

## ЦВЕТЕНИЕ РЯСКОВЫХ (*Lemnaceae* S.F. Gray) В СИБИРИ: БИОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

© 2021 г. О. А. Капитонова<sup>a, b, \*</sup>, С. А. Николаенко<sup>c</sup>

<sup>a</sup>Тобольская комплексная научная станция Уральского отделения Российской академии наук, Тобольск, Россия

<sup>b</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,  
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

<sup>c</sup>Институт проблем освоения Севера Федерального исследовательского центра Тюменский научный центр  
Сибирского отделения Российской академии наук, Тюмень, Россия

\*e-mail: kapoa.tkns@gmail.com

Поступила в редакцию 04.03.2020 г.

После доработки 26.05.2020 г.

Принята к публикации 12.11.2020 г.

На территории Сибири известно произрастание пяти видов сем. *Lemnaceae*: *Lemna gibba*, *L. minor*, *L. trisulca*, *L. turionifera*, *Spirodela polyrrhiza*. Дана характеристика их распространения в регионе и биоэкологических особенностей, приведены факты цветения и плодоношения. Показано, что генеративное размножение рясковых — нередкое явление и характерно для всех видов семейства, известных на территории региона. Наиболее часто цветение наблюдается у *Lemna trisulca* и *L. turionifera*, единичные случаи известны для *Spirodela polyrrhiza*. Почти все выявленные в Сибири популяции *Lemna gibba* содержали цветущие и плодоносящие растения. *L. minor* имеет ограниченное распространение в Сибири, случаи ее цветения редки. Генеративное размножение рясковых зафиксировано лишь в пресноводных водоемах (соленость 0.1–0.7‰) глубиной 0.1–0.7 м, с температурой поверхностного слоя воды +20—+33 °С, pH 5.96–9.30, не затененных древесно-кустарниковой и высокотравной растительностью.

**Ключевые слова:** *Lemna*, *Spirodela*, ряска, многокоренник, ароидные, гидрофильные растения, генеративное размножение

**DOI:** 10.31857/S0320965221020066

### ВВЕДЕНИЕ

*Lemnaceae* S.F. Gray — полностью гидрофильное семейство, объединяющее в своем составе погруженные в воду или свободноплавающие на ее поверхности травянистые растения (Landolt, 1986). Согласно современным представлениям, семейство содержит 38 видов, объединенных в пять родов, что подтверждено данными молекулярно-генетических исследований (Les et al., 2002). На территории России известно произрастание 10 видов рясковых, объединенных в три рода (Черепанов, 1995; Лисицына, Папченко, 2000;

Щербаков, 2010). В пределах Сибири выявлено пять видов этого семейства: *Lemna gibba* L., *L. minor* L., *L. trisulca* L., *L. turionifera* Landolt, *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. (Власова, 2005; Капитонова, 2019).

Представители семейства являются самыми маленькими в мире цветковыми растениями, достигшими в результате гидрофильной эволюции крайней степени редукции всех своих органов. Их считают неотеническими формами, произошедшими от предков современного тропического рода *Pistia* (Ростовцев, 1905; Тахтаджян, 1966), который имеет монофилетическое происхождение с *Lemnaceae* и представляет собой сестринскую группу по отношению к этому семейству (Stockey et al., 1997). Установленное близкое родство рясковых с ароидными (Rothwell et al., 2004; Cabrera et al., 2008) дает основание рассматривать их как подсемейство *Lemnoideae* в составе сем. *Araceae* Juss. (Les et al., 2002), что реализовано в рамках последнего варианта системы классификации цветковых растений APG IV (Chase et al., 2016).

Известно, что ряски способны чрезвычайно быстро размножаться вегетативно за счет дочерних

**Сокращения:** ед. — единично, л. — левый кармашек, м. — мало, об. — обильно, пл. — плоды, пр. — правый кармашек, цв. — цветки, “?” — образцы, для которых не отмечена локализация генеративных органов, ОПП — общее проективное покрытие в пределах сообщества; ТК — гербарий им. П.Н. Крылова Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск), TMN — гербарий Института проблем освоения Севера (г. Тюмень), ТКНС — гербарий Тобольской комплексной научной станции Уральского отделения Российской академии наук (г. Тобольск), *t* — температура воды, *S* — соленость воды, *D* — глубина воды.

фрондов (листецов). Так, время удвоения по сухому веществу для ряски малой составляет 5–6 сут, по количеству листецов 2–3 сут (Лукина, 1977). В то же время сведений о генеративном способе размножения рясковых очень мало. Считалось, что цветение рясковых — явление крайне редкое (Иванова, 1970; Иконников, 1979; Цвелев, 1996; Azer, 2013) и такие случаи специально регистрировали (Иванова, 1970; Жмылёв и др., 1995). По мере накопления данных об этом (Матвеев, 1977; Лукина, 1984; Landolt, 1986; Капитонова, 2000) стало очевидным, что генеративное размножение рясок — “явление обычное, хотя и не ежегодное в пределах одной популяции” (Кузнецов, Заиченко, 1979, с. 28). Однако, если для территории Европы, в том числе европейской части России, случаи цветения этих растений уже описаны, то для азиатской части нашей страны это явление все еще относится к категории малоизученных.

Первые сведения о цветении Lemnaceae на территории Сибири, вероятно, следует отнести к данным П.Н. Крылова (1929), который указывал на один наблюдаемый им случай цветения *L. minor* и один случай цветения *L. trisulca*, однако в обоих случаях без указания местонахождения. В отношении *Spirodela polyrhiza* автор отмечает, что “с цветами не наблюдалось” (Крылов, 1929, с. 542). В работе В.Ф. Тарасевич (1990) имеются сведения об найденном ею в гербарии Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН образце *Lemna gibba*, собранном П.П. Грищенко в устье р. Тавда (Тюменская обл.) в августе 1985 г. и содержащем цветущие экземпляры ряски горбатой. Н.И. Науменко (2008) отмечает неоднократно и обильное цветение *L. minor* и *L. trisulca* в озерах Курганской обл. и Северного Казахстана, однако без указания конкретных местонахождений. В июне 1998 г. им найдена “цветущая *L. turionifera* на юге Тюменской обл.” (Науменко, 2008, с. 234). В результате специально проведенных в 2012 г. исследований распространения *L. turionifera* и *L. gibba* на территории Ханты-Мансийского автономного округа — Югры (ХМАО-Югра) Н.Л. Панкова (2013) обнаружила в одном из водоемов цветущие растения ряски горбатой, однако вновь без указания конкретного места.

Таким образом, к настоящему времени о цветении рясковых на территории Сибири имеются немногочисленные и в основном не конкретизированные сведения. Изучение этого явления в указанном регионе не имело систематического характера, нет никаких сведений о плодоношении видов Lemnaceae на этой территории, не выяснены факторы, способствующие генеративному размножению рясковых.

Цель работы — выявить и изучить случаи цветения и плодоношения представителей сем. Lemnaceae на территории Сибири и выяснить эколого-фитоценотические условия этих явлений.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основным материалом для исследования послужили сборы рясок и геоботанические описания авторов на территории Тюменской обл. (включая автономные округа) за 2016–2019 гг. Также изучены гербарные коллекции, охватывающие районы Восточной и Западной Сибири, Северного Казахстана, Средней Азии (ТК, TMN, ряд частных гербариев). Всего изучено свыше 175 гербарных образцов рясковых.

При проведении полевых исследований в местах сбора образцов рясок геоботанические описания проводили по общепринятым методам (Миркин и др., 2002). В пределах описываемого фитоценоза измеряли ряд физико-химических параметров биотопа: температуру и pH воды с помощью портативного pH-метра ИТ-1101 в комплекте с электродом ЭКС-10609/7-K80.12, концентрацию растворенных солей — солемером ST 20S, глубину воды — деревянной рейкой с делениями через 5 см. В полевых условиях ряски предварительно просматривали под лупой при увеличении  $\times 10$ .

