

Жизненные формы харовых водорослей (Charophyta) Северного Казахстана

Б.Ф. Свириденко, Т.В. Свириденко

*Омский государственный педагогический университет, кафедра ботаники
644099 Омск, наб. Тухачевского, 14*

Получена 4 февраля 1997 г.

In order to investigate the life forms of charoic algae (Charophyta) some properties of their morphology, ecology and biology are discussed. The ecobiomorphical classification of 25 species found in the Northern Kazakhstan in 1982-1995 is worked out.

Известны многочисленные системы жизненных форм водорослей. Большинство из них посвящено морским представителям, более разнообразным в отношении структуры талломов и эколого-физиологических характеристик. Детальные обзоры таких систем даны в работах Ю.В. Петрова [14] и К.Л. Виноградовой [2]. В альгологической литературе преобладает морфолого-биологический подход при выделении жизненных форм. Первостепенное значение придается типу структурной организации таллома [13]. Для макроскопических форм принято выделение таких морфологических типов, как нитчатый (трихальный и гетеротрихальный), пластинчатый (трубчатый, паренхиматозный и псевдопаренхиматозный), сифональный, сифонокладальный и харофитный [5, 3, 26, 32, 1, 23, 12, 2]. Последний из указанных типов слоевищ специфичен для отдела Charophyta. Считается, что харофитная структура возникла в результате телогенеза на уровне гетеротрихальной организации [5, 3, 12]. О жизненных формах этой своеобразной группы низших растений имеются очень ограниченные сведения, поэтому рассмотрим некоторые их особенности более подробно. Видовые названия водорослей даны в статье по определителю М.М. Голлербаха и Л.К. Красавиной [4].

Морфологическая организация харовых водорослей изучена достаточно детально. Разработана терминология, используемая альгологами исключительно для описания их морфологии. В целом можно отметить, что с биоморфологических позиций организация талломов представителей этого небольшого отдела однообразна. Морфологические признаки, обладающие большой таксономической ценностью (типы коры и шипов, степень ветвистости талломов и др.), не имеют решающего значения при анализе жизненных форм харофитов, так как не установлено их влияние на биологию или экологию видов. Такие признаки слабо участвуют в формировании внешнего облика (габитуса) этих организмов. Среди прочих более существенное биоморфологическое значение имеет размерный признак, очень заметно влияющий на габитус особей. Тенденцию к увеличению размеров тела считают одной из наиболее общих в эволюции органического мира [24]. Потенциальные размеры таллома генетически обусловлены у разных видов, хотя этот признак также сильно варьирует в зависимости от состояния среды. По замечанию М.М. Голлербаха и Л.К. Красавиной [4], высота талломов харовых

водорослей обычно составляет 0,2 - 0,3 м, но может достигать 1 - 2 м. Более крупные талломы известны только у нескольких видов. Например, в Казахстане отмечены популяции *Chara tomentosa*, состоящие из особей, высота которых достигает 0,4 - 1,0 м [8, 17]. Другой вид *Chara fragilis* нередко формирует ярус мощностью до 1,2 - 2,0 м [7, 8, 19]. В низовьях дельты Волги и Северном Каспии, а также в озерах Казахстана отмечались сплошные заросли *Nitellopsis obtusa* высотой 0,4 - 2,5 м [8, 9, 18]. Таким образом, размерный диапазон этих организмов весьма значителен и в целом совпадает с размерным диапазоном цветковых гидрофитов. По этому признаку среди них могут быть выделены группы высоких, средневысоких и низких экобиоморф [15, 16].

Существенное значение для экобиоморфологической дифференциации видов имеют вегетативные структуры харовых - ризоидальные и стеблевые (узловые) клубеньки, способные к формированию ассимиляционных органов. Ризоидальные клубеньки бывают одноклеточные (*Chara aspera*, *Lamprothamnium papulosum*) и многоклеточные (*Nitellopsis obtusa*). Стеблевые клубеньки всегда многоклеточные (*Chara contraria*, *C. tomentosa*, *C. fragilis*) и представляют собой узлы таллома с редуцированными боковыми ответвлениями (листьями). Клубеньки обеспечивают выживание в неблагоприятный период и последующее вегетативное возобновление [25, 29, 30, 3, 4 и др.].

