

РОД *Hydrocharis* L. (Hydrocharitaceae): ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ, ТОЛЕРАНТНОСТЬ К АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ

© 2023 г. А. Н. Ефремов^{a, *}, Б. Ф. Свириденко^b, Чжи Чжун Ли^c, А. Местерхази^d,
Э. Нгансон Чатчуанг^e, Ц. Тома^f, В. С. Гришина^b, Ю. А. Мурашко^g

^aНаучный центр фундаментальных и прикладных проблем биоэкологии и биотехнологии Ульяновского государственного педагогического университета, Ульяновск, Россия

^bОмский государственный педагогический университет, Омск, Россия

^cКлючевая лаборатория водной ботаники и экологии водоразделов, Уханьский ботанический сад Китайской академии наук, Ухань, Китай

^dНациональный парк Хортобадь, Дебрецен, Венгрия

^eНациональный гербарий Камеруна Института сельскохозяйственных исследований, Яунде, Камерун

^fНезависимый исследователь, Катовице, Польша

^gСургутский государственный университет, Сургут, Россия

*e-mail: stratiotes@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.07.2022 г.

После доработки 28.10.2022 г.

Принята к публикации 31.10.2022 г.

Род *Hydrocharis* L. объединяет свободноплавающие, изредка укореняющиеся облигатные плейстофиты и укореняющийся гидрогеллофит, являющиеся эдификаторами и субэдификаторами в сообществах пресноводной растительности. Насколько экологически сходны близкородственные виды? Установлено, что *Hydrocharis dubia* (Blume) Backer. и *H. morsus-ranae* L. — условно-пресноводные алкалофильные мезоевтрофные, орто-, мезоаллювиофильные детрито-, псаммопелофилы. Экологически обособлен *H. chevalieri* (De Wild.) — пресноводный ацидо-нейтрофильный мезо-, мезоевтрофный, орто-мезоаллювиофильный индифферентный к механическому составу донных отложений вид. Ценокомплекс *H. chevalieri* отличается обилием геллофитных группировок, в составе ценокомплекса двух других видов ключевое значение играют гидатофитные и плейстофитные группировки. Сообщества с участием видов рода *Hydrocharis* характеризуются простой синморфологией, относительно высокой видовой насыщенностью и высокой долей малообильных видов.

Ключевые слова: *Hydrocharis*, Hydrocharitaceae, ценокомплекс, экология, абиотические факторы, сообщества

DOI: 10.31857/S0320965223030051, EDN: PHAWZY

ВВЕДЕНИЕ

Настоящая статья — продолжение серии публикаций, посвященных экологии (Efremov et al., 2020) и морфологии (Efremov et al., 2021) видов рода *Hydrocharis* L. Этот род объединяет укореняющийся гидрогеллофит (гвинео-конголезский *H. chevalieri* (De Wild.)) и свободноплавающие или факультативно укореняющиеся плейстофиты: евразийско-североамериканский *Hydrocharis morsus-ranae* L. и юго-восточно-азиатско-австралийский *H. dubia* (Blume) Backer. Эти виды нередко являются эдификаторами и субэдификаторами в сообществах пресноводной растительности

(Zutshi, Vass, 1971; Cook, Löönd, 1982; Lubini, 1983; Efremov et al., 2021) (рис. 1).

Отдельные вопросы экологии видов рода *Hydrocharis* рассмотрены ранее в ревизии рода (Cook, Löönd, 1982). Традиционно основное внимание исследователи уделяют типовому виду *H. morsus-ranae*, для которого изучены экология сообществ (Ямалов и др., 2014; Vegetace, 2011; Skwierawski, Skwierawska, 2013; Чепинова, 2015; Киприянова, 2019 и др.) и отношение к отдельным факторам окружающей среды (Toivonen, 1985; Макрофиты..., 1993; Свириденко, 2000; Catling et al., 2003; Свириденко и др., 2011; Skwierawski, Skwierawska, 2013; Zhu et al., 2018 и др.). Немногочисленные сведения по экологии *H. dubia* (Zutshi, Vass, 1971; Haynes, 2001; Jacobs, McColl, 2011; Kim et al., 2014 и др.). Сообщества гвинео-конголезского

Сокращения: AD — авторские данные; PC — проективное покрытие.



Рис. 1. Сообщества с участием видов рода *Hydrocharis*: а – фрагмент фитоценоза ассоциации *Hydrocharis chevalieri* (Габон, Воле-Нтем провинция, долина р. Умба, фотография J.-P. Ghogue); б – фрагмент фитоценоза ассоциации *Fuirena umbellata* – *Hydrocharis chevalieri* (Камерун, Восточная провинция, бассейн р. Ньонг); в – фрагмент фитоценоза ассоциации *Hydrocharis dubia* (Россия, Хабаровской край, долина р. Амур); г – фрагмент фитоценоза ассоциации *Hydrocharis morsus-ranae* – *Ceratophyllum demersum* (Россия, Омская обл., долина р. Иртыш).

эндемика *H. chevalieri* (область обитания которого не превышает 0.074 млн км² (Murphy et al., 2019) изучены Лубини (Lubini, 1983), исследованы отдельные аспекты экологии (Symoens, 2015; Sosef, 2017; Temgoua et al., 2018), однако имеющиеся сведения весьма ограничены.

Водный транспорт и декоративное садоводство стали значительными векторами инвазии, способствовали формированию вторичных ареалов у *H. morsus-ranae* и *H. dubia*. Мигрирующие водоплавающие птицы также участвуют в распространении диаспор на небольшие расстояния (Lobato-de Magalhães et al., 2022), о чем свидетельствует недавняя находка *H. morsus-ranae* на севере Индии, за пределами основного ареала (Ganie et al., 2016). По мнению Као с соавторами (Cao et al., 2017), высокая генетическая вариабельность эн-

томофильного *H. dubia* опосредовано может быть связана с миграциями птиц. Проведенное моделирование с использованием основных климатических показателей позволяет говорить о высоком потенциале инвазии *H. morsus-ranae* и *H. dubia* (Efremov et al., 2020).

В статье рассмотрены сообщества и ценокомплексы видов рода *Hydrocharis*, а также их толерантность к основным абиотическим факторам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

География исследования. Основной объем исследований (изучение состава сообществ и особенностей биотопов) выполнен в 2008–2021 гг. в следующих районах: *H. morsus-ranae* – Центральная Европа (Венгрия: Медье Зала), Восточная Ев-

ропа (Россия: Волгоградская, Саратовская, Московская области, Краснодарский, Ставропольский края, Республика Башкортостан; Польша: Малопольское воеводство), Западная Сибирь (Россия: Курганская, Тюменская, Омская, Кемеровская, Новосибирская обл., Ханты-Мансийский автономный округ – Югра; Казахстан: Акмолинская, Восточно-Казахстанская, Кустанайская, Кокчетавская, Северо-Казахстанская, Павлодарская области); Средняя Сибирь (Россия: Иркутская обл., Красноярский край); *H. dubia* – Дальний Восток (Россия: Хабаровский край); *H. chevalieri* – Центральная Африка (Камерун: Восточная провинция; Габон: провинция Воле-Нтем). Использованы также опубликованные материалы по экологии сообществ (Zutshi, Vass, 1971; Lubini, 1983; Oki, 1994; Vegetace, 2011; Skwierawski, Skwierawska, 2013; Ямалов и др., 2014; Kim et al., 2014; Чепинога, 2015; Киприянова, 2019 и др.).

Исследования сообществ. Растительные группировки с участием видов *Hydrocharis* описаны с использованием стандартных методов (Катанская, Распопов, 1983). В исследованных ценозах составляли списки видов, отмечали проективное покрытие (РС, %), ярусное строение, проводили измерение глубины воды в биотопе, определение типа грунта и скорости течения, а также отбирали пробы воды для гидрохимического анализа. Константность ассектаторов (СА) оценивали по пятибалльной шкале ($I = 1-20\%$ частоты ... $V = 80-100\%$) (Хитун, Ребристая, 1998; Свириденко, 2000). Всего авторами выполнено 76 геоботанических описаний и исследовано 124 пробы воды из биотопов с участием видов рода *Hydrocharis*. Классификация растительных группировок проведена в соответствии с доминантно-эдификаторным подходом (Александрова, 1969; Василевич, 1985); наименование и объем синтаксонов даны согласно эколого-морфологическому подходу (Свириденко, 2000) (доп. мат. S1). Для оценки сходства ассоциаций использовали следующие показатели: видовой состав, общее количество видов, количество малообильных видов ($PC \leq 5\%$) в ассоциации, среднее количество видов в ассоциации, количество ярусов, среднее значение общего РС, среднее значение РС доминантов, тип грунта, глубина воды, географический регион. Оценка сходства ассоциаций выполнена методом кластеризации Уорда с помощью пакета Statistica 6.1.

Латинские названия видов сосудистых гидрофитов приведены без указания авторов согласно Plants of the World Online¹, макроскопических водорослей – по Algae Base², названия синтаксонов

даны без указания авторов со ссылкой на литературный источник. Для выделенных ассоциаций приведены синтаксоны-аналоги согласно подходу Браун–Бланке, по: (Passarge, 1996; Vegetace..., 2011).

Исследования воды и донных отложений. Пробы воды из биотопов *H. morsus-ranae* отбирали в период вегетации, преимущественно в июне–августе. Определяли следующие основные физико-химические показатели: цветность, активную реакцию среды, щелочность, катионный и анионный состав, концентрацию некоторых тяжелых металлов, содержание растворенного кислорода. Лабораторные исследования проводили по стандартным методикам³⁻⁷ в разных испытательных центрах, в связи с этим перечень определяемых показателей отличался. Основной объем исследований выполнен на базе НИИ экологии Севера СурГУ (г. Сургут) и ЗАО “ПИРС” (г. Омск). Визуально определяли механический состав донных отложений, их тип.

Для уточнения диапазонов толерантности к физическим и физико-химическим свойствам воды использовали опубликованные данные (Zutshi, Vass, 1971; Lubini, 1983; Toivonen, 1985; Макрофиты..., 1993; Oki, 1994; Свириденко, 2000; Свириденко и др., 2011; Siraj et al., 2011; Vegetace..., 2011; Skwierawski, Skwierawska, 2013; Zhu et al., 2018 и др.).

Анализ данных. Статистическая обработка результатов с применением пакета Statistica 6.1 включала проверку на нормальность распределения, описательную статистику, однофакторный дисперсионный анализ с использованием критерия Тьюки. В качестве показателей описательной статистики приведены средние значения и стандартные отклонения.

Полученные базы данных (AD), содержащие сведения по экологии сообществ с участием видов

³ ГОСТ 3351-74. 2003. Вода питьевая. Методы определения вкуса, запаха, цветности и мутности. М.: ИПК Изд. стандартов. С. 322.

⁴ Количественный химический анализ вод. Методика выполнения измерений pH в водах потенциометрическим методом. ПНД Ф 14.1:2.3:4.121-97. 2004. М.: Минприроды России.

⁵ Количественный химический анализ вод. Методика измерений массовой концентрации алюминия, бария, бериллия, ванадия, железа, кадмия, кобальта, лития, марганца, меди, молибдена, мышьяка, никеля, свинца, селена, серебра, стронция, титана, хрома, цинка в пробах природных и сточных вод атомно-абсорбционным методом с электротермической атомизацией с использованием атомно-абсорбционного спектрометра модификаций МГА-915, МГА-915М, МГА-915МД. ПНД Ф 14.1:2.253-09. 2013. М.: ООО “Люмекс-маркетинг”.

⁶ Методы количественного химического анализа. Сборник методик выполнения измерений. 2012. М.: ЗАО “Аквилон”.

⁷ Унифицированные методы анализа вод СССР. 1978. Л.: Гидрометеиздат.

¹ Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <https://www.plantsoftheworldonline.org> (дата обращения: 12.02.2022).

² Guiry M.D., Guiry G.M. 2022. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org> (дата обращения: 12.02.2022).

Таблица 1. Сравнительная характеристика ценокомплексов и сообществ видов рода *Hydrocharis*

Показатель	Вид		
	<i>H. morsus-ranae</i>	<i>H. dubia</i>	<i>H. chevalieri</i>
Общее число выявленных ассоциаций в классах:	36	4	4
Helophytetosa (сообщества гелофитов)	12	1	4
Pleustophytetosa (сообщества плейстофитов)	11	3	0
Hydatophytetosa (сообщества гидатофитов)	13	0	0
Видовая насыщенность ассоциации, видов	21 ± 14	13 ± 4	17 ± 13
Доля малообильных (PC < 5%) видов в ассоциации, %	34 ± 27	58 ± 13	73 ± 14
Фитоценотическая роль как суб(ко)эдификатора и эдификатора, %	36	100	100
Фитоценотическая роль как ассектатора, %	64	0	0
Число видов в сообществах:			
Magnoliophyta	218	42	46
Pteridophyta	6	2	7
Bryophyta	8	—	—
Marchantiophyta	4	—	—
Charophyta	2	—	—
Chlorophyta	33	2	—
Ochrophyta	4	—	—
Rhodophyta	1	—	—
Общее число видов в составе ценокомплекса	276	46	53

Примечание. “—” — отсутствие достоверных сведений.

рода *Hydrocharis* (доп. мат. S1) и значения основных абиотических факторов (доп. мат. S2–S4), представляют полезный ресурс для дальнейших исследований.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Ценокомплекс и экология сообществ. Состав ценокомплекса видов рода *Hydrocharis* установлен преимущественно на основании материалов, полученных при выполнении полевых исследований авторами настоящей статьи. Учтены также опубликованные материалы (Папченков, 2001; Бобров, Чемерис, 2006; Ямалов и др., 2014; Vegetace, 2011; Skwierawski, Skwierawska, 2013; Чепинова, 2015; Киприянова, 2019 и др.).

Сравнительная характеристика ценокомплексов видов рода *Hydrocharis* приведена в табл. 1, описание ассоциаций — в приложении (доп. мат. S1). С учетом ограниченности материалов по *H. dubia* и *H. chevalieri* предполагается, что их ценокомплексы несколько шире, с большим числом малообильных видов сосудистых гидрофитов, а также мохообразных и макроводорослей (не изучавшихся специально).

Экология местообитаний и толерантность к основным абиотическим факторам. Диапазоны толерантности видов рода *Hydrocharis* к основным абиотическим факторам и их оптимальные значения приведены на рис. 2 и рис. 3.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ценокомплекс и экология сообществ. Вид *H. morsus-ranae* имеет обширный ареал — 0.785 млн км² (Murphy et al., 2019) и отличается сложным ценокомплексом, который в Евразии включает ≥36 ассоциаций. В сообществах *H. morsus-ranae* преимущественно выступает как ассектатор, реже как (суб)эдификатор (табл. 1). В составе ценокомплекса отмечено 13 ассоциаций (36%), относящихся к классу Hydatophytetosa, 11 ассоциаций класса Pleustophytetosa (31%) и 12 ассоциаций класса Helophytetosa (33%). В исследованных сообществах к константным видам (встречаются в >40% случаев) относятся: *Alisma plantago-aquatica*, *Ceratophyllum demersum*, *Lemna minor* (включая *L. turionifera*), *L. trisulca*, *Phragmites australis*, *Spirodela polyrrhiza*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *Utricularia vulgaris* (вероятно, и *U. × neglecta*), в меньшей степени (>20% случаев) — *Agrostis stolonifera*, *Butomus umbellatus*, *Carex acuta*, *Cicuta virosa*,

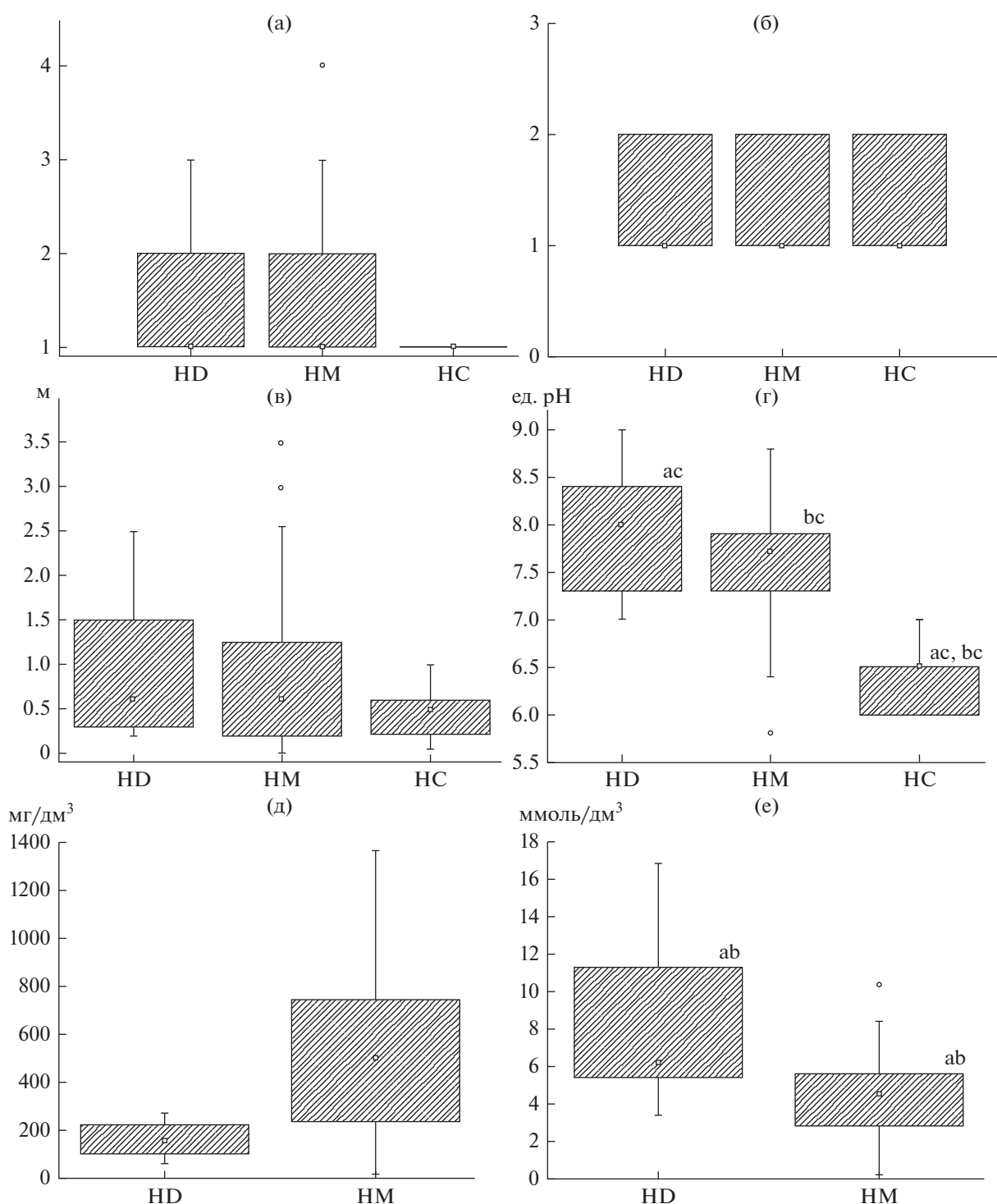


Рис. 2. Диапазоны толерантности видов *Hydrocharis* к абиотическим факторам: а – тип грунта (1 – ил органический, 2 – илесто-глинистый, 3 – илесто-песчаный, 4 – песчаный); б – группа скорости течения (1 – 0 м/с, 2 – 0.1–0.2 м/с, 3 – 0.3–0.4 м/с, 4 – >0.5 м/с); в – глубина; г – pH; д – сумма ионов; е – общая щелочность. Заштрихованные “контуры” показывают 25–75%-ные значения вероятного отклонения, белые “контуры” – размах без выбросов, квадраты соответствуют медиане, окружности – выбросам. HC – *Hydrocharis chevalieri*; HD – *H. dubia*; HM – *H. morsus-ranae*. Величины, статистически достоверно различающиеся при попарном сравнении с использованием критерия Тьюки ($p \geq 0.95$), отмечены буквами “a, b, c, d”.

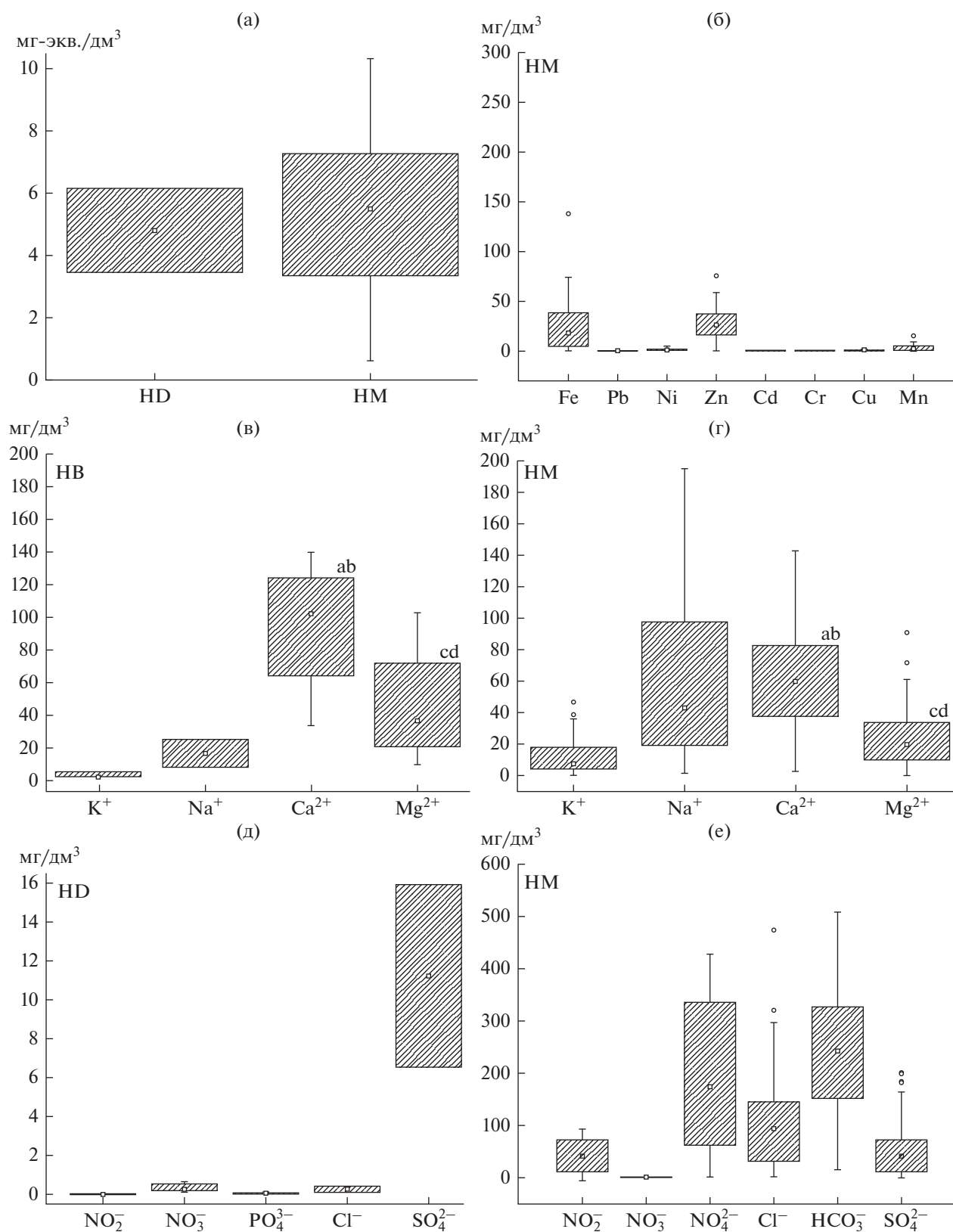


Рис. 3. Диапазоны толерантности видов *Hydrocharis* к абиотическим факторам: а – общая жесткость; б – содержание растворенных форм тяжелых металлов; в, г – содержание основных катионов; д, е – содержание основных анионов. Обозначения HD и HM, как на рис. 2.

Eleocharis palustris, *Myriophyllum verticillatum*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Persicaria amphibia*, *Potamogeton lucens* (реже в Европе), *P. perfoliatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Schoenoplectus lacustris*, *Sparganium emersum*, *S. erectum*, *Stratiotes aloides*, *Stuckenia pectinata*.

В ценозах Европы сопутствующими видами часто бывают *Chara vulgaris*, *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Lemna trisulca*, *L. minor*, *L. gibba*, *Myriophyllum spicatum*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Potamogeton natans*, *Phragmites australis*, *Sagittaria sagittifolia*, *Spirodela polyrhiza*, *Stratiotes aloides*, *Sparganium erectum* и др. (Макрофиты..., 1993; Skwierawski, Skwierawska, 2013). В ценозах Северной Америки (Восточное Онтарио, вторичный ареал) наиболее часто встречаются *Lemna minor*, *Myriophyllum sibiricum*, *M. spicatum*, *Potamogeton pusillus*, *P. vaseyi*, *Spirodela polyrhiza*, *Typha latifolia* и *Utricularia vulgaris* (Zhu et al., 2018).

Видовая насыщенность группировок составляет от 5 ± 2 до 12 ± 5 видов. Наиболее распространены ассоциации: *Phragmites australis* – *Stratiotes aloides*; *Typha angustifolia* – *Stratiotes aloides*; *Nuphar lutea* + *Stratiotes aloides*; *Stratiotes aloides*; *Stratiotes aloides* + *Ceratophyllum demersum*; *Stratiotes aloides* + *Hydrocharis morsus-ranae*; *Stratiotes aloides aquihersa*; *Hydrocharis morsus-ranae* – *Ceratophyllum demersum* (рис. 1г).

В различных частях ареала как ассектатор *H. morsus-ranae* участвует с небольшим обилием и невысокой константностью в сообществах с доминированием *Carex acuta*, *Ceratophyllum demersum*, *Equisetum fluviatile*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Menyanthes trifoliata*, *Myriophyllum verticillatum*, *Nymphaea alba*, *N. candida*, *Trapa natans*, *Sagittaria sagittifolia*, *Scolochloa festuacea*, *Schoenoplectus lacustris*, *Sparganium emersum*, *Spirodela polyrhiza*, *Stratiotes aloides*, *Stuckenia pectinata*, *S. macrocarpa*, *Utricularia australis* (Passarge, 1996; Vegetace..., 2011; Чепинога, 2015; Киприянова, 2019; AD). Обычен в сообществах *Utricularion vulgaris*, *Nymphaeion albae*, *Potametalia*, *Lemnetalia*, *Magnocaricetalia*, *Phragmitetalia* (Макрофиты..., 1993), встречается в составе синтаксонов: *Myriophyllo-Nupharetum*, *Hottonietum*, *Sparganieto-Sagittarietum*, влажных фазах *Phragmitetalia* (Cook, Löönd, 1982).

Сообщества с доминированием гелофитов и плейстофитов, обеспечивающие защиту от ветровых течений, предпочтительнее для *H. morsus-ranae* (Catling, Dore, 1982; Zhu et al., 2018). Этот вид не может конкурировать с крупнолистными видами родов *Nymphaea* и *Nuphar*, однако на оптимальных глубинах конкурирует с более мелкими плейстофитами из родов *Lemna*, *Spirodela*, *Salvinia*. Этот вид считается индикаторным для союза *Hydrocharition* (=Stratiotion), диагностическим для ассоциации *Hydrocharito-Stratiotetum* (Cook,

Löönd, 1982), характерным для класса *Lemnetea* (Vegetace, 2011; Ямалов и др., 2014).

Продуктивность *H. morsus-ranae* варьирует в значительной степени: 150 г/м² (бывшая Чехословакия); 120–170 (Украина, Полесье); 220–240 (Украина, лесостепь, Средний Днепр); 160–180 г/м² (Украина, степь) (Макрофиты..., 1993), 300–900 г сухой массы/м² (Одинцовский район Московской обл. (Кривохарченко, 1995)). Продуктивность фитоценозов с участием *H. morsus-ranae* в бассейне Среднего Иртыша известна для следующих ассоциаций: *Acorus calamus* – *Stratiotes aloides* + *Hydrocharis morsus-ranae* – 3800 ± 1000 г сырой массы /м², *Stratiotes aloides* + *Hydrocharis morsus-ranae* + *Hydrilla verticillata* + *Elodea canadensis* – 3600 ± 600 , *Stratiotes aloides* + *Hydrocharis morsus-ranae* – 3100 ± 400 г сырой массы /м² (Ефремов, Свириденко, 2012).

В составе ценокомплекса *H. dubia* выявлено четыре ассоциации, из которых одна (25%) относится к классу *Helophytetosa* и три (75%) – к классу *Pleustophytetosa*. В сообществах ценокомплекса константными видами (встречаются >40% случаев) являются: *Ceratophyllum demersum*, *Hydrilla verticillata*, *Lemna minor* (включая *L. turionifera*), *L. trisulca*, *Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*, *Ricciocarpos natans*, *Salvinia natans*, *Spirodela polyrhiza*. В сообществах этот вид преимущественно выступает в роли эдификатора. Видовая насыщенность группировок с участием *H. dubia* сравнительно низкая: от 6 ± 4 до 7 ± 5 видов. Широкий географический ареал имеют ассоциации *Salvinia natans* + *Hydrocharis dubia* – *Ceratophyllum demersum* (Индия; вероятно, Дальний Восток) и *Hydrocharis dubia* (в пределах всего ареала) (рис. 1в).

Этот вид также отмечен в сообществах с доминированием *Phragmites australis*, *Potamogeton natans*, *Sparganium erectum*, *Schoenoplectus tabernaemontani*, *Typha domingensis*, видов рода *Trapa* (Zutshi, Vass, 1971; Kim et al., 2014). В водоемах Японии наблюдается высокая ассоциированность *H. dubia* с *Cabomba caroliniana*, *Pontederia crassipes*, *Spirodela polyrhiza* (Oki, 1994).

Продуктивность сухой массы *H. dubia* в Корее варьирует от 96.1 ± 20.0 до 172.6 ± 76.1 г/м² (Kim et al., 2014), в Индии (штат Кашмир) – от 3.43 до 54.12 г/м² (Lolu et al., 2016).

Ценокомплекс *H. chevalieri* включает четыре ассоциации класса *Helophytetosa*. К константным видам (встречаются в >40% ценозов) относятся: *Commelina clavata*, *Cyperus albescens*, *C. difformis*, *C. haspan*, *Fuirena umbellata*, *Isachne albens* var. *buettneri*, *Ludwigia abyssinica*, *L. leptocarpa*, *Nephrolepis biserrata*, *Nymphaea lotus*, *Paspalum conjugatum*, *Persicaria lanigera*, *Rhynchospora corymbosa*, *Scleria gaertneri*, *Thelypteris striata*, *Urochloa mutica* (Lubini, 1983; AD). В национальном парке Лобеке (Lobéké

National Park, Камерун) на заболоченных участках встречается совместно с *Acmela caulirhiza*, *Acroceras amplexans*, *Desmodium adscendens*, *Pentodon pentandrus* (Temgoua et al., 2018).

В сообществах *H. chevalieri* выступает эдификатором, видовая насыщенность группировок варьирует от 2 ± 1 до 14 ± 3 видов. Наиболее обычны ассоциации: *Lasimorpha senegalensis* + *Urochloa mutica* — *Hydrocharis chevalieri*; *Fuirena umbellata* — *Hydrocharis chevalieri*; *Hydrocharis chevalieri* (рис. 1а, 1б). Сведения о продуктивности отсутствуют.

Типовую ассоциацию *Hydrocharitetum chevalieri* (Lubini, 1983) включает в состав союза *Nymphaeion loti*. В рамках доминантно-эдификаторного подхода эта ассоциация может быть рассмотрена как две ассоциации: *Fuirena umbellata* — *Hydrocharis chevalieri* и *Paspalum conjugatum* + *Hydrocharis chevalieri* — *Commelina clavata*. Ассоциация включает 41 вид, в том числе характерные — *H. chevalieri* и *Isachne buettneri*, сопутствующие — *Commelina diffusa* и *Paspalum conjugatum*. В группировках выделяются один или два яруса, верхний сомкнутый, состоит из *Hydrocharis chevalieri*, *Commelina diffusa*, *C. benghalensis*, *Fuirena umbellata*; нижний слабосомкнутый — из *Nymphaea lotus*, *Utricularia gibba*, *Pontederia natans*, *Trichantheum parvifolium* и *Cyperus haspan* (Lubini, 1983). Сообщества данного ценокомплекса приурочены к мелководным участкам непроточных и слабопроточных водоемов Экваториальной Африки. *Hydrocharis chevalieri* также отмечен в культуре *Colocasia esculenta* (Lubini, 1983).

Экология местообитаний и толерантность к основным абиотическим факторам. Среднегодовая температура — основной абиотический фактор, ограничивающий распространение видов *Hydrocharis* (Efremov et al., 2022). К существенным факторам также относятся глубина воды в биотопе, тип донного грунта и химический состав воды. Распространение на севере ограничено не только среднегодовыми температурами (для *H. morsus-ranae* — $-9.9...+20.0^{\circ}\text{C}$), но и ультрапресными, олиготрофными водоемами, непригодными для *H. morsus-ranae* и *H. dubia*. *Hydrocharis dubia* и *H. chevalieri* более теплолюбивы, чем *H. morsus-ranae*, средняя годовая температура в пределах ареала *H. chevalieri* достигает $+20.1...+25.0^{\circ}\text{C}$, *H. dubia* — $+1.0...+30.0$ (Efremov et al., 2022).

Hydrocharis morsus-ranae обычно встречается в стоячих или слабо проточных водах (скорость течения ≤ 0.2 м/с) (рис. 2б), в небольших водных объектах, защищенных от ветра и воздействия волн — в заливах озер, старицах (часто), заводях медленно текущих рек и ручьев, пресноводных лиманах, внутриболотных озерах, дренажных и оросительных каналах (часто), канавах, затопленных торфяных выработках, карьерах, прудах, эфемерных водоемах (Cook, Lüönd, 1982; Макро-

фиты..., 1993; Catling et al., 2003; Ямалов и др., 2014; Kaplan et al., 2018; Киприянова, 2019; AD). Вид приурочен к равнинам, высотам 0–1600 м над у.м. (в среднем 0–500) (Cook, Lüönd, 1982; Efremov et al., 2020). Это факультативный гелофит, заселяет как хорошо освещенные, так и несколько затененные местообитания (Кривохарченко и др., 1995; Vegetace, 2011).

Hydrocharis morsus-ranae встречается в изобатном диапазоне 0.0–3.5 м (в среднем 0.8) (Cook, Lüönd, 1982; Свириденко, 2000; Ямалов и др., 2014; Efremov et al., 2020; AD), может некоторое время выживать на обводненных грунтах (рис. 2в). Предпочитает мезо-, мезоевтрофные (реже встречается в евтрофных) местообитания, в оптимальных условиях быстро растет, нередко занимая обширную акваторию. Активная реакция воды от слабокислой до щелочной: pH 5.8–8.8 (в среднем 7.6), предпочитает вид нейтро-алкалофил. Предпочитает среднежесткие воды 0.6–10.3 (в среднем 5.3) мг-экв./дм³, с диапазоном общей щелочности 0.2–10.1 (в среднем 4.2) мг-экв./дм³, в то время как *H. dubia* — воды с большей щелочностью (достоверно при $p \geq 0.95$, рис. 2е). По сравнению с *H. dubia*, в биотопах *H. morsus-ranae* содержание основных ионов выше; преобладают ионы натрия, кальция (достоверно при $p \geq 0.95$), магния (достоверно при $p \geq 0.95$) (рис. 3в, 3г) (Cook, Lüönd, 1982; Toivonen, 1985; Кривохарченко и др., 1995; Свириденко, 2000; Catling et al., 2003; Kaplan et al., 2018; Zhu et al., 2018; Schweingruber et al., 2020; AD). Удельная электропроводность обычно < 0.30 мСм/см, величины 0.47 и 0.55 мСм/см ограничивают развитие этого вида (Pindel, Wozniak, 1998). Диапазон толерантности по сумме основных ионов варьирует от 100 до 1370 (в среднем 580) мг/дм³ (рис. 2д), что позволяет отнести *H. morsus-ranae* к условно-пресноводным. Повышенная мутность, вызванная поверхностным стоком, может ограничивать необходимое количество света и тормозить рост (Zhu et al., 2018). Наиболее широкие диапазоны толерантности к растворенным формