глубиной перестроек (например, листецы рясок или катафиллы рдестов), на основании чего выделяют варианты или типы метаморфоза [2]. С другой стороны, они могут происходить на любой стадии развития побега (например, внутрипочечная или внепочечная стадия), в связи с чем различают собственно «метаморфоз» (например, листец) и «видоизменения» (например, эпигеогенное корневище), как перестройки соответственно на ранних и поздних стадиях развития побега [39]. При этом в результате разных процессов могут формироваться морфологически сходные структуры, как например эпигеогенные и гипогенные укороченные корневища [36]. Исходя из этого, у водных растений можно выделить следующие варианты метаморфоза побега, отличающиеся масштабом и временем структурных перестроек:

1. Видоизменения на ранней (внутрипочечной или зародышевой) стадии развития побега: турионы, листецы рясковых [12], таллоид или таллус подостемоновых [69].

2. Видоизменения на средней (внепочечной) стадии развития побега: клубни, клубнелуковицы, столоны, гипогенные корневища.

3. Видоизменения на поздней стадии развития побега (в фазу его вторичной деятельности): эпигеогенные корневища.

В рамках данного обзора особого внимания заслуживают турионы, клубни и клубнелуковицы.

1.1. Турионы. Среди всех известных метаморфозов побега только турионы рассматривают как специфичный для водных растений орган

[17; 32; 49; 103]. К сожалению, этот термин не имеет строго определения и часто используется для обозначения не только видоизмененных почек, но и клубней, клубнелуковиц и даже зимующих листецов рясок [см. например, 48; 49; 55; 93; 106]. Обычно турионы интерпретируют как видоизмененные «зимующие почки», которые образуются при наступлении неблагоприятных условий на побегах водных растений, расположенных в толще воды или на ее поверхности. Однако это очень разные по строению и внешнему облику структуры. Вероятно поэтому С.Д. Sculthorpe [103] вместо термина «турион» использовал для их обозначения название «гибернакулы» с выделением следующих групп: а) специализированные турионы, б) покоящиеся верхушки и «отпрыски» (offsets) в) прочие гибернакулы (листецы).

Первые две группы гибернакул представляют собой видоизмененные апикальные или пазушные почки побегов, которые в результате активного или пассивного механизма опускаются на дно и, как правило, находятся в эндогенном покое в течение неблагоприятного периода года [47–49; 55; 57; 102; 103; и др.]. Основное отличие между ними связано главным образом с формой (вытянутые или б.-м. шаровидные) и степенью отграниченности от облиственного стебля (резкая или нет). Например, несмотря на разное строение и механизм погружения видоизмененных (зимующих) апикальных почек водных пузырчаток [47], все они отнесены к группе «специализированные турионы» [103]. Между тем «покоящиеся верхушки» видов рода *Myriophyllum* – это тоже видоизмененные почки. Правда еще до отделения от материнского растения их ось удлиняется, в силу чего они имеют не шаровидную (как у пузырчаток), а булавовидную форму [см. 53; 61]. А вот гибернакулы *Potamogeton crispus* действительно выглядят как верхушка побега. При этом, в отличие от турионов, они прорастают без периода покоя в конце лета [63; 80; 108]. По-видимому, полностью соответствуют названию «зимующие верхушки» и гибернакулы *Brasenia schreberi* [см. 29].

К сожалению, формирование и строение «турионов» и «покоящихся верхушек» водных растений изучено пока крайне слабо. Предварительные данные свидетельствуют о том, что за этими названиями скрываются очень разные структуры. Например, турионы *Utricularia vulgaris* на самом деле представляют собой «сложную» почку (почка в почке) около 10 мм дл и 6 мм шир., которая образована многочисленными плотно расположенными молодыми кожистыми листьями (18-20), густо покрытыми железками. В пазухах нижних листьев расположены почки от 1 до 4 мм шир., самые крупные из которых также представляют собой «почка в почке». Напротив, «покоящиеся верхушки» *Myriophyllum spicatum* – это, хотя и вытянутые, но «простые» почки (от 10 до 30 мм дл). Они образуются в нижней части побегов и содержат до 70-80 плотно расположенных, закрученных

вокруг оси молодых листьев. Наконеч «покоящиеся верхушки» *Potamogeton crispus* выглядят как укороченные побеги, стебель которых несет видоизмененные жесткие листья и пазушные почки.

1.2. Стеблевые клубни. В типе – это однолетний или многолетний утолщенный из-за сильного разрастания (вздутия) одного или нескольких **укороченных** междоузлий стебель, который выполняет функцию запаса и обеспечивает вегетативное возобновление или размножение [8; 34; 41]. У многих водных растений есть структуры, которые по форме и функциям похожи на стеблевой клубень. Вероятно поэтому клубнями называют не только клубнелуковицы, например, *Sagittaria sagittifolia* и *Potamogeton pectinatus* [13; 18; 19; 55; 103], но даже и имеющие шаровидную или овальную форму укороченные эпигеогенные корневища некоторых *Nymphaeaceae* [64; 79]. На самом деле настоящие клубни, по крайней мере у гидрофитов, вероятно вообще отсутствуют или встречаются крайне редко. При этом в одних случаях о природе таких структур ничего не известно [например, клубни *Ondinea purpurea*; 83], в других – они отличаются от типичного клубня строением. Например в конце лета у *Potamogeton perfoliatus* утолщается 2–3(4) верхних междоузлия подземных столонов. В результате формируется клубневидный орган с почками, который перезимовывает и обеспечивает возобновление роста растения на следующий год. Поскольку такая структура образована вздутыми **удлиненными** междоузлиями, то ее лучше называть «утолщенным» или «вздутым» стеблем (swollen stem), а не «клубнем» (tuber).

1.3. Клубнелуковицы. По строению и функциям очень похожи на клубни, но, в отличие от них, это однолетние структуры, которые подобно луковицам полностью покрыты пленчатыми чешуями или мертвыми основаниями листьев [1; 8; 34; 41]. У водных растений клубнелуковицы образуются на верхушках подземных столонов или гипогеогенных удлиненных корневищ. Правда их обычно называют клубнями или даже турионами (гибернакулами), как например у *Potamogeton pectinatus* [19], *Sagittaria sagittifolia* [18] или *Hydrilla verticillata* [92; 110]. Действительно, такие образования порой отличаются от типичной клубнелуковицы своеобразными чертами. Например, у *Sagittaria sagittifolia* они часто образованы всего одним утолщенным междоузлем (не считая утолщения верхней части предыдущего и нижней части следующего междоузлия) и несут только одну (верхушечную) закрытую почку, которая имеет вид вытянутого «носика» из-за удлинения двух первых метамеров. Более того, чешуевидный лист, который покрывает утолщенное междоузлие, со временем опадает (разрушается). Однако, несмотря на это, мы считаем, что все подобные видоизменения побега водных растений лучше интерпретировать как клубнелуковицы, а не клубни.

Длительность жизни особи

Водные растения традиционно рассматривают как группу, в которой преобладают многолетники [17; 31]. В самом деле, однолетников среди них немного (виды семейств *Najadaceae*, *Trapaeseae* и др.). Причем некоторые из них, подобно *Ricinus communis*, вероятнее всего, растут в сезонном климате как вынужденные однолетники, длительность жизни которых контролируется исключительно температурой [см. 7]. Например, по сведениям L.A. Gettys [78] *Eichhornia crassipes* в тропических и субтропических широтах живет как многолетник, а севернее - как однолетник. Аналогичные наблюдения зарегистрированы для *Najas marina* [51] и *Trapa natans* [76]. В этой связи весьма соблазнительно предположить, что за противоречивыми литературными данными по долголетию водных растений [см. *Salvinia natans*; 3; 24] скрывается экологическая изменчивость продолжительности их жизни. Такое предположение кажется оправданным например для *Zannichellia palustris*. Этот гидрофит относят к однолетникам [62; 75; 105; 107] или к многолетникам [24; 71; 91], что связано с его развитием соответственно в условиях пересыхающих или постоянных водоемов. Подобные случаи известны также для *Baldellia ranunculoides*, *Zostera japonica*, *Ruppia maritima* и нескольких представителей *Nymphoides* и *Blyxa* [59; 68; 84; 90; 104].

Обычно долголетие водных растений объясняют наличием у них таких видоизмененных побегов, как например турионы, клубнелуковицы и корневища [см., например, 17; 32; 56; 103]. Иначе говоря, в определении «многолетнее водное растение» речь идет часто о продолжительности жизни не особи, а клона. Проблема выделения особи (индивидуума) у растений (особенно вегетативно подвижных), неоднократно обсуждалась в отечественной научной литературе [16; 22; 33; 40 и др.]. В настоящее время в ботанике сложились два основных подхода:

1. В морфологии и биоморфологии индивидуальность растения воспринимают как обособленность или физическую целостность организма и оперируют с «простыми индивидуумами», согласно терминологии Г.Г. Левина [22]. Именно на таком подходе основана классификация жизненных форм, разработанная И.Г. Серебряковым [35].

2. В популяционной биологии основное внимание обращают на слабую интегрированность организма растения по сравнению с животными. При этом воспринимают жизнь индивидуума (генеты) как последовательность этапов развития всех его дочерних особей, начиная с материнского растения семенного происхождения [15; 42].

Так уж сложилось, но гидробиотаника ассимилировала принципы второго подхода. В результате все клональные водные растения

традиционно рассматривают как многолетники. В частности таковыми признают даже представителей родов *Utricularia* и *Lemna* [см. 23; 24; 32; 54]. Основная причина этого понятна: многолетние стебли водных растений скрыты от прямого наблюдения не только грунтом, но и толщей воды. А вот возможное теоретическое обоснование¹ такого подхода может оказаться шатким в результате обсуждения значения соматических мутаций [см., например, 94], фенотипической пластичности и гибридизации гидрофитов [см. например, 88].

В целом клональные кормофиты очень разнообразны по длительности жизни их простых особей (рамет). В связи с этим уже неоднократно предпринимались попытки выделения среди них вегетативных малолетников и вегетативных однолетников [см. 10; 11; 14; 27]. Термин «вегетативный малолетник» был предложен Г.Н. Высоцким [4, с. 1329] для растений, «у которых материнские экземпляры, давшие новое поколение², вскоре отмирают». Это очень расплывчатое определение, которое допускает весьма широкое толкование объема самой группы [см. например, 4; 96]. Для отграничения вегетативных малолетников от клональных многолетников необходимо обсуждение таких вопросов как продолжительность жизни особи, время дезинтеграции материнского растения, а также возрастная и экологическая изменчивость этих параметров [см. 11]. К сожалению, такие сведения пока крайне малочисленны. В самом общем виде вегетативные малолетники можно определить как клональные растения, у которых особи семенного и вегетативного происхождения живут не более 5 лет. При этом результаты предварительного изучения эколого-ценотического разнообразия таких растений свидетельствуют о том, что большинство из них встречается в водоемах и в переувлажненных местообитаниях [11].

Вегетативные однолетники хотя и представляют собой частный случай вегетативных малолетников, но воспринимаются как менее двусмысленная группа. Среди зарубежных ботаников на клональные растения с однолетними дочерними особями впервые обратил внимание, вероятно, Е. Warming (1918) [цит. по: [81; 95]. Позднее Е.Л. Salisbury [101] назвал их «pseudo-annual» (pseudoannual), а Е.Л. Любарский – вегетативными однолетниками. По характеру развития индивидуумов и динамике популяций они очень напоминают настоящие однолетники (размножаются только с помощью семян). Каждая особь, по крайней мере вегетативного происхождения, живет не более года, а поддержание популяции осуществляется

¹ В результате вегетативного размножения формируются генетически одинаковые особи (для обсуждения [см. 56]).

² Здесь имеется в виду образование особи в результате вегетативного размножения.

преимущественно зимующими вегетативными диаспорами. В настоящее время многие виды гидрофитов, которые традиционно считали многолетниками, классифицируют как вегетативные однолетники или псевдо-однолетники [13; 19; 30; 81].

Вполне возможно, что последующие исследования кардинально изменят традиционное представление о преобладании среди водных растений многолетников. Например во флоре водоемов и водотоков Московской области преобладают вегетативные малолетники (67%), среди которых доля псевдо-однолетников составляет 60,4%! Это хорошо согласуется с результатами сравнительного анализа долголетия наземных и водных организмов. По мнению D.W. Larson [87] значения коэффициентов средней продолжительности жизни «морские/сухопутные животные» (0,33/1,09 лет) и «водные/наземные растения» (0,07/10,8 лет)³ свидетельствуют о том, что в условиях водной среды отбор направлен против долгожителей. При этом вегетативную подвижность в сочетании с короткой жизнью особей (вегетативные малолетники) водных растений вероятно можно рассматривать как аналог подвижности морских животных в условиях относительно бедного субстрата [87].

Биологические типы

Предложенный Х. Раункиером принцип выделения растений по расположению зимующих почек относительно субстрата неоднократно обсуждался отечественными и зарубежными ботаниками, например в связи с проблемами положения эпифитов, выделения гемикриптофитов и хамефитов [28; 35; 37; 77]. Несмотря на это, классификация жизненных форм (*type biologique*) по Х. Раункиеру остается самой популярной и широко используется в экологии, фитоценологии и флористике. Правда последнее касается главным образом растительного покрова суши. В гидрботанике метод «биологических спектров» так и не нашел своего применения в силу разных причин. Сам автор этого подхода рассматривал все водные растения как особую подгруппу криптофитов [97; 98]. Вначале он обозначил ее как «гидрокриптофиты» [Raunkiaer, 1903, цит. по: 97], но вскоре заменил это название на экологическое понятие «гидрофит» [Raunkiaer, 1907, цит. по: 97]. Возможно К. Раункиер не знал о водных однолетниках [см. 103] или основное внимание концентрировал на сообществах наземных растений. Однако в любом случае очевидно, что он воспринимал положение почек возобновления в почве и под поверхностью водной толщи (ледового покрытия) как одинаковую ситуацию. На это обратил внимание А. В. Щербаков [45], который подчеркнул, что в

³ При определении средней продолжительности жизни учтены водные одноклеточные организмы [87].

классификации Х. Раункиера учтены только две ситуации разделения среды: «почва-воздух» и «вода-воздух» (но не «грунт-вода»!).

Между тем вода для «водных растений» является хотя и не единственной, но именно той средой обитания, по отношению к которой определяют границы этой экологической группы. Поэтому не удивительно, что ее рассматривают как основную среду обитания гидрофитов [см. 17; 31]. Исходя из этого, нетрудно провести аналогию в расположении почек возобновления водных и наземных растений [см. 21]. Например, виды рода *Najas* зимуют как наземные однолетники [103], а *Sagittaria sagittifolia* - как наземные вегетативные однолетники [18]. Напротив, у *Ceratophyllum demersum* длина зимующих в толще воды побегов может достигать 6 м [58] и, следовательно, подобно травянистым хамефитам его почки возобновления расположены над грунтом. В связи с этим некоторые авторы [60; 73; 74] предлагают аналогично наземным растениям выделять среди гидрофитов водные терофиты (aquatic therophytes), водные гемикриптофиты (aquatic hemicryptophytes), водные геофиты (aquatic geophytes), водные хамефиты (aquatic chamaephytes) или гидротерофиты (hydrotherophytes), гидрокриптофиты (hydrocryptophytes), гидрогеофиты (hydrogeophytes) и гидрохамефиты (hydrochamaephytes). Если принимать такой подход, то к этим группам следует добавить и гидропсевдотерофиты – водные вегетативные однолетники, у которых на неблагоприятный период года сохраняются только клубнелуковицы [например, *Potamogeton pectinatus*; 19], турионы [например, *Hydrocharis morsus-ranae*; 18] или зимующие листецы [например, виды рода *Lemna*; 12].

По мнению А.Г. Лапирова [21], для использования системы К. Раункиера в гидрботанике есть два пути решения: ее безоговорочная ассимиляция или модификация. Очевидно, что реализация любого из них связана с преодолением серьезного барьера – это скрытый от прямого наблюдения и порой своеобразный образ жизни водных растений. К примеру, многолетние гидрофиты, побеги которых зимуют в толще воды. По аналогии с наземными растениями они должны рассматриваться как травянистые (гидро)хамефиты. Однако в большинстве случаев достоверные знания о расположении их почек возобновления весьма ограничены (например, виды рода *Myriophyllum*). Даже сведения о фотосинтезе *Elodea canadensis* под покровом льда [26] могут быть недостаточными для однозначного суждения, поскольку весной ее стебли, по-видимому, полегают, а их верхняя часть отмирает еще до начала видимого роста. «Камнем преткновения» являются и свободно плавающие гидрофиты, листецы, турионы (*Hydrocharis morsus-ranae*) или «розетки» (*Stratiotes aloides*) которых погружаются осенью на дно, но по тем или иным причинам его не достигают (зависают) и перезимовывают в толще воды. Впрочем, эти и подобные

им примеры нельзя рассматривать как непреодолимое препятствие.⁴ Напротив использование классификации жизненных форм по системе Х. Рауниера может хорошо подчеркнуть экологическое своеобразие водной растительности по сравнению с наземными фитоценозами. Например, в биологическом спектре водных растений Московской области первые три места занимают (гидро)псевдотерофиты (34,1%), (гидро) гемикриптиты (22,0%) и (гидро)криптофиты (21,2%). К сожалению, начиная с работ Х. Рауниера в гидробиотанике сложилась устойчивая традиция относить все водные растения к криптофитам [см. например, 3; 17; 30].

Классификация жизненных форм водных растений Московской области

Отсутствие классификации водных растений на основе концепции «жизненных форм» очевидно является одним из основных препятствий для адекватной оценки биоморфологического своеобразия этой группы. В этой связи нами предлагается классификация жизненных форм водных растений Московской области, которую несомненно следует рассматривать как предварительный вариант [см. также 9; 13]. В основе ее мы постарались максимально соблюсти принципы, которыми руководствовался И.Г. Серебряков [35] при разработке классификационной схемы жизненных форм растений Земли. Как известно в этой классификации для гидрофитов был предусмотрен самостоятельный отдел «Водные травы», который Иван Григорьевич, к сожалению, не успел проработать в деталях. Это потребовало внести изменения и сопроводить классификационные группы краткими описаниями, в которых иногда упоминаются водные растения других регионов или экологических групп.

ОТДЕЛ. ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ

В сезонном климате к травянистым растениям относят виды, у которых в неблагоприятный период года отсутствуют прямостоячие надземные или надводные стебли [5], а почки возобновления, зимующие почки, турيونы или гибернакулы расположены под водой, в субстрате или невысоко над землей (терофиты, криптофиты, гемикриптофиты и некоторые хамефиты). В связи с этим, все водные растения мы рассматриваем как травянистые, хотя у некоторых из них почки возобновления располагаются зимой в толще воды или корневища, вероятно, могут одревесневать, как у представителей родов *Amphibolis* и *Thalassodendron* [86].

⁴ В случае наземных растений проблем не меньше [28; 35], но они только стимулируют совершенствование подхода (например, выделение эпифитов в группу аэрофитов [77])

По характеру организации вегетативного тела все водные растения объединены в 2 подотдела: листостебельные и псевдоталломные.

Подотдел I. ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ

Растения, «вегетативное тело» которых образовано укореняющимися или не укореняющимися побегами (листь, стебель). Поскольку у некоторых гидрофитов корневая система полностью редуцирована, то все водные растения объединены в два типа: придаточнокорневые и бескорневые.

Тип 1. Придаточнокорневые растения

Растения, взрослые особи которых имеют корневую систему, образованную только придаточными корнями (гоморизофиты и вторичные гоморизофиты). По длительности жизни особи подразделяются на три подтипа: многолетники, псевдооднолетники (вегетативные однолетники) и однолетники (настоящие однолетники).