Жизненные формы харовых водорослей в условиях сезонного климата нередко рассматривают как типы вегетационных ритмов (летневегетирующие и зимневегетирующие) или жизненных циклов (однолетние и многолетние) [27, 2]. Как и в системах жизненных форм высших растений, первостепенное значение придается адаптациям харофитов к неблагоприятным сезонам [25, 28, 29]. В одной из работ S. Olsen [30] принял за основу известную систему C. Raunkier [31] и подразделил харофиты Дании на группы однолетних и многолетних жизненных форм. Среди однолетников он выделил подгруппы летне- и зимневегетирующих, а среди многолетников - подгруппы постоянно вегетирующих (переносят зимний сезон в виде укороченных верхушек талломов), зимующих с помощью ризоидальных клубеньков и зимующих с помощью стеблевых клубеньков. Можно отметить, что многие виды харовых водорослей способны к непрерывной вегетации в благоприятных экологических условиях. Как считает S. Olsen [30], среди них редки облигатные однолетники. Многолетние формы разных видов развиваются в более глубоководных экотопах. Популяции этих же видов на мелководьях представлены исключительно однолетними формами, которые зимуют в виде ооспор. Однако в условиях Северного Казахстана в связи с неблагоприятным для вегетации зимним сезоном большинство видов отличается однолетней вегетацией. Даже типично многолетние формы могут считаться вегетативными однолетниками [21], поскольку утрачивают основную часть ассимиляционных органов к началу зимы. Североказахстанские популяции в большинстве были оценены как однолетние инвазионные, а жизненная стратегия многих видов - как эксплерентная. Виды *Chara kirghisorum*, *C. fragilis*, *C. tomentosa* и *Nitellopsis obtusa* отличаются свойствами пациентов и представлены в регионе не только инвазионными, но и устойчивыми нормальными ценопопуляциями [17, 18, 19]. Их пациентная жизненная стратегия обеспечена повышенной способностью к вегетативному возобновлению ризоидальными и стеблевыми клубеньками или вегетирующими верхушками талломов.

Однообразие видов харовых водорослей в морфологическом отношении заставляет искать дополнительные критерии для дифференциации их жизненных форм. Большое значение для выбора таких критериев имеет эколого-морфологическая концепция жизненных форм высших растений [10, 11]. Как отмечает В.Н. Голубев [6], жизненные формы представляют собой сложные системы морфолого-физиологических признаков. В таких системах находит отражение уровень филогенетического развития растений и их приспособленность к условиям среды. Жизненные формы (экобиоморфы) - это экологические единицы, которые формируются в процессе видообразования на основе взаимосвязи формы и функций.

С учетом этих взглядов была разработана система жизненных форм харофитов Северного Казахстана. В числе критериев выделения экобиоморф использовались данные об экологической дифференциации видов по отношению к величине минерализации воды и типам грунтов [18, 19]. Систематизация экобиоморф проводилась на основе таксономических единиц, установленных И.Г. Серебряковым [20]. При классификации учтены многие принципы, использованные ранее для изучения экобиоморф цветковых гидрофитов этой территории [15, 16].

СИСТЕМА ЭКОБИОМОРФ ХАРОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА.

ОТДЕЛ жизненных форм харовых водорослей.

Объединяет все экобиоморфы этой группы низших растений с уникальной харофитной структурой и специфическими эколого-физиологическими адаптациями к условиям среды.

ТИП 1. Многолетние (вегетативно однолетние) ризоидообразующие прикрепленные харофиты.

Жизненный цикл может продолжаться несколько вегетационных сезонов. Имеют специализированные органы вегетативного возобновления (ризоидальные и узловые клубеньки) или зимующие неспециализированные верхушки талломов. Ризоиды обеспечивают связь с грунтом, но при неблагоприятном режиме эдафотопической среды могут отсутствовать (факультативно безризоидные).

КЛАСС 1. Харофиты с ризоидальными клубеньками.

Основными специализированными органами вегетативного возобновления служат ризоидальные клубеньки. Возможно возобновление зимующими верхушками талломов.

Секция 1. Высокие харофиты. Экобиоморфа 1 - типично пресноводный псаммопелофильный *Nitellopsis obtusa*.

Секция 2. Низкие харофиты. Экобиоморфы: 2 - типично пресноводный псаммопелофильный *Chara aspera* (и *C. delicatula*); 3 - среднесолоновато-соляноводный псаммопелофильный *Lamprothamnium papulosum*.

КЛАСС 2. Харофиты с узловыми клубеньками.

Основными специализированными органами вегетативного возобновления служат стеблевые (узловые) клубеньки. Возможно возобновление зимующими верхушками талломов.

Секция 3. Высокие (факультативно средневысокие и низкие) харофиты. Экобиоморфа 4 - слабосолоновато-пресноводный псаммопелофильный *Chara fragilis*.

Секция 4. Средневысокие (факультативно низкие) харофиты. Экобиоморфа 5 - условно-пресноводный эвриэдафильный *Chara tomentosa*.

Секция 5. Низкие харофиты. Экобиоморфы: 6 - типично пресноводный псаммопелофильный *Chara tenuispina*; 7 - типично пресноводный литопелофильный *C. kirghisorum*; 8 - условно-пресноводный псаммопелофильный *C. schaffneri*; 9 - слабосолоновато-пресноводный пелобионтный *C. contraria*; 10 - слабосолоновато-пресноводный псаммопелофильный *C. vulgaris*; 11 - среднесолоновато-пресноводный псаммопелофильный *C. canescens* (и *C. altaica*).

КЛАСС 3. Харофиты с зимующими верхушками талломов.

Стеблевые или ризоидальные клубеньки не известны.

Секция 6. Низкие харофиты. Экобиоморфы: 12 - типично пресноводный детритобионтный *Chara locuples*; 13 - типично пресноводный пелобионтный *Nitella flexilis*; 14 - слабосолюновато-пресноводный псаммопелофильный *Chara neglecta*.

ТИП 2. Однолетние ризоидообразующие прикрепленные харофиты.

Жизненный цикл продолжается один вегетационный сезон. Зимующие вегетативные органы не известны. Органами возобновления являются ооспоры.

КЛАСС 4. Харофиты без зимующих вегетативных органов.

Возобновление и размножение только ооспорами.

Секция 7. Низкие харофиты. Группа экобиоморф 15 - типично пресноводные пелобионтные и псаммопелофильные *Tolypella prolifera*, *Nitella hyalina*, *N. confervacea*, *Charabaueri*, *C. braunii*.

В статье изложен предварительный вариант классификации жизненных форм харовых водорослей. Привлечение экспериментальных материалов по биологии этой группы растений позволит в дальнейшем более полно отразить экобиоморфологическую специфику видов отдела *Charophyta*.

Литература

- [1] Великанов Л.Л., Гарибова Л.В., Горбунова Н.П., Горленко М.В. и др. Курс низших растений. М., 1981. 520 с.
- [2] Виноградова К.Л. Проблема жизненных форм у морских бентосных водорослей // Бот. журн. 1990. Т. 75. N. 4. С. 454-461.
- [3] Голлербах М.М. Основные типы морфологической структуры тела водорослей // Жизнь растений. М., 1977. Т. 3. С. 32-37.
- [4] Голлербах М.М., Красавина Л.К. Определитель пресноводных водорослей СССР. Харовые водоросли - *Charophyta*. Вып.14. Л., 1983. 190 с.
- [5] Голлербах М.М., Полянский В.И. Пресноводные водоросли и их изучение // Определитель пресноводных водорослей СССР: В 14 вып. Вып. 1. Общая часть. М., 1951. 200 с.
- [6] Голубев В.Н. К проблеме эволюции жизненных форм растений // Бот. журн. 1973. Т. 58. N. 1. С. 3-10.
- [7] Демченко Л.А. Водная растительность оз. Борового // Тр. Гос. заповедника "Боровое". Алма-Ата, 1948. Вып. 1. С.52-61.
- [8] Доброхотова К.В. Харовые водоросли в ценозах гидромакрофитов // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. М. 1953. Т. 5. С. 258-263.
- [9] Живогляд А.Ф., Кривонос Г.А. О видовом составе и продуктивности харовых водорослей низовий дельты Волги и Северного Каспия // Бот. журн. 1982. Т. 67. N 5. С. 672-673.
- [10] Лавренко Е.М., Свешникова В.М. О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков. Предварительное сообщение // Журн. общ. биол. 1965. Т. 26. N 3. С. 261-275.

- [11] Лавренко Е.М., Свешникова В.М. Об основных направлениях изучения экобиоморф в растительном покрове // Основные проблемы современной геоботаники. Л., 1968. С. 10-15.
- [12] Масюк Н.П. О типах морфологической структуры тела водорослей и основных направлениях их эволюции // Бот. журн. 1985. Т. 70. N 8. С. 1009-1017.
- [13] Новичкова-Иванова Л.Н. Почвенные водоросли Сахаро-Гобийской области. Л., 1980. 256 с.
- [14] Петров Ю.Е. Принципы выделения жизненных форм у морских водорослей // Нов. сист. низш. раст. Т. 11. Л., 1974. С. 19-28.
- [15] Свириденко Б.Ф. Биоморфы покрытосеменных гидрофитов Северного Казахстана. Алма-Ата, 1984. 18 с. Деп. в КазНИИНТИ. 04.02.85. N 854 Ка-85. 19-28.
- [16] Свириденко Б.Ф. Жизненные формы цветковых гидрофитов Северного Казахстана // Бот. журн. 1991. Т. 76. N 5. С.687-698.
- [17] Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В. Харовые водоросли (Charophyta) во флоре Северо-Казахстанской и Кустанайской областей. Алма-Ата, 1985. 22 с. Деп. в КазНИИНТИ. 12.06.85. N 990 Ка-85.
- [18] Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В. Харовые водоросли (Charophyta) Северного Казахстана // Бот. журн. 1990. Т. 75. N 4. С. 564-570.
- [19] Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В. Новые находки харовых водорослей (Charophyta) в Северном Казахстане // Бот. журн. 1995. Т. 80. N 9. С. 111-116.
- [20] Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
- [21] Серебрякова Т.И. Экологические группы и жизненные формы растений // Ботаника. Анатомия и морфология растений. М., 1978. С. 331-364.
- [22] Топачевский А.В. Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей. Киев, 1962. 236 с.
- [23] Топачевский А.В., Масюк Н.П. Пресноводные водоросли Украинской ССР. Киев, 1984. 334 с.
- [24] Эрлих П., Холм Р. Процесс эволюции. М., 1966. 330 с.
- [25] Braun A. Characeen (Armlencher - Gewachse) // Kryptogamen-Flora von Schleisen. Breslau, 1876. S. 353-411.
- [26] Ettl H. Grundriss der allgemainen Algologie. Jena, 1980. 549 S.
- [27] Feldmann J. Les types biologiques d'Algues marines benthiques // Bull. Soc. Bot. France, 1966. P. 45-60.
- [28] Hasslow O.J. Sveriges Characeer // Bot. Notiser. 1931. P. 63-136.
- [29] Hasslow O.J. Einige Characeenbestimmungen // Bot. Notiser. 1939. S. 295-301.
- [30] Olsen S. Danish Charophyta. Kobenhavn. 1944. 244 p.
- [31] Raunkier C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. P. 2-104.
- [32] Urban Z., Kalina T. Systema evoluce nizsich roslin. Praha, 1980. 417 s.