В лабораторных условиях свежие сборы рясок, а также гербарные образцы изучали с помощью микроскопа МСП-1 (вариант 22). При обнаружении цветущих или плодоносящих растений определяли расположение генеративных органов относительно продольной оси фронда (в левом или правом почечном (боковом) кармашке), подсчитывали количество семян в плоде. Для четырех изученных образцов расположение генеративных органов нами не зафиксировано, отмечен лишь факт цветения или плодоношения растений; эти образцы в цитируемых гербарных этикетках отмечены знаком вопроса. Еще один образец со знаком вопроса — сбор П.П. Грищенко, процитированный в работе В.Ф. Тарасевич (1990) без уточнения расположения генеративных органов рясок. Цветущие и плодоносящие экземпляры рясок фотографировали с помощью цифровой камеры Levenhuk M800 PLUS.

Гербарный материал хранится в Институте проблем освоения Севера Тюменского научного центра СО РАН (TMN) и гербарии Тобольской комплексной научной станции Уральского отделения РАН.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Из всего количества изученных гербарных образцов рясковых в 41 из них (примерно в каждом четвертом образце) обнаружены цветущие и плодоносящие растения разных видов рясок, причем на одном гербарном листе могло присутствовать сразу несколько видов сем. Lemnaceae, находящихся в состоянии бутонизации, цветения или плодоношения. В это число не входят сведения из литературных источников, в которых отсутствуют точные данные о местонахождении цветущих растений рясковых. Ниже приведен перечень образцов с данными о их местонахождении, полу-

ченными с этикеток сборов (также см. Сокращения).

1. *Lemna minor* L. Около Аркатьевой. 21.07.1886 г. П.Н. Крылов; ТК (2 гербарных листа), переопределено на *L. turionifera* Landolt, цв. (?).

2. *L. minor*. Ишимск. окр. Около дер. Афонькиной, 55.5° с.ш. и 39° в.д., болото. 21.07.1927 г. П. Крылов и Л. Сергиевская; ТК, переопределено на *L. turionifera*, цв. (?).

3. *L. minor*. Бурятская АССР, Селенгинский р-н, окр. оз. Шучье, в болотце. 02.08.1958. Л.П. Сергиевская и З.Г. Шункова; ТК, переопределен на *L. turionifera*, цв. (?).

4. *L. gibba* L. Тюменская обл., устье р. Тавда, 19.08.1985, П.П. Грищенко; МНА (Тарасевич, 1990), цв. (?).

5. *L. turionifera* + *L. trisulca* L. Тюменская обл., Исетский р-н, окр. с. Ботники, болото, 06.06.1998. Хозяинова Н.В., Глазунов В.А., Науменко Н.И.; TMN, *L. turionifera*: цв. (л., пр.), м., *L. trisulca*: цв. (л.), ед.

6. *L. turionifera*. Новосибирская обл., Карасукский р-н, оз. Кротово, 23.08.2015. Максимова А.Ю., опр. Капитонова О.А.; гербарий А.Ю. Максимовой, пл. (?).

7. *L. turionifera*. Тюменская обл., Уватский р-н, 6 км к ЮЗ от с. Горнослинкино, 58.7217° с.ш., 68.6981° в.д., мелководье р. Иртыш, 16.06.2016. Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (л.), м.

8. *L. turionifera* + *L. trisulca*. Тюменская обл., г. Тобольск, 58.1946° с.ш., 68.2331° в.д., водоем возле паромной переправы, 05.07.2016. Капитонова О.А.; ТКНС, *L. turionifera*: цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), м., *L. trisulca*: цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), об., ОПП 100%.

9. *L. gibba*. Тюменская обл., Уватский р-н, окр. с. Горнослинкино, 58.7720° с.ш., 68.7642° в.д., мелководье р. Иртыш, 05.07.2017. Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), об.

10. *L. gibba*. ХМАО-Югра, Ханты-Мансийский р-н, правый берег р. Иртыш, карьер, 60.6397° с.ш., 69.8930° в.д., 08.07.2016. Николаенко С.А.; TMN, пл. (л., пр.), м.

11. *L. gibba*. ХМАО-Югра, Октябрьский р-н, пос. Мал. Атлым, левый берег р. Тошманки, 62.2144° с.ш., 67.0027° в.д., 14.07.2016. Николаенко С.А.; TMN, цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), об.;  $t\ 24^{\circ}\text{C}$ ,  $D\ 0.3\text{--}0.5\ \text{м}$ .

12. *L. turionifera*. ХМАО-Югра, Октябрьский р-н, о-в напротив пос. Мал. Атлым, пойменное озеро, 62.2036° с.ш., 66.8227° в.д., 13.07.2016. Николаенко С.А.; TMN, цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), м.;  $t\ 26^{\circ}\text{C}$ ,  $D\ 0.1\text{--}0.4$ .

13. *L. minor*. Тюменская обл., Упоровский р-н, 2.5 км к СВ от д. Черная, 56.3524° с.ш., 66.3670° в.д., торфяник, 01.08.2017. Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (л.), ед., ОПП 60%.

14. *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. Тюменская обл., окр. г. Тюмень, оз. Кыртыма, 56.9936° с.ш.,

65.8329° в.д., 08.08.2017. Николаенко С.А.; TMN, цв. (л., пр.), об.;  $t\ 30^{\circ}\text{C}$ ,  $D\ 0.2\text{--}0.7\ \text{м}$ .

15. *L. turionifera*. Тюменская обл., Вагайский р-н, в 0.5 км к югу от пос. Первомайский, 57.3951° с.ш., 69.0564° в.д., пруд, 14.08.2017. Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (л., пр.), ед., ОПП 90%.

16. *L. trisulca*. Тюменская обл., Сладковский р-н, в 0.5 км к югу от дер. Таволжан, 55.3361° с.ш., 70.1517° в.д., обводненная выемка, 20.06.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (л., пр.), об.; pH 8.36,  $t\ 22^{\circ}\text{C}$ ,  $S\ 0.3\%$ ,  $D\ 0.3\ \text{м}$ , ОПП 30%.

17. *L. trisulca*. Тюменская обл., Бердюжский р-н, в 4 км к ЮВ от с. Зарослое, 55.4444° с.ш., 68.6412° в.д., придорожный водоем, 11.07.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), об. ОПП 100%.

18. *L. trisulca*. Тюменская обл., Казанский р-н, в 3.5 км к СЗ от д. Новоалександровка, 55.4147° с.ш., 68.8158° в.д., восточный берег оз. Сиверга, протока, 13.07.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (пр.), м.; pH 8.14,  $t\ 23^{\circ}\text{C}$ ,  $S\ 0.7\%$ ,  $D\ 0.25\ \text{м}$ , ОПП 95%.

19. *L. turionifera* + *L. trisulca*. Тюменская обл., г. Тобольск, 58.1611° с.ш., 68.2597° в.д., 17.07.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, *L. turionifera*: цв. (л., пр.), м., *L. trisulca*: цв. (л., пр.), м.; pH 6.72,  $t\ 33^{\circ}\text{C}$ ,  $S\ 0.1\%$ ,  $D\ 0.4\ \text{м}$ , ОПП 100%.

20. *L. minor* + *L. turionifera* + *L. trisulca*. Тюменская обл., г. Тобольск, 58.1620° с.ш., 68.2596° в.д., 17.07.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, *L. minor*: цв. (л., пр.), об.; *L. turionifera*: цв. (л., пр.), пл. (л.), м.; *L. trisulca*: цв. (л.), пл. (пр.), м.; pH 5.96,  $t\ 31^{\circ}\text{C}$ ,  $S\ 0.2\%$ ,  $D\ 0.3\ \text{м}$ , ОПП 100%.

21. *L. minor* + *L. turionifera* + *L. trisulca* + *S. polyrrhiza*. Тюменская обл., г. Тобольск, 58.1626° с.ш., 68.2601° в.д., 17.07.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, *L. minor*: цв. (л., пр.), м.; *L. turionifera*: цв. (л., пр.), пл. (л.), м.; *L. trisulca*: цв. (л.), пл. (л., пр.), м., *S. polyrrhiza*: цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), ед.; pH 5.86,  $t\ 31^{\circ}\text{C}$ ,  $S\ 0.1\%$ ,  $D\ 0.5\ \text{м}$ , ОПП 100%.

22. *L. minor* + *L. turionifera* + *L. trisulca* + *S. polyrrhiza*. Тюменская обл., г. Тобольск, 58.1770° с.ш., 68.2210° в.д., 18.07.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, *L. minor*: цв. (пр.), м.; *L. turionifera*: цв. (пр.), м.; *L. trisulca*: цв. (пр.), м., *S. polyrrhiza*: цв. (л.), ед.; pH 6.24,  $t\ 32^{\circ}\text{C}$ ,  $S\ 0.2\%$ ,  $D\ 0.2\ \text{м}$ , ОПП 100%.

23. *L. turionifera*. Тюменская обл., Тобольский р-н, в 8 км к северу от с. Абалак, 58.2084° с.ш., 68.5861° в.д., пруд, 19.07.2018. Капитонов В.И., Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (л., пр.), м.

24. *L. minor* + *L. turionifera* + *S. polyrrhiza*. Тюменская обл., Тобольский р-н, дер. Савина, 58.2090° с.ш., 68.2164° в.д., 21.07.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, *L. minor*: цв. (л., пр.), м.; *L. turionifera*: цв. (л., пр.), м.; *S. polyrrhiza*: цв. (пр.), ед.; pH 8.15,  $t\ 24^{\circ}\text{C}$ ,  $S\ 0.2\%$ ,  $D\ 0.5\ \text{м}$ , ОПП 95%.

25. *L. minor* + *L. turionifera* + *L. trisulca*. Тюменская обл., Тобольский р-н, дер. Савина, 58.2145° с.ш., 68.2150° в.д., 21.07.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, *L. minor*: цв. (л., пр.), м.; *L. turionifera*: цв. (пр.), м.; *L. trisulca*: цв. (пр.), пл. (л.), м.; pH 6.18,  $t\ 23^{\circ}\text{C}$ ,  $S\ 0.2\%$ ,  $D\ 0.5\ \text{м}$ , ОПП 100%.

26. *L. minor* L. Тюменская обл., Тобольский р-н, дер. Савина, старица, 21.07.2018. Капитонова О.А.; ТКС, цв. (пр.), м.; рН 9.30,  $t$  25°C,  $S$  0.2‰,  $D$  0.3 м, ОПП 70%.

27. *L. turionifera* + *L. trisulca*. Тюменская обл., г. Тобольск, 58.1830° с.ш., 68.2243° в.д., старица, 24.07.2018. Капитонова О.А.; ТКС, *L. turionifera*: цв. (л., пр.), м.; *L. trisulca*: цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), м.;  $D$  0.3 м, ОПП 100%.

28. *L. minor* + *L. trisulca*. Тюменская обл., г. Тобольск, 58.1650° с.ш., 68.2369° в.д., озеро, 24.07.2018. Капитонова О.А.; ТКС, *L. minor*: цв. (л., пр.), м.; *L. trisulca*: цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), м.; рН 6.34,  $t$  25°C,  $S$  0.3‰,  $D$  0.3 м, ОПП 100%.

29. *L. turionifera* + *L. trisulca*. Тюменская обл., с. Уват, 59.1493° с.ш., 68.9093° в.д., старица, 01.08.2018. Капитонова О.А.; ТКС, *L. turionifera*: цв. (л., пр.), м.; *L. trisulca*: цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), м., ОПП 100%.

30. *L. trisulca*. Тюменская обл., Сладковский р-н, в 0.5 км к югу от дер. Таволжан, 55.3361° с.ш., 70.1517° в.д., копань, 08.08.2018. Капитонова О.А.; ТКС, пл. (л., пр.), ед.; рН 8.46,  $t$  27°C,  $S$  0.3‰,  $D$  0.2 м, ОПП 95%.

31. *L. trisulca*. Тюменская обл., Сладковский р-н, в 0.2 км к северу от дер. Михайловка, 55.2691° с.ш., 70.0874° в.д., пруд, 08.08.2018. Капитонова О.А.; ТКС, пл. (л., пр.), ед.; рН 8.48,  $t$  24°C,  $S$  0.4‰,  $D$  0.1 м, ОПП 100%.

32. *L. trisulca*. Тюменская обл., Ярковский р-н, водоем на берегу оз. Тамырлы, 57.4825° с.ш., 67.4604° в.д., 17.06.2019. Капитонов В.И., Капитонова О.А.; ТКС, цв. (пр.), пл. (пр.), м.

33. *L. trisulca*. Тюменская обл., Вагайский р-н, в 600 м к северу от дер. Доронина, 58.0285° с.ш., 69.2827° в.д., 27.06.2019. Капитонова О.А.; ТКС, цв. (пр.), пл. (пр.), м., ОПП 75%.

34. *L. trisulca*. Тюменская обл., Вагайский р-н, в 2.5 км к востоку от дер. Бегишево, 58.0477° с.ш., 69.1432° в.д., 27.06.2019. Капитонов В.И., Капитонова О.А.; ТКС, цв. (пр.), пл. (пр.), м.

35. *L. turionifera* + *L. trisulca*. Тюменская обл., Тобольский р-н, в 0.4 км к югу от дер. Байгара, 58.0236° с.ш., 68.8439° в.д., 03.07.2019. Капитонова О.А.; ТКС, *L. turionifera*: цв. (л., пр.), м.; *L. trisulca*: цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), м.;  $t$  20°C,  $S$  0.2‰,  $D$  0.4 м, ОПП 95%.

36. *L. turionifera* + *L. trisulca*. Тюменская обл., Тобольский р-н, в 0.3 км к югу от дер. Байгара, 58.0245° с.ш., 68.8442° в.д., 03.07.2019. Капитонова О.А.; ТКС, *L. turionifera*: цв. (л., пр.), м.; *L. trisulca*: цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), об.;  $t$  20°C,  $S$  0.2‰,  $D$  0.2 м, ОПП 100%.

37. *L. turionifera* + *L. trisulca*. Тюменская обл., Тобольский р-н, в 1.1 км к ЮЗ от дер. Байгара, 58.0216° с.ш., 68.8277° в.д., 03.07.2019. Капитонова О.А.; ТКС, *L. turionifera*: цв. (л., пр.), м.; *L. trisulca*: цв. (л., пр.), пл. (л., пр.); ОПП 90%.

38. *L. turionifera*. Тюменская обл., г. Тобольск, мелиоративный канал, 19.07.2019. Капитонова О.А.; ТКС, цв. (л.), ед.; ОПП 60%.

39. *L. trisulca*. Тюменская обл., Тобольский р-н, окр. пос. Прииртышский, озеро, 21.07.2019. Капитонова О.А.; ТКС, цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), м.; ОПП 90%.

40. *L. turionifera*. Тюменская обл., Ярковский р-н, окр. с. Аксарина, 57.7534° с.ш., 67.2687° в.д., копань, 23.07.2019. Николаенко С.А.; ТМН, цв. (л., пр.), об.;  $t$  24°C,  $D$  0.1–0.4 м.

41. *L. turionifera* + *S. polyrrhiza*. Тюменская обл., Уватский р-н, окр. с. Тугалово, 59.7657° с.ш., 69.7208° в.д., 06.08.2019. Николаенко С.А.; ТМН, *L. turionifera*: цв. (л.), м.;  $t$  23°C,  $D$  0.4–0.6 м.

Наибольшее число образцов с цветущими растениями выявлено для *L. turionifera* и *L. trisulca*, плодоносящих — для *L. trisulca* (табл. 1). В целом, выявлено 84 случая генеративного размножения всех пяти видов рясковых, известных в Сибири, образцов с плодоносящими растениями оказалось в 2 раза меньше, чем с цветущими. В некоторых гербарных образцах зафиксировано цветение сразу нескольких видов рясковых. Так, в трех пойменных водоемах г. Тобольск (образцы под № 20, 24 и 25) в состоянии генеративного размножения отмечено сразу три вида этого семейства, в двух образцах (№ 21 и 22), также собранных в пойме р. Иртыш в пределах г. Тобольск, — четыре вида; еще девять образцов содержали по два вида, находящихся в состоянии цветения или плодоношения.

Цветки или плоды рясковых обнаружены и в левых, и в правых кармашках фрондов. Для многих образцов в расположении генеративных органов не выявлено какой-либо закономерности — с равной вероятностью они были сосредоточены в обоих кармашках. Часто в одном сборе обнаруживали растения и в цветущем, и в плодоносящем состоянии.

Генеративное размножение рясковых выявлено в южных лесостепных, подтаежных и в северных таежных районах Сибири (рис. 1). Наиболее северный пункт, где было зафиксировано цветение рясковых, — окрестности пос. Мал. Атлым (Октябрьский р-н, ХМАО-Югра), чуть севернее 62° с.ш., где обнаружены цветущие растения *L. turionifera* и *L. gibba* (Глазунов, Николаенко, 2018). Окрестности оз. Щучье в Селенгинском р-не Бурятии (51.4° с.ш., 106.5° в.д.), где Л.П. Сергиевской и З.Г. Шунковой собрана цветущая *L. turionifera* (гербарий ТК), являются наиболее восточным пунктом, где обнаружены цветущие рясковые.

Значения физико-химических параметров экотопов в местах произрастания цветущих рясковых варьировали в широких пределах. Глубина воды в таких водоемах, как правило, была 0.1–0.7 м и хорошо прогревалась в летний период. Значения рН находились в пределах 5.96–9.30. Температура воды под цветущими растениями (в момент отбора проб) колебалась от 20 до 33°C. Цветение рясковых всегда наблюдали на открытых участках водоемов, не затененных прибрежной древесно-кустарниковой или высокотравной растительностью.



**Таблица 1.** Число гербарных образцов с цветущими и плодоносящими растениями сем. Lemnaceae и локализация их генеративных органов

| Вид                         | Генеративные органы и их локализация |     |         |   |       |       |     |         |   |       | Всего случаев цветения<br>и плодоношения |
|-----------------------------|--------------------------------------|-----|---------|---|-------|-------|-----|---------|---|-------|------------------------------------------|
|                             | цветки                               |     |         |   |       | плоды |     |         |   |       |                                          |
|                             | л.                                   | пр. | л., пр. | ? | всего | л.    | пр. | л., пр. | ? | всего |                                          |
| <i>Lemna minor</i>          | 1                                    | 2   | 5       | 0 | 8     | 0     | 0   | 0       | 0 | 0     | 8                                        |
| <i>L. turionifera</i>       | 3                                    | 2   | 15      | 3 | 23    | 2     | 0   | 2       | 1 | 5     | 28                                       |
| <i>L. gibba</i>             | 0                                    | 0   | 2       | 1 | 3     | 0     | 0   | 3       | 0 | 3     | 6                                        |
| <i>L. trisulca</i>          | 3                                    | 6   | 11      | 0 | 20    | 1     | 4   | 12      | 0 | 17    | 37                                       |
| <i>Spirodela polyrrhiza</i> | 1                                    | 1   | 2       | 0 | 4     | 0     | 0   | 1       | 0 | 1     | 5                                        |
| Всего                       | 8                                    | 11  | 35      | 4 | 58    | 3     | 4   | 18      | 1 | 26    | 84                                       |

Примечание. л. — левый почечный кармашек, пр. — правый почечный кармашек, “?” — локализация генеративных органов не отмечена.

Все цветущие и плодоносящие растения произрастали в пресных водах (концентрация растворенных солей была  $\leq 0.7\text{‰}$ ). Так, 20 июня и 8 августа 2018 г. в обводненной копани с пресной водой (соленость  $0.3\text{‰}$ ), находящейся на берегу оз. Соленое (Сладковский р-н, окр. дер. Таволжан), мы наблюдали цветение *L. trisulca*, однако в 200 м от копани, в оз. Соленое с соленостью воды  $6.1\text{‰}$ , этот вид, имея такое же высокое проективное покрытие ( $95\text{--}100\%$ ), не цвел.

В основном цветение рясковых наблюдали в составе маловидовых сообществ водных растений с доминированием разных видов рясок и их высоким обилием. Кроме них в составе фитоценозов присутствовали еще один–шесть видов гидрофитов с проективным покрытием  $\leq 25\%$ , но в ряде случаев достигающим  $40\text{--}60\%$ , иногда  $80\%$  (сообщества с доминированием *Stratiotes aloides* L. и *Utricularia vulgaris* L.).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Явление цветения и плодоношения рясковых издавна привлекало к себе внимание исследователей, и к настоящему времени генеративная сфера этих растений хорошо изучена. Согласно мнению многих авторов, она представлена крайне редуцированным соцветием ароидных, которое состоит из двух мужских и одного женского цветков, развивающихся в боковых кармашках фронда (Ростовцев, 1905; Иванова, 1970; Landolt, 1986). Соцветие окружено пленчатой спатой — редуцированным покрывалом ароидных. Плод может содержать от одного до нескольких семян, на поверхности которых отчетливо видны  $10\text{--}18$  продольных ребер (Landolt, 1986; Жмылёв и др., 1995). Считается, что соцветия развиваются лишь в одном из боковых кармашков фронда, чаще всего в левом (Леонова, 1982), реже — в обоих кармашках одновременно (Жмылёв и др., 1995), а в расположении цветоносных кармашков может

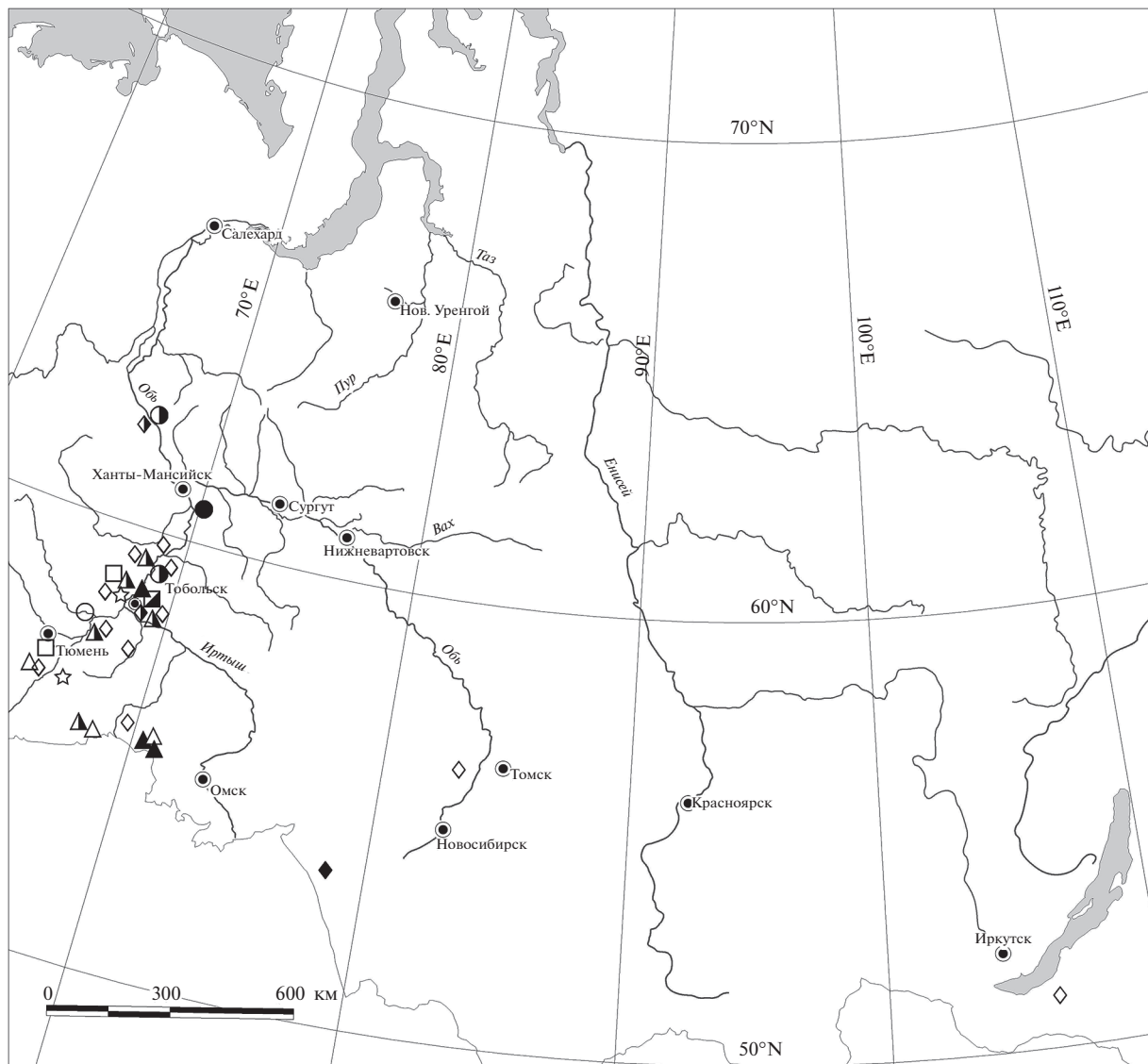
наблюдаться как зеркальная, так и перевернутая симметрия (Иванова, 1970).

Изученные нами образцы показали, что в пределах одной популяции соцветия с равной вероятностью формировались как в левом, так и в правом кармашке, при этом не удалось выявить какую-либо закономерность в локализации генеративных органов рясковых. У всех рясок к моменту цветения фронды становились значительно мельче, особенно это было заметно у *Lemna trisulca*. У *L. gibba* нами зафиксированы случаи одновременного развития в одном кармашке и дочернего фронда, и соцветия, причем дочерний фронд находился в состоянии цветения, в то время как в самом материнском растении развивался плод в том же самом кармашке.

По мнению Питерса (2013), цветение Lemnaceae — стресс-индуцированное явление, однако до сих пор не установлены экологические условия, которые вызывают переход растений к генеративному размножению (Жмылёв и др., 1995). Условия, при которых мы наблюдали цветение рясок, показывали широкие колебания значений измеряемых абиотических факторов. Предположительно, стимулирующие цветение рясковых факторы — повышенные температура воды и освещенность, но не до экстремально высоких значений, к биотическим факторам можно отнести переуплотнение популяции.

Согласно нашим наблюдениям, произрастающие в Сибири виды рясковых обладают не только видоспецифическими характеристиками морфологического строения и географического распространения, но и имеют некоторые свойственные им особенности генеративного размножения.

*Lemna minor* считается гемикосмополитным плюризональным видом, широко распространенным в Сибири (Ковтонюк, 1987). Растения этого вида имеют обратнойцевидные, немного асимметричные фронды зеленого или светло-зеленого (салатового) цвета, с обеих сторон плос-



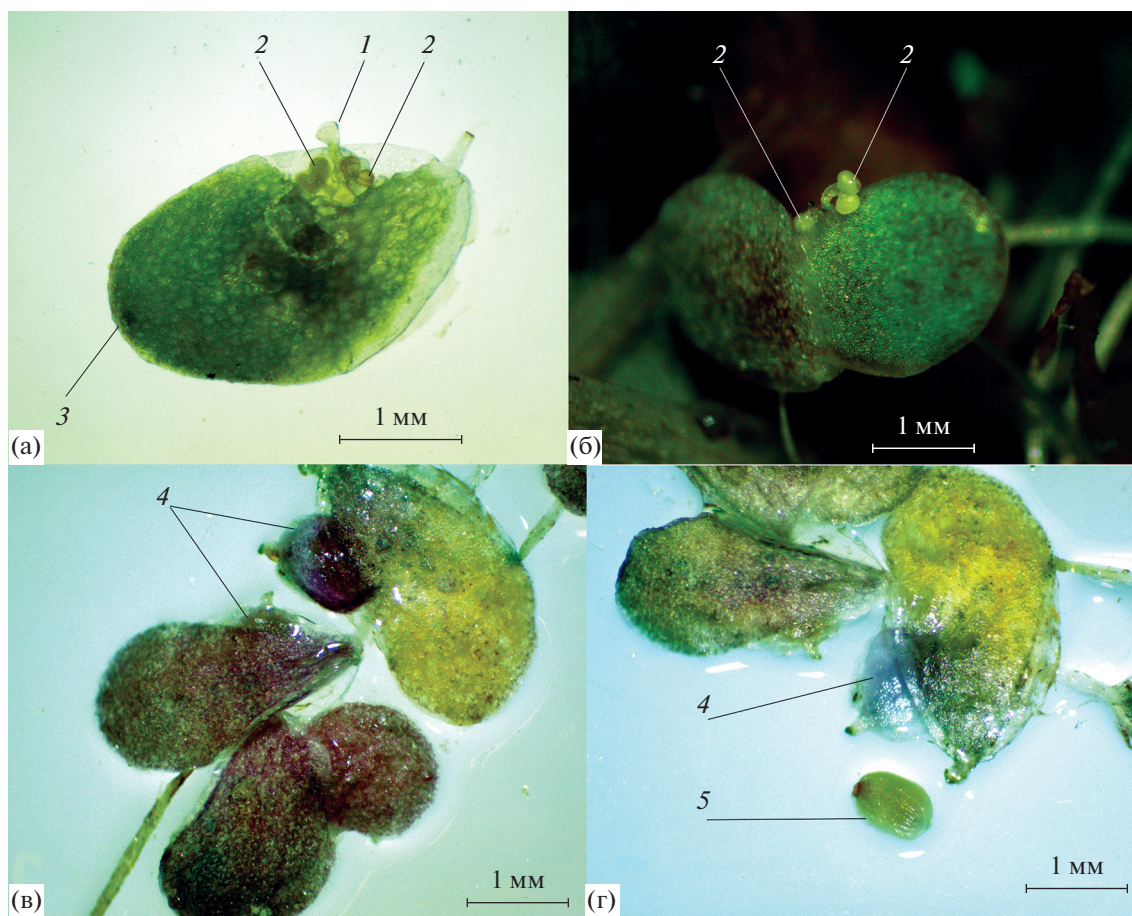
**Рис. 1.** Карта-схема находок цветущих и плодоносящих видов Lemnaceae на территории Сибири: ☆ — *Lemna minor*, ○ — *L. gibba*, △ — *L. trisulca*, ◇ — *L. turionifera*, □ — *Spirodela polyrrhiza*; незакрашенные значки — цветущие образцы, закрашенные — плодоносящие образцы, наполовину закрашенные — цветущие и плодоносящие.

кие, сверху немного килеватые, с немногими бугорками вдоль киля, причем апикальный бугорок отчетливо крупнее остальных. Длина фронда составляет 1–8(10) мм, ширина 0.6–5 мм (Landolt, 1986; Wolff, Landolt, 1994), однако, в природных условиях они обычно значительно мельче: длина чаще всего не превышает 2–6(7) мм.

Ряску малую долгое время считали в Сибири единственным из плавающих на поверхности воды видов этого рода даже после того, как обнаружено произрастание в регионе *L. turionifera* (Волобаев, 1992), обитающей в континентальных районах Северной Америки и Евразии (Landolt, 1975, 1986). Просмотр гербарного материала по Сибири (ТК) показал, что многие сборы, определенные как *L. minor*, на самом деле относятся к

*L. turionifera*. Материалы собственных исследований также свидетельствуют в пользу широкого распространения в Сибири *L. turionifera*, тогда как *L. minor* встречается гораздо реже. Этот вид более теневынослив и чаще, чем *L. turionifera*, отмечается в условиях затенения древесно-кустарниковой и высокотравной растительностью.

Для *Lemna minor* характерна протогиния, отмеченная и другими авторами (Леонова, 1982; Жмылёв и др., 1995): сначала из кармашка появляется пестичный цветок, затем один из тычиночных, через некоторое время — второй тычиночный цветок (рис. 2а). За все время наблюдений мы обнаружили лишь восемь случаев цветения растений этого вида и ни одного случая плодоношения (табл. 1). По-видимому, это связано не только с



**Рис. 2.** Генеративные органы рясковых: а — соцветие *L. minor* в правом почечном кармашке (стенка кармашка разорвана и отогнута), б — соцветие *L. turionifera* в левом почечном кармашке, в — плодоносящие растения *L. gibba*, плоды расположены в правых кармашках, г — односемянный плод *L. gibba* в левом кармашке (семя вынуто из плода). 1 — рыльце пестичного цветка, 2 — тычинка, 3 — апикальный бугорок, 4 — плод, 5 — семя.

редкостью данного вида на территории Сибири, но и с условиями, в которых он обитает в регионе: затененностью и часто относительно низкой температурой воды (обводненные участки залесенных болот, заболоченные леса). Цветение *L. minor* можно наблюдать лишь в более благоприятных условиях, где она чаще всего произрастает в совместных сообществах с другими рясковыми, имея при этом невысокое обилие.

*L. turionifera* по своим морфологическим характеристикам очень похожа на *L. minor*, однако имеется ряд существенных отличий. Фронды *L. turionifera* обычно небольшие (2–4 мм длины и 0.8–3.5 мм ширины), слегка толстоватые, часто округлые; если более вытянутые, то цвет у них темно-зеленый, оливковый, обычно с красной пигментацией, более интенсивной в базальной части нижней стороны фронды. На верхней поверхности фронды 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). В Сибири этот вид распространен почти повсеместно, за исключением арктических широт. Цветущие растения *L. turionifera* (рис. 2б) встречались чаще, чем плодоносящие: всего отмечено 23 случая цветения и пять случаев плодоношения. Как и для *L. minor*, для него характерна протогиния. Плоды односемянные.

*Lemna gibba* имеет округлые или обратнояйцевидные цельнокрайние, снизу шарообразно выпуклые фронды 3–7 мм длиной, 2.5–5 мм шириной, желто-зеленого цвета с крупными воздухоносными полостями, хорошо заметными с нижней стороны. Также отличительный признак вида — наличие красной пигментации, сосредоточенной в основном с нижней стороны по периферии фронды (а не в базальной части, как у *L. turionifera*) (Landolt, 1986). На территории Сибири распространение вида пока ограничено Западной Сибирью, где он отмечен в Курганской (Науменко, 2008) и Тюменской областях (Тарасевич, 1990;

Глазунов и др., 2017; Капитонова, 2018), ХМАО-Югре (Панкова, 2013, 2014). Полученные данные говорят о расширении в последнее время ареала вида в Западной Сибири, как в северном, так и в восточном направлениях.

Почти во всех местах находок *L. gibba* в Сибири она находилась в состоянии генеративного размножения (рис. 2в, 2г), что, вероятно, является подтверждением предположения о цветении рясок в стрессовых условиях (Pieterse, 2013). В настоящее время наиболее северное нахождение *L. gibba* — пос. Мал. Атлым (ХМАО-Югра), здесь отмечено обильное цветение и плодоношение вида. В период цветения фронды *L. gibba* обычно окрашиваются в яркий красно-фиолетовый цвет, причем не только с нижней, но с верхней стороны. Возможно, у растений этого вида существует связь между наступлением генеративного периода онтогенеза и выработкой ими антоциана для привлечения насекомых-опылителей, что может считаться подтверждением энтомофилии рясковых (Иванова, 1970). Также это, вероятно, связано с более интенсивным поглощением тепла для перехода к генеративной стадии развития, что особенно важно в экстремальных условиях существования у северной границы ареала этого макротермного вида. Соцветия и плоды *L. gibba* отмечены и в левых, и в правых кармашках. Для растений характерна протогиния (Иванова, 1970); плоды чаще всего содержали два семени, редко — три—четыре.

*L. trisulca* имеет существенные отличия от других рясок в морфологическом строении и экологии, что дает основание некоторым авторам рассматривать ее в рамках особого рода — *Staurogeton trisulcus* (L.) Schur (Цвелёв, 2000; Ковтонюк, 2012). Ряска трехдольная имеет зубчатые по краю фронды, самые крупные по сравнению с таковыми остальных представителей семейства в рассматриваемом регионе. Их длина вместе со стипой (ножкой, соединяющей отдельные фронды) достигает 5–20 мм, ширина — 2.5–5 мм. В отличие от остальных рясок, у растений *L. trisulca* щель почечного кармашка не совпадает с краем фронда. Растения полностью погружены в воду и всплывают на поверхность лишь во время цветения.

*L. trisulca* широко распространена по всей Сибири и лишь в арктических широтах встречается крайне редко (Толмачёв, 1963; Ковтонюк, 1987). Это наиболее северный вид семейства, недавно найденный в зоне северных гипоарктических тундр на п-ве Ямал (70° с.ш.) (Зарубина, 2016). Наиболее северные места произрастания вида в Сибири — на п-ве Таймыр (72° с.ш.) (Поспелова, Поспелов, 2006, 2016, 2020).

Цветение *L. trisulca* представляет собой любопытное явление в связи с происходящими в растениях морфологическими изменениями при наступлении генеративной стадии. Цветущие фронды ряски трехдольной значительно мельче вегетиру-

ющих, однако форма их не меняется. Они хорошо отличаются от других видов рясок не только своей формой, но и цветом: у *L. trisulca* фронды зеленого или ярко-зеленого цвета, тогда как у *L. minor* они светло-зеленые, у *L. turionifera* — темно-зеленые, оливковые. К признакам отличия особей *L. trisulca* от других видов рясок также относятся зубчатый край фронда, хорошо заметный при небольшом увеличении, и отсутствие бугорков на адаксиальной поверхности фронда. Кроме того, у цветущей ряски трехдольной фронды немного изогнуты, “кудрявятся” на поверхности воды, что, возможно, связано с необходимостью приподнять цветки над водой.

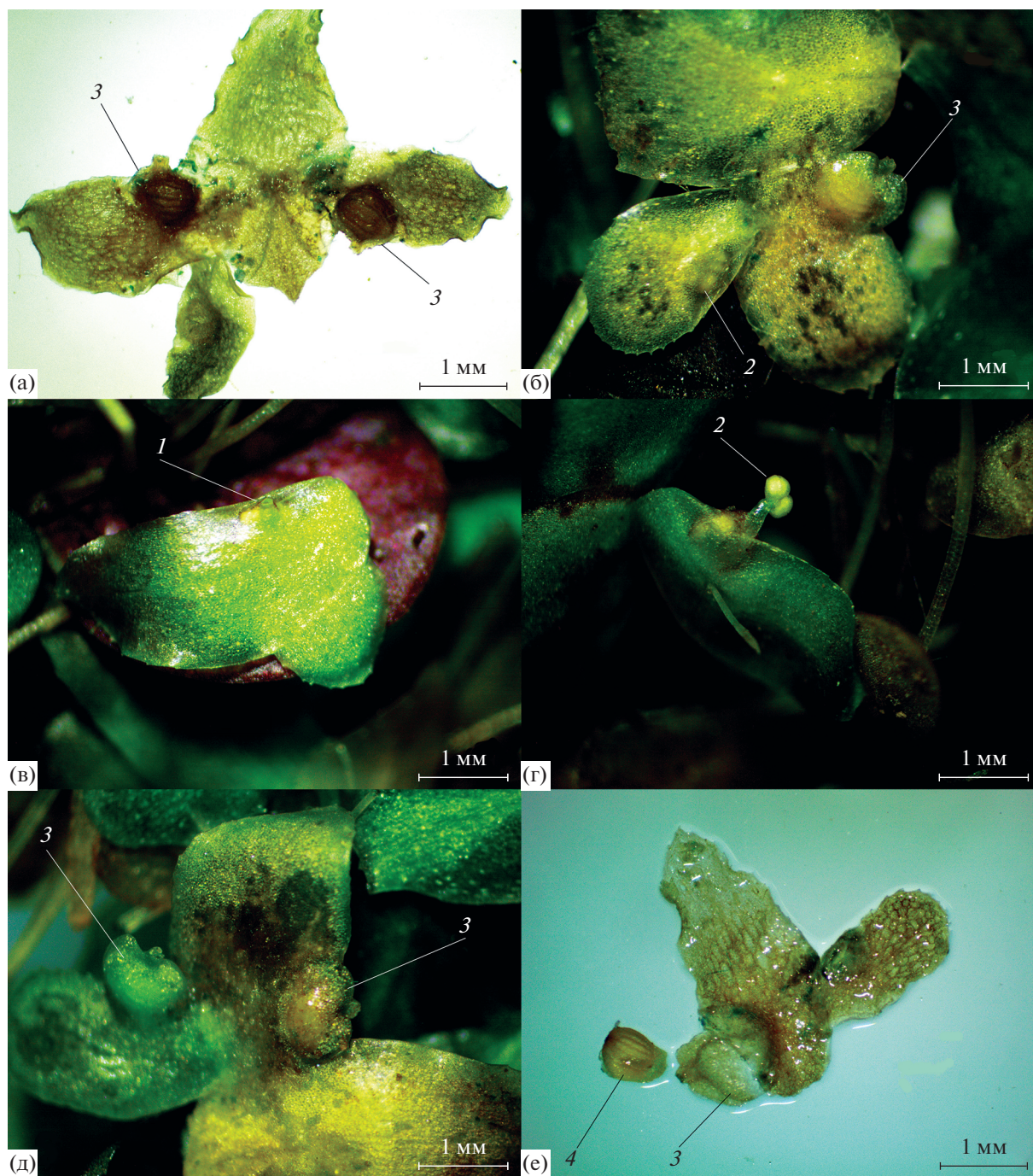
Этот вид оказался наиболее часто цветущим из всех произрастающих в Сибири рясковых. Соцветия могут закладываться в обоих кармашках. Как и для других рясок, для него характерна протогиния. Плод ~1 мм в поперечнике, с широким крылом в верхней части, содержит единственное семя (рис. 3).

*Spirodela polyrhiza* имеет плавающие на поверхности воды округлые, плотные, плоские, цельнокрайние фронды 3–8 мм длиной и 3–6 мм шириной (рис. 4). Верхняя сторона фронда зеленая, с хорошо различимыми дугообразными жилками, нижняя — красно-фиолетовая, с пучком корней. К осени в кармашках образуются округлые турионы (рис. 2б) в диаметре 2–3 мм (Иконников, 1979). В Сибири вид распространен в умеренных широтах, произрастает в пресной воде богатой биогенами.

Цветение *S. polyrhiza* можно отнести к редким явлениям: нам известно лишь четыре случая цветения вида в рассматриваемом регионе. Соцветия формировались как в левых (рис. 4а), так и в правых кармашках. Удалось обнаружить растения с формирующимися плодами. По-видимому, генеративное размножение многокоренника происходит значительно реже по сравнению с видами рода *Lemna*. Наши наблюдения на востоке европейской части России дали те же результаты: за все время, начиная с 90-х годов прошлого столетия, зафиксирован лишь один случай цветения многокоренника (Капитонова, 2001).

**Выводы.** Выявлено, что все пять видов рясковых, известных на территории Сибири, реализуют генеративный способ размножения. Наиболее северное местонахождение цветущих рясковых известно из окрестностей пос. Мал. Атлым (ХМАО-Югра, 62° с.ш.), наиболее восточное — в окрестностях оз. Щучье (Селенгинский р-н, Бурятия, 51.4° с.ш., 106.5° в.д.). Для широко распространенных в Сибири *Lemna turionifera* и *L. trisulca* цветение и плодоношение можно считать обычным явлением, особенно характерным для перенаселенных популяций. Часты случаи генеративного размножения у *L. gibba*, в последнее время расширяющей свой ареал в северном и восточном направлениях. Более редкие случаи





**Рис. 3.** Генеративные органы *L. trisulca*: а – “перевернутая” симметрия в локализации генеративных органов, расположенных в правых кармашках, б – расположение генеративных органов в левых кармашках, в – выход из почечного кармашка пестичного цветка (видно рыльце пестика), г – выход из почечного кармашка одного из тычиночных цветков (вид снизу), д – сформировавшиеся плоды в правых кармашках материнского и дочернего фрондов, е – плод с одним семенем (извлечено из плода). 1 – рыльце пестичного цветка, 2 – тычинка, 3 – плод, 4 – семя.

цветения зафиксированы у *L. minor*, распространение которой в регионе ограничено южными и западными районами. У широко распространенного в Сибири *Spirodela polyrhiza* генеративное размножение наблюдается крайне редко: выявлено четыре случая цветения и один случай плодоношения.

Случаи генеративного размножения рясковых зафиксированы лишь в пресноводных водоемах (соленость 0.1–0.7‰) с глубиной воды 0.1–0.7 м, температурой поверхностного слоя воды +20–+33°C, pH 5.96–9.30, не затененных прибрежной древесно-кустарниковой и высокотравной растительностью.



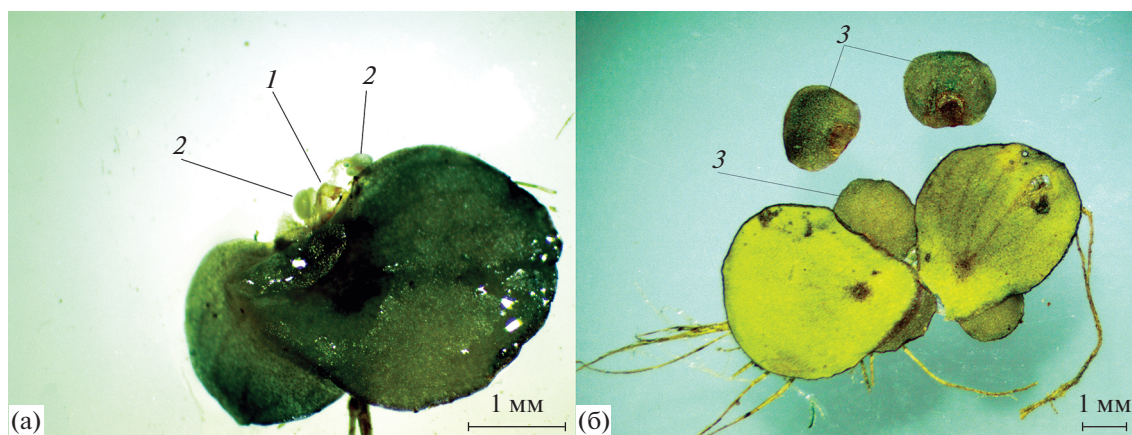


Рис. 4. *Spirodela polyrrhiza*: а — цветущее растение (край левого бокового кармашка отогнут), б — фронды с турионами. 1 — рыльце пестичного цветка, 2 — тычинка, 3 — турион.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Власова Н.В. 2005. Семейство Lemnaceae // Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения. Новосибирск: Наука. С. 318.
- Волобаев П.А. 1992. Дополнения к флоре гидрофильных растений Сибири // Бот. журн. Т. 77. № 5. С. 62.
- Глазунов В.А., Науменко Н.И., Хозяинова Н.В. 2017. Определитель сосудистых растений Тюменской области. Тюмень: ООО "РГ "Проспект".
- Глазунов В.А., Николаенко С.А. 2018. Новые данные о северных границах распространения некоторых видов растений в Западной Сибири // Труды XIV съезда РБО и конференции "Ботаника в современном мире". Т. 1. Махачкала: АЛЕФ. С. 123.
- Жмылёв П.Ю., Кривохарченко И.С., Щербаков А.В. 1995. Семейство рясковые // Биологическая флора Московской области. Вып. 10. Москва: Изд-во МГУ. С. 20.
- Зарубина Е.Ю. 2016. Флора разнотипных водоемов Бованенковского нефтегазоконденсатного месторождения (полуостров Ямал) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. ст. по материалам XV международ. науч.-практ. конф. Барнаул: Концепт. С. 78.
- Иванова И.Е. 1970. Некоторые особенности цветения и опыления рясок (Lemnaceae S. Gray) // Бот. журн. Т. 55. № 5. С. 649.
- Иконников С.С. 1979. Семейство Lemnaceae S.F. Gray — Рясковые // Флора европейской части СССР. Т. 4. Ленинград: Наука. С. 317.
- Капитонова О.А. 2000. Некоторые результаты изучения рясковых (Lemnaceae S. Gray) в Удмуртии // Вестн. Удмуртского ун-та. Сер. Биология. № 5. С. 3.
- Капитонова О.А. 2001. К анализу флоры высших водных растений Удмуртии // Вестн. Удмуртского ун-та. № 7. С. 92.
- Капитонова О.А. 2018. Ряска горбатая (*Lemna gibba*, Lemnaceae) — чужеродный вид во флоре Западной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. ст. по материалам XVII Международ. науч.-практ. конф. Барнаул: Изд-во АлтГУ. С. 83.
- Капитонова О.А. 2019. Материалы к биологии и экологии рясковых (Lemnaceae) Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. ст. по материалам XVIII международ. науч.-практ. конф. Барнаул: Изд-во АлтГУ. С. 127. <https://doi.org/10.14258/pbssm.20190242019>
- Ковтонюк Н.К. 1987. Семейство Lemnaceae — Рясковые // Флора Сибири. Araceae — Orchidaceae. Новосибирск: Наука. С. 15.
- Ковтонюк Н.К. 2012. Семейство Lemnaceae Martinov // Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. Новосибирск: Изд-во СО РАН. С. 439.
- Крылов П.Н. 1929. Флора Западной Сибири. Руководство к определению западносибирских растений. Вып. III. Сурегасеae — Orchidaceae. Томск: Издание Томского отделения РБО. С. 374.
- Кузнецов Л.А., Заиченко О.Б. 1979. Три вопроса о ряске малой (*Lemna minor* L.) // Систематика, анатомия и экология растений Европейской части СССР: Сб. науч. тр. Ленинград: Ленингр. гос. пед. ин-т. С. 18.
- Леонова Т.Г. 1982. Семейство рясковые (Lemnaceae) // Жизнь растений. Т. 6. Москва: Просвещение. С. 493.
- Лисицына Л.И., Папченко В.Г. 2000. Флора водоемов России: определитель сосудистых растений. Москва: Наука.
- Лукина Г.А. 1977. Биология рясковых // I Всесоюзная конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок: Ин-т биол. внутр. вод. С. 21.
- Лукина Г.А. 1984. Рясковые в природных и лабораторных условиях // Бот. журн. Т. 69. № 1. С. 81.
- Матвеев В.И. 1977. О цветении рясок (Lemnaceae) в водоемах Заволжья // Бот. журн. Т. 62. № 10. С. 1498.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Мулдашев А.А. 2002. Высшие растения: краткий курс систематики с основами науки о растительности. Москва: Логос.
- Науменко Н.И. 2008. Флора и растительность Южного Зауралья. Курган: Изд-во Курганского ун-та.
- Панкова Н.Л. 2013. Ряска *Lemna turionifera* и *Lemna gibba* в Ханты-Мансийском автономном округе — Югре // Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана: Матер. Всерос. конф. (Сыктывкар, 3–7 июня 2013 г.) [Электронный ресурс]. Сыктывкар: Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН. С. 239. Режим доступа: <http://ib.komisc.ru/add/conf/tundra>

- Панкова Н.Л. 2014. Новые находки водных растений на территории Ханты-Мансийского автономного округа — Югры // *Turczaninowia*. Т. 17. Вып. 1. С. 66.
- Печенюк Е.В. 1985. О цветении рясковых (Lemnaceae) в Хоперском государственном заповеднике // *Бот. журн.* Т. 70. № 8. С. 1066.
- Поспелова Е.Б., Поспелов И.Н. 2006. Прибрежно-водные сосудистые растения во флоре полуострова Таймыр // *Бот. журн.* Т. 91. № 10. С. 1441.
- Поспелова Е.Б., Поспелов И.Н. 2016. Изменения во флоре окрестностей с. Хатанга, Таймырский заповедник, за длительный период // *Nature Conservation Research. Заповедная наука*. Вып. 1(2). С. 65. <https://doi.org/10.24189/ncr.2016.017>
- Поспелова Е.Б., Поспелов И.Н. 2020. Флора Таймыра: Информационно-справочная система [Электронный ресурс]. Режим доступа: [http://bygran-ga.ru/lemnaceae/lemn\\_a\\_trisulka/index.htm](http://bygran-ga.ru/lemnaceae/lemn_a_trisulka/index.htm) (дата обращения: 04.03.2020).
- Ростовцев С.И. 1905. Биолого-морфологический очерк рясок. Москва: Типо-литогр. В. Рихтер.
- Тарасевич В.Ф. 1990. О положении семейства Lemnaceae в системе цветковых растений по палинологическим данным // *Бот. журн.* Т. 75. № 7. С. 959.
- Тахтаджян А.Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. Москва: Наука.
- Толмачёв А.И. 1963. Арктическая флора СССР. Критический обзор сосудистых растений, встречающихся в арктических районах СССР. Вып. 4. Москва: Изд-во АН СССР.
- Цвелёв Н.Н. 1996. Рясковые — Lemnaceae S.F. Gray // *Сосудистые растения советского Дальнего Востока*. Т. 8. Санкт-Петербург: Наука. С. 364.
- Цвелёв Н.Н. 2000. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). Санкт-Петербург: Изд-во СПХФА.
- Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. Санкт-Петербург: Мир и семья.
- Щербаков А.В. 2010. Сосудистая водная флора Орловской области. Москва: Товарищество научных изданий КМК.
- Azer S.A. 2013. Taxonomic revision of genus *Lemna* L. (Lemnaceae Gray) in Egypt // *Ann. Agric. Sci.* V. 58. Iss. 2. P. 257. <https://doi.org/10.1016/j.aosas.2013.07.015>
- Cabrera L.I., Salazar G.A., Chase M.W. et al. 2008. Phylogenetic relationships of aroids and duckweeds (Araceae) inferred from coding and noncoding plastid DNA // *American J. of Botany*. V. 95. Is. 9. P. 1153. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800073>
- Chase M.W., Christenhusz M.J.M., Fay M.F. et al. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // *Bot. J. Linn. Soc.* V. 181. Is. 1. P. 1. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Landolt E. 1975. Morphological differentiation and geographical distribution of the *Lemna gibba*—*Lemna minor* group // *Aquat. Bot.* V. 1. P. 345.
- Landolt E. 1986. The family of Lemnaceae — a monographic study // *Veröff. Geobot. Inst. Zürich: Stiftung Rübel*. H. 71. 572 S.
- Les D.H., Crawford D.J., Landolt E. et al. 2002. Phylogeny and Systematics of Lemnaceae, the Duckweed Family // *Syst. Bot.* V. 27. Is. 2. P. 221. <https://doi.org/10.1043/0363-6445-27.2.221>
- Pieterse A.H. 2013. Is flowering in Lemnaceae stress-induced? A review // *Aquat. Bot.* V. 104. P. 1. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.08.002>
- Rothwell G.W., Van Atta M.R., Ballard Jr. et al. 2004. Molecular phylogenetic relationships among Lemnaceae and Araceae using the chloroplast trnL-trnF intergenic spacer // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 30. Iss. 2. P. 378. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(03\)00205-7](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(03)00205-7)
- Stockey R.A., Hoffman G.L., Rothwell G.W. 1997. The Fossil Monocot *Limnobiophyllum scutatum*: Resolving the Phylogeny of Lemnaceae // *Am. J. Bot.* V. 84. Iss. 3. P. 355.
- Wolff P., Landolt E. 1994. Spread of *Lemna turionifera* (Lemnaceae), the red duckweed, in Poland // *Fragm. Flor. Geobot.* V. 39. Iss. 2. P. 439.

## Flowering of Lemnaceae S.F. Gray in Siberia: Bioecological Characteristic

O. A. Kapitonova<sup>a, b, \*</sup> and S. A. Nikolaenko<sup>c</sup>

<sup>a</sup>Tobolsk Complex Scientific Station Ural Branch Russian Academy of Sciences, Tyumen region, Tobolsk, Russia

<sup>b</sup>Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

<sup>c</sup>Institute of the Problems of Northern Development — subdivision of Federal Research Centre of Tyumen Scientific Centre Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Tyumen, Russia

\*e-mail: kapoa.tkns@gmail.com

In Siberia, the growth of 5 species of the family Lemnaceae is known: *Lemna gibba*, *L. minor*, *L. trisulca*, *L. turionifera*, *Spirodela polyrrhiza*. This article gives a characteristic of their distribution in Siberia, bioecological characteristics, and also provides facts of flowering and fruiting of Lemnaceae. It has been shown that generative reproduction of duckweed is not a rare phenomenon and it is characteristic of all species of the family known in the region. Most often, flowering is observed for *L. trisulca* and *L. turionifera*, isolated cases of flowering are known for *S. polyrrhiza*. Almost all *L. gibba* populations identified in Siberia contained flowering and fruiting plants. *L. minor* has a limited distribution in Siberia; cases of its flowering are rare. Generative reproduction of duckweed was recorded only in freshwater bodies (salinity 0.1–0.7‰) with a water depth of 0.1–0.7 m, the temperature of the surface water layer from +20 to +33°C, and pH from 5.96 to 9.30 units not obscured by tree-shrub and tall grass vegetation.

**Keywords:** *Lemna*, *Spirodela*, duckweed, greater duckweed, Araceae, hydrophilic plants, generative reproduction