Подтип 1. Придаточнокорневые многолетние растения

Растения, особи которых живут несколько лет. Исключительно поликарпика, но с разной продолжительностью генеративного периода. Среди них много вегетативно размножающихся растений, дочерние особи которых живут менее 5 лет (например, *Nymphoides peltata*).

Аналогично наземным растениям объединены в классы, отличающиеся интенсивностью ветвления, метаморфозом и направлением роста побегов.

Класс 1. Дерновинные многолетники. Растения с интенсивным ветвлением (кущением) ортотропных побегов, которые плотно расположены относительно друг друга, так что их базальные многолетние участки (резиды), состоящие из укороченных междоузлий и несущие почки возобновления, образуют «тело» или «пьедестал дерновины». Представители этой группы характеризуются полурозеточной структурой побегов и отсутствием вегетативного размножения (исключая старческий распад).

Чрезвычайно редкая среди водных растений Московской обл. жизненная форма. Однако при более широком понимании термина «водные растения» в этой группе по плотности расположения побегов и направлению разрастания дерновины можно выделить «рыхлодерновинную», «плотнoderновинную» и «кочкообразующую» биоморфы.

Виды: *Carex omskiana*.

Класс 2. Короткорневищные многолетники. Растения с более или менее мясистым (утолщенным) корневищем, стебель которого образован в основном укороченными междоузлиями. От предыдущей

группы отличаются отсутствием «кущения» и резко выраженным метаморфозом многолетних стеблей в связи с выполнением ими функции запасаания. Укороченное корневище нарастает с апикальной стороны моноподиально (*Isoëtes*, *Nuphar*, *Nymphaea*) или симподиально (*Nymphoides peltata*, *Scirpus lacustris*), и постепенно отмирает с базальной стороны. В зависимости от направления его роста, интенсивности ветвления и отмирания представители этого класса проявляют разную длительность жизни особи, а также способность к вегетативному разрастанию и размножению. По происхождению корневища подразделены на две группы.

Группа 2.1. Эпигеогенно-короткорневищные многолетники. Горизонтальное (*Nuphar lutea*) или вертикальное (*Isoëtes*) корневище образуется в результате видоизменения развивающегося на поверхности дна (в воде) укороченного плагиотропного или ортотропного побега. После отмирания листьев и образования придаточных корней его стебель утолщается и постепенно погружается в грунт. В Московской области эта группа представлена в основном растениями с розеточной структурой побегов.

Виды: *Isoëtes echinospora*, *I. lacustris*, *Nuphar lutea*, *N. pumila*, *Nymphaea candida*, *N. odorata*, *Nymphoides peltata*.

Группа 2.2. Гипогеогенно-короткорневищные многолетники. Корневище развивается в грунте как плагиотропный побег. Редкая среди водных растений Московской обл. жизненная форма, представители которой характеризуются разной структурой побега. У *Butomus umbellatus* образуются клубневидные гибернакулы.

Виды: *Butomus umbellatus*, *Scirpus lacustris*.

Класс 3. Длиннокорневищные многолетники. Растения с относительно тонким корневищем, стебель которого образован удлиненными междоузлиями. Аналогично короткорневищным растениям подразделены на две группы по происхождению корневища.

Группа 3.1. Эпигеогенно-длиннокорневищные многолетники. Горизонтальное корневище образуется в результате видоизменения развивающегося в воде удлиненного ортотропного побега. После полегания такого побега на дно его стебель теряет листья и пассивно погружается в грунт.

Среди водных растений Московской обл. редкая жизненная форма, обладатели которой характеризуются безрозеточной структурой побега и образованием турионов.

Виды: *Elodea canadensis*, *E. densa*, *Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*.

Группа 3.2. Гипогеогенно-длиннокорневищные многолетники. Горизонтальное корневище развивается в грунте как плагиотропный побег.

В Московской обл. представители этой группы характеризуются безрозеточной или полурозеточной структурой побега. У многих из них длительность жизни дочерних особей, вероятно, не превышает 5 лет, а корневище отмирает так быстро, что начинает напоминать подземные столоны. Вероятно, у некоторых рдестов, таких как *P. lucens*, в конце вегетационного сезона верхние междоузлия корневища утолщаются, формируя вздутый (клубнеподобный) стебель.

Виды: *Equisetum fluviatile*, *Hippuris vulgaris*, *Polygonum amphibium*, *Potamogeton alpinus*, *P. × fluitans*, *P. gramineus* L., *P. heterophyllum*, *P. lucens*, *P. natans*, *P. × nerviger*, *P. nodosus*, *P. × olivaceus*, *P. praelongus*, *P. × salicifolius*, *P. × sparganiiifolius*, *Sparganium angustifolium*, *S. emersum*, *S. erectum*, *S. glomeratum*, *S. gramineum*, *S. minimum*.

Класс 3. Столонообразующие многолетники. Растения с интенсивным вегетативным разрастанием посредством столонов, которые представляют собой более или менее тонкий плагиотропный однолетний стебель, образованный удлинёнными междоузлиями и отмирающий перед наступлением неблагоприятного периода года (зима) или в начале следующего вегетационного сезона. По происхождению столонов обычно выделяют надземностолонные и подземностолонные растения. Однако в Московской области этот класс представлен всего одним видом, у которого столоны развиваются в толще воды («надземностолонный» многолетник). Возможно, что в неблагоприятных экологических условиях у некоторых длиннокорневищных рдестов могут развиваться «подземные» столоны (например, *P. alpinus*, *P. natans* в пересыхающих водоемах). Однако для выделения группы подземностолонных многолетников необходимы дополнительные исследования.

Виды: *Stratiotes aloides*⁵.

Подтип 2. Придаточнокорневые псеудооднолетники⁶ (вегетативные однолетники)

Вегетативно размножающиеся растения, дочерние особи которых живут 1 год. У многих из них формируются турионы или подземные клубнелуковицы. Аналогично водным многолетникам объединены в классы по интенсивности ветвления, метаморфозу и направлению роста побегов.

Класс 1. Столонообразующие псеудооднолетники. Растения с интенсивным разрастанием посредством столонов. По происхождению столонов подразделены на две группы, для обозначения которых использованы названия жизненных форм наземных растений.

⁵ По мнению Н.П. Савиных [30] этот вид растёт как вегетативный однолетник

⁶ Неудачное, но краткое название (от англ. pseudo-annual plants)

Группа 1.1. Надземностолонные псевдооднолетники. Столоны развиваются на поверхности (в толще) воды или грунта. В Московской обл. все представители этой группы характеризуются розеточной структурой ортотропных побегов.

Виды: *Eichhornia crassipes*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Pistia stratiotes*, *Vallisneria americana*, *V. spiralis*.

Группа Б. Подземностолонные псевдооднолетники. Столоны развиваются под поверхностью грунта. В Московской обл. представители этой группы характеризуются безрозеточной или розеточной структурой побега.

Виды: *Potamogeton crispus*, *P. perfoliatus*,⁷ *P. pectinatus*, *Sagittaria platyphylla*, *S. sagittifolia*.

Класс 2. Полегающие псевдооднолетники. Растения с ортотропными побегами, которые по мере развития полегают в нижней части и укореняются. Представители этой группы характеризуются безрозеточной структурой побега. Неблагоприятный период года переживают в форме турионов (*Potamogeton*) или участков горизонтальных стеблей (*Ranunculus*).

Виды: *Potamogeton acutifolius*, *P. berchtoldii*, *P. compressus*, *P. friesii*, *P. obtusifolius*, *P. pusillus*, *P. rutilus*, *P. trichoides*, *Ranunculus circinatus*, *R. eradicatus*, *R. kauffmannii*, *R. trichophyllus*.

Класс 3. Ползучие псевдооднолетники. Растения с удлинёнными горизонтальными побегами, которые стелются по поверхности грунта или воды. В отличие от предыдущего класса все побеги растут плагиотропно (исключая цветоносы). Неблагоприятный период года переживают в виде горизонтальных стеблей. В связи с этим внешне напоминают эпигеогенно-длиннокорневищные растения, но не обладают дифференциацией побегов на ортотропные и плагиотропные, что удачно отображено Т.И. Серебряковой [34] в названии «растения, ползущие всем телом». Среди водных растений Московской обл., очень редкая жизненная форма.

Виды: *Hottonia palustris*.

Подтип 3. Придаточнокорневые однолетники

Однолетние (двулетние?) растения (монокарпики), размножающиеся только семенами. В целом очень разнообразная по габитусу группа. Однако даже для наземных однолетников классификация их жизненных форм разработана пока слабо [см. 85]. Предварительно все водные однолетники можно объединить в три класса, отличающихся положением стебля в пространстве.

⁷ У *Potamogeton perfoliatus* в водоемах Японии [82] и в субальпийских озерах Германии [109] зимой сохраняются только подземные вздутые (клубнеподобные) стебли.

Класс **1. Прямостоячие однолетники**. Растения с ортотропными побегами, стебли которых сохраняют вертикальное положение благодаря анатомической конструкции (*Oenanthe*, *Zizania*) или водной толщи (*Callitriche*, *Trapa*). В Московской обл. это одностебельные или малостебельные растения с полурозеточными или безрозеточными побегами. У некоторых из них «розетка» листьев формируется на верхушке удлинённого побега.

Виды: *Callitriche cophocarpa*, *C. palustris*, *Elatine alsinastrum*, *Oenanthe aquatica*, *Ranunculus polyphyllus*, *Trapa natans*, *Zizania aquatica*.

Класс **2. Полегающие однолетники**. Многостебельные растения с ортотропными, но быстро полегающими в основании безрозеточными побегами. Редкая среди водных растений Московской области жизненная форма.

Виды: *Caulinia minor*, *Najas major*, *Zannichellia palustris*.

Класс **3. Ползучие однолетники**. Многостебельные растения с плагиотропными безрозеточными побегами. Возможно, побеги растут ортотропно, но очень быстро полегают, что придает растению ползучий или простертый облик, в отличие от полегающих однолетников. В условиях пересыхающих или временных водоемов такой габитус могут иметь виды, которые при постоянном обводнении растут как прямостоячие однолетники (например, *Callitriche cophocarpa*, *C. Palustris*).

Виды: *Callitriche hermaphroditica*, *Elatine hydropiper*, *E. triandra*.

Тип 2. Бескорневые растения

Растения с редуцированными корнями. У некоторых из них развиваются геотропные побеги («ризоидные»), которые, вероятно, выполняют некоторые функции корня [см. например, 50; 51]. По длительности жизни аналогично придаточнокорневым водным растениям объединены в три подтипа.

Подтип 1. Бескорневые многолетники

Растения, особи которых живут несколько лет. В Московской обл. только два вида относятся к этому подтипу. Это эпигеогенно-длиннокорневищные растения с безрозеточными побегами, стебли которых полегают, особенно быстро на течении, и погружаются в грунт.

Виды: *Ceratophyllum demersum*, *C. submersum*.

Подтип 2. Бескорневые псевдооднолетники (вегетативные однолетники)

Растения с интенсивным вегетативным размножением, дочерние особи которых живут не более 1 года, и с плагиотропными безрозеточными побегами. В Московской обл. этот подтип представлен только видами одного рода, которые переживают неблагоприятный

период года в форме турионов. Поскольку их вегетативные побеги расположены горизонтально в приповерхностном слое воды (плагиотропный рост), то все они относятся к «бескорневым ползучим псевдооднолетникам» (см. придаточнокорневые ползучие псевдооднолетники).

Виды: *Utricularia australis*, *U. intermedia*, *U. minor*, *U. vulgaris*.

Подтип 3. Бескорневые однолетники

Растения живут не более одного года и размножаются только семенами или спорами. В Московской обл. этот подтип представлен одним видом. Поскольку у этого свободно плавающего гидрофита развиваются плагиотропные побеги, то он относится к бескорневым ползучим однолетникам (см. придаточнокорневые ползучие псевдооднолетники).

Виды: *Salvinia natans*.

Подотдел II. ПСЕВДОТАЛЛОМНЫЕ РАСТЕНИЯ

Сосудистые растения, которые в результате адаптации к специфическим условиям жизни полностью или почти полностью утратили листостебельное строение. Внешне их «вегетативное тело» (листец, фронд, таллоид, таллус) напоминает «таллом» (слоевище) низших многоклеточных растений. Небольшой по численности подотдел, в котором по аналогии с листостебельными растениями выделено два типа.

Тип 1. Придаточнокорневые псевдоталломные растения

Растения, корневая система которых образована придаточными корнями, возникающими на видоизмененных «побегах» (листец, фронд). В Московской обл. этот тип представлен только псевдооднолетниками, которые неблагоприятный период года переживают в форме зимующих листецов.

Виды: *Lemna gibba*, *L. minor*, *L. minuta*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrrhiza*.

Тип 2. Бескорневые псевдоталломные растения

Растения с полностью редуцированными корнями. В Московской обл. к этому типу относится только один род. По длительности жизни особи – это псевдооднолетник, который неблагоприятный период года переживает в форме зимующих листецов.

Виды: *Wolffia arrhiza*, *W. globosa*.

Список литературы

1. *Артюшенко З.Т.* Амариллисовые СССР. Морфология, систематика и использование. Л.: Наука, 1970. 180 с.
2. *Барыкина Р.П., Гуленкова М.А.* Метаморфоз и его значение в жизни растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, вып. 5. С. 103-111.
3. *Белавская А.П.* Водные растения России и сопредельных государств (прежде входивших в СССР). СПб.: , РАН, Бот. ин-т им. В.Л. Комарова, 1994. 64 с.
4. *Высоцкий Г.Н.* Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Тр. по приклад. бот., генет. и селекц. 1915. Т. 5. С. 1113–1464.
5. *Гатцук Л.Е.* Содержание понятия "травы" и проблема их эволюционного положения // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 55–130.
6. *Горбачевская О.А.* Род Болотник // Биологическая флора Московской области. Вып. 13. М.: Полиэкс, 1997. С. 110–127.
7. *Жмылев П.Ю.* Эволюция длительности жизни растений: факты и гипотезы // Журн. общ. биол. – 2006. – Т. 67, № 2. – С. 107-119.
8. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь / П.Ю. Жмылев, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпухина, С.А. Баландин. М., 2005. 256 с.
9. *Жмылев П.Ю., Гололобова М.А.* Разнообразие жизненных форм водных сосудистых растений Европейской части России // Вестн. РУДН. Сер. Экология и безопасность жизнедеятельности. 2009. №4. С. 5–15.
10. *Жмылев П.Ю., Карпухина Е.А.* О вегетативных малолетниках / Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М.: Прометей, 1994. С. 12-13.
11. *Жмылев П.Ю., Карпухина Е.А., Шипунова А.Г.* Вегетативные малолетники ЗБС: таксономическое, биоморфологическое и эколого-ценотическое разнообразие // Тр. Звенигород. биол. станции им. С.Н. Скадовского. Т. 5. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2011. С. 86–96.
12. *Жмылев П.Ю., Кривохарченко И.С., Щербаков А.В.* Семейство Рясковые // Биологическая флора Московской области. Вып. 10. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1995. С. 20–51.
13. *Жмылев П.Ю., Леднев С.А., Щербаков А.В.* Биоморфология водных растений: проблемы и подходы к классификации жизненных форм / Леонид Васильевич Кудряшов: Ad memorem: сб. ст. М.: МАКС Пресс, 2012. С. 101–128.
14. *Жмылев П.Ю., Шипунова А.Г.* Вегетативное размножение: несущественные мелочи? // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114, вып. 4. С. 3–11.
15. *Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.

16. *Козо-Полянский Б.М.* Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж, 1937. 253 с.
17. *Кокин К.А.* Экология высших водных растений. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1982. 160 с.
18. *Кривохарченко И.С., Жмылёв П.Ю.* Стрелолист стрелолистный // Биологическая флора Московской области. Вып. 12. М.: Аргус, 1996. С. 4–22.
19. *Лапиров А.Г.* Рдест гребенчатый // Биологическая флора Московской области. Вып. 11. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1995. С. 37–56.
20. *Лапиров А.Г.* Экологические группы растений водоемов / Гидробиотика: методология, методы. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2003. С. 5–22.
21. *Лапиров А.Г.* Классификация растений водоемов и водотоков и возможность использования системы жизненных форм Х. Раункиера // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: материалы Всерос. науч. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера». Киров: Изд-во ВятГГУ, 2010. С. 152–165.
22. *Левин Г.Г.* Проблема индивидуальности у растений // Бот. журн. 1961. Т.43, № 3. С. 432–447.
23. *Лисицына Л.И., Папченков В.Г.* Флора водоемов России. Определитель сосудистых растений. М.: Наука, 2000. 237 с.
24. *Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артеменко В.И.* Флора водоемов волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. М.: КМК, 2009. 219 с.
25. *Лодкина М.М.* Черты морфологической эволюции растений, обусловленные спецификой их онтогенеза // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44, № 2. С. 239–253.
26. *Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н.* Физиология высших водных растений. Киев: Наук. думка, 1988. 188 с.
27. *Любарский Е.Л.* Вегетативные однолетники // Успехи экологической морфологии растений. М.: Прометей, 1994. С. 11.
28. *Попченко М.И.* Методические проблемы использования системы жизненных форм растений Х. Раункиера при флористических исследованиях // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: материалы Всерос. науч. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера». Киров: Изд-во ВятГГУ, 2010. С. 170–174.
29. *Пиенникова Л.М.* Водные растения российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2005. 106 с.
30. *Савиных Н.П.* О жизненных формах водных растений / Гидробиотика: методология, методы. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2003. С. 39–48.

31. *Садчиков А.П., Кудряшов М.А.* Гидрботаника: прибрежно-водная растительность. М.: Академия, 2005. 240 с.
32. *Свириденко Б.Ф.* Жизненные формы цветковых гидрофитов Северного Казахстана // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 5. С. 687–698.
33. *Сенянинова-Корчагина М.В.* Геофилия и ее значение в сложении структуры растительного сообщества (О целостности организма высших растений) // Учен. зап. Ленинград. гос. ун-та. Сер. Геогр. наук. 1967. № 327, вып. 19. С. 7–96.
34. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Совет. наука, 1952. 390 с.
35. *Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений (жизненные формы покрытосеменных и хвойных). М.: Высш. школа, 1962. 377 с.
36. *Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И.* О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70, вып. 2. С. 67–81.
37. *Серебрякова Т.И.* Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Т. 1. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1972. С. 84–169.
38. *Серебрякова Т.И.* Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав / Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. – М.: Наука, 1981. – С. 161-179.
39. *Серебрякова Т.И.* Метаморфоз у растений: онтогенетический и эволюционный аспекты // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 5. С. 94–102.
40. *Тахтаджян А.Л.* Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: ЛГУ, 1954. 213 с.
41. *Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. М., Л.: АН СССР, 1962. 349 с.
42. Ценопопуляции растений (Очерки популяционной биологии). М. : Наука, 1988. 184 с.
43. *Шафранова Л. М.* Иван Григорьевич Серебряков – человек и учёный. М.: Прометей, 2004. 47 с.
44. *Шафранова Л.М., Гатицук Л.Е., Шорина Н.И.* Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. М.: МПГУ, 2009. 86 с.
45. *Щербаков А.В.* Классификация жизненных форм и анализ информации по региональным флорам водоемов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99, вып. 2. С. 70–75.
46. *Юрцев Б.А.* Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 9–44.
47. *Adamec L.* Turion overwintering of aquatic carnivorous plants // Carnivor. Pl. Newslet. 1999. Vol. 28. P. 19–24.

48. *Adamec L.* Ecophysiological characterization of dormancy states in turions of the aquatic carnivorous plant *Aldrovanda vesiculosa* // *Biol. Pl.* 2003. Vol. 47. P. 395–402.
49. *Adamec L.* Tissue mineral nutrient content in turions of aquatic plants: does it represent a storage function? // *Fundam. Appl. Limnol., Arch. Hydrobiol.* 2010. Vol. 176. P. 145–151.
50. *Adlassnig W., Peroutka M., Lambers H., Lichtscheidl I.K.* The roots of carnivorous plants // *Plant and soil.* 2005. Vol. 274. P. 127–140.
51. *Agami M., Beer S., Waisel Y.* The morphology and physiology of turions in *Najas marina* L. in Israel // *Aquat. Bot.* 1986. Vol. 26. P. 371–376.
52. *Agami M., Waisel Y.* The ecophysiology of roots in submerged vascular plants // *Physiol. Vég.* 1986. Vol. 24. P. 607–624.
53. *Aiken S.G., Walz K.F.* Turions of *Myriophyllum exalbescens* // *Aquat. Bot.* 1979. Vol. 6. P. 357–363.
54. *Arber A.* Water plants. A study of aquatic angiosperms. Cambridge Univ. Press, 1920. 436 p.
55. *Barrat-Segretain M.H.* Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review // *Veget.* 1996. Vol. 123. P. 13–37.
56. *Barrett S.C.H., Eckert C.G., Husband B.C.* Evolutionary processes in aquatic plant populations // *Aquat. Bot.* 1993. Vol. 44. P. 105–145.
57. *Bartley M.R., Spence D.H.N.* Dormancy and propagation in helophytes and hydrophytes // *Arch. Hydrobiol., Beih. Erg. Limnol.* 1987. Vol. 27. P. 139–155.
58. *Best E.P.H., Visser H.W.C.* Seasonal growth of the submerged macrophyte *Ceratophyllum demersum* L. in mesotrophic Lake Vechten in relation to insolation, temperature and reserve carbohydrates // *Hydrobiol.* 1987. Vol. 148. P. 231–243.
59. *Bigley R.E., Harrison P.G.* Shoot demography and morphology of *Zostera japonica* and *Ruppia maritima* from British Columbia, Canada // *Aquat. Bot.* 1986. Vol. 24. P. 69–82.
60. *Braun-Blanquet J.* Pflanzensociologie / Braun-Blanquet J. Wien, N. Y., 1964. 865 p.
61. *Caffrey J.M., Monahan C.* Control of *Myriophyllum verticillatum* L. in Irish canals by turion removal // *Hydrobiol.* 2006. Vol. 570. P. 211–215.
62. *Capers R.S.* A comparison of two sampling techniques in the study of submersed macrophyte richness and abundance // *Aquat. Bot.* 2000. Vol. 68. P. 87–92.
63. *Chambers P.A., Spence D.H.N., Weeks D.C.* Photocontrol of turion formation by *Potamogeton crispus* L. in the laboratory and natural water // *New Phytol.* 1985. Vol. 99. P. 183–194.
64. *Chawanje C.M., Barbeau W.E., Grun I.* Nutrient and antinutrient content of an underexploited Malawian water tuber *Nymphaea petersiana* // *Ecol. Food. Nutrit.* 2001. Vol. 40. P. 347–366.

65. *Conard H.S.* The waterlilies: a monograph of the genus *Nymphaea*. Publ. Carnegie Inst. Washington, 1905. 279 p.
66. *Cook C.D.K.* Aquatic and wetland plants of India. London: Oxford University Press, 1996. - 385 p.
67. *Cook C.D.K., Lüönd R.* A revision of the genus *Hydrocharis* (Hydrocharitaceae) // *Aquat. Bot.* 1982. Vol. 14. P. 177–204.
68. *Cook C.D.K., Lüönd R.* A revision of the genus *Blyxa* (Hydrocharitaceae) // *Aquat. Bot.* 1983. Vol. 15. P. 1–52.
69. *Cook C.D.K., Rutishauser R.* Podostemaceae / The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 9. Berlin: Springer, 2007. P. 304–344.
70. *Grob V., Moline P., Pfeifer E., Novelo A.R., Rutishauser R.* Developmental morphology of branching flowers in *Nymphaea prolifera* // *J. Pl. Res.* 2006. Vol. 119. P. 561–570.
71. *Guo Y.H., Sperry R., Cook C.D.K., Cox P.A.* The pollination ecology of *Zannichellia palustris* L. (Zannichelliaceae) // *Aquat. Bot.* 1990. Vol. 38. P. 341–356.
72. *Cronk J. K., Fennessy M.S.* Wetland plants: biology and ecology. London, N. Y., Washington, D.C.: Lewis Publ., 2001. 462 p.
73. *den Hartog C., van der Velde G.* Structural aspects of aquatic plant communities // *Vegetation of inland waters.* Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, Netherlands, 1988. P. 113–154.
74. *Ellenberg H., Muller-Dombois D.* A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions // *Aims and Methods of Vegetation Ecology.* – John Wiley and Sons Inc., 1974. P. 449–465.
75. *Engelhardt K.A.M.* Relating effect and response traits in submersed aquatic macrophytes // *Ecol. Appl.* 2006. Vol. 16. P. 1808–1820.
76. *Eyres W.* Water chestnut (*Trapa natans* L.) infestation in the Susquehanna River watershed: population assessment, control and effects // *Biological field station Oneonta, N.Y. (№ 44).* Univ. N.Y., Coll. Oneonta, 2009. 41 p.
77. *Galan de Mera A., Hagen M.A., Vicente Orellana J.A.* Aerophyte, a new life form in Raunkiaer's classification? // *J. of Vegetat. Sci.* 1999. Vol. 10. P. 65–68.
78. *Gettys L.A.* Water hyacinth / *Biology and control of aquatic plants: A best management practices handbook.* Marietta GA., USA, 2009. P. 113–117.
79. *Ito M.* Phylogenetic systematics of the Nymphaeales // *Bot. Mag. Tokyo.* 1987. Vol. 100. P. 17–35.
80. *Jian Y., Li B., Wang J., Chen J.* Control of turion germination in *Potamogeton crispus* // *Aquat. Bot.* 2003. Vol. 75. P. 59–69.
81. *Johansson M.E.* Factors controlling the population dynamics of the clonal helophyte *Ranunculus lingua* // *J. Veget. Sci.* 1993. Vol. 4. P. 621–632.
82. *Kadono Y.* Comparative ecology of Japanese *Potamogeton*: an extensive survey with special reference to growth form and life cycle // *Jap. J. Ecol.* 1984. Vol. 34. P. 161–172.

83. *Kenneally K.F., Schneider E.L.* The genus *Ondinea* (Nymphaeaceae) including a new subspecies from the Kimberley region, Western Australia // *Nuytsia*. 1983. Vol. 4, № 3. P. 359–365.
84. *Kozłowski G., Jones R.A., Nicholls-Vuille F.-L.* Biological Flora of Central Europe: *Baldellia ranunculoides* (Alismataceae) // *Per. Pl. Ecol., Evol. Syst.* 2008. Vol. 10. P. 109–142.
85. *Krumbiegel A.* Growth forms of annual vascular plants in central Europe // *Nord. Journ. Bot.* 1998. Vol. 18. P. 563–575.
86. *Kuo J., den Hartog C.* Seagrass morphology, anatomy and ultrastructure / *Seagrasses: biology, ecology and conservation*. Springer, 2006. P. 51–87.
87. *Larson D.W.* The paradox of great longevity in a short-lived tree species // *Exper. Geront.* 2001. Vol. 36. P. 651–673.
88. *Les D.H., Philbrick C.T.* Studies of hybridization and chromosome number variation in aquatic angiosperms: evolutionary implications // *Aquat. Bot.* 1993. Vol. 44. P. 181–228.
89. *Lye K. A.* Seedling of Nymphaeaceae // *Bot. J. Linn. Soc.* 1975. Vol. 70. P. 255–265.
90. *Malea P., Kevrekidis T., Mogias A.* Annual versus perennial growth cycle in *Ruppia maritima* L.: temporal variation in population characteristics in Mediterranean lagoons (Monolimni and Drana Lagoons, Northern Aegean Sea) // *Bot. Marina*. 2004. Vol. 47. P. 357–366.
91. *Naqinezhad A., Attar F., Jalili A., Mehdigholi K.* Plant biodiversity of wetland habitats in dry steppes of Central Alborz Mts., N. Iran // *Austral. J. Bas. Appl. Sci.* 2010. Vol. 4. P. 321–333.
92. *Netherland M.D.* Turion ecology of *Hydrilla* // *J. Aquat. Pl. Manage.* 1997. Vol. 35. P. 1–10.
93. *Newton R.J., Shelton D.R., Disharoon S., Duffey J.E.* Turion formation and germination in *Spirodela polyrhiza* // *Amer. J. Bot.* 1978. Vol. 65. P. 421–428.
94. *Orive M.E.* Somatic mutations in organisms with complex life histories // *Theor. Populat. Biol.* 2001. Vol. 59. P. 235–249.
95. *Piqueras J., Klimeš L., Redbo-Torstensson P.* Modelling the morphological response to nutrient availability in the clonal plant *Trientalis europaea* L. // *Pl. Ecol.* 1999. Vol. 141. P. 117–127.
96. *Pitelka L.F., Ashmun J.W.* Physiology and integration in clonal plants / *Population biology and evolution of clonal organisms*. New Haven: Yale Univ. Press, 1985. P. 339–435.
97. *Raunkiaer C.* The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.
98. *Raunkiaer C.* Plant life forms. Oxford: Clarendon Press, 1937. 104 p.
99. *Rich S.M., Ludwig M., Pedersen O., Colmer T.D.* Aquatic adventitious roots of the wetland plant *Meionectes brownii* can photosynthesize: implications for root function during flooding // *New Phytol.* 2011. Vol. 190. P. 311–319.

100. Richards J.H., Dow M., Troxler T. Modeling *Nymphoides* architecture: A morphological analysis of *Nymphoides aquatica* (Menyanthaceae) // Amer. J. Bot. 2010. Vol. 97. P. 1761–1771.
101. Salisbury E.J. The reproductive capacity of plants. Quantitative biology. London: Bell, 1942. 244 p.
102. Sastroutomo S.S. Germination of turions in *Potamogeton berchtoldii* // Bot. Gazet. 1981. Vol. 142, № 4. P. 454–460.
103. Sculthorpe C.D. The biology of aquatic vascular plants. London: Edward Arnold Ltd., 1967. 610 p.
104. Sivarajan V.V., Joseph K.T. The genus *Nymphoides* Séguier (Menyanthaceae) in India // Aquat. Bot. 1993. Vol. 45. P. 145–170.
105. Smart R.M., Dick G.O. Propagation and establishment of aquatic plants: a handbook for ecosystem restoration projects. Washington, DC: U.S. Army Corps Engin., 1999. 27 p.
106. Spencer D.F., Ksander G.G. Comparative growth and propagule production by *Hydrilla verticillata* grown from axillary turions or subterranean turions // Hydrobiol. 1991. Vol. 222. P. 153–158.
107. Watt S.C.L., García-Berthou E., Vilar L. The influence of water level and salinity on plant assemblages of a seasonally flooded Mediterranean wetland // Pl. Ecol. 2007. Vol. 189. P. 71–85.
108. Wehrmeister J.R. An ecological life history of the pondweed *Potamogeton crispus* L. in North America. Ohio: Ohio St. Univ. Center Lake Area Res., Columbia, 1978. 157 p.
109. Wolfer S.R. Clonal architecture and patch formation of *Potamogeton perfoliatus* L. in response to environmental conditions // Thesis Wageningen Univ., 2008. 120 p.
110. Yeo R. R., Falk R.H., Thurston J.R. The morphology of hydrilla (*Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle) // J. Aquat. Pl. Manage. 1984. Vol. 22. P. 1–17.

TO THE PROBLEM OF AQUATIC VASCULAR PLANTS BIOMORPHOLOGY

P.Yu. Zhmylev¹, E.A. Karpukhina², S.A. Lednyov¹

¹Lomonosov Moscow State University

²Peoples' Friendship University of Russia, Moscow

A brief overview of some questions of aquatic vascular plants biomorphology: shoot metamorphosis (turions, tubers, corms), the duration of life and classification of biological types. The classification of life forms of aquatic plants of the Moscow region is proposed.

Keywords: aquatic plants, hydrophytes, metamorphosis, the duration of an individual's life, life forms.

Об авторах:

ЖМЫЛЕВ Павел Юрьевич—доктор биологических наук, доцент кафедры геоботаники, ФГБОУ ВПО «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова», 119991, Москва, Ленинские горы, д. 1, e-mail: zhmylev@gmail.com

КАРПУХИНА Елизавета Андреевна—кандидат биологических наук, доцент кафедры системной экологии, 117198, ул. Миклухо-Маклая, д.6, e-mail: nemorum@mail.ru

ЛЕДНЕВ Сергей Анатольевич—аспирант кафедры геоботаники, ФГБОУ ВПО «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова», 119991, Москва, Ленинские горы, д. 1, e-mail: sled1988@mail.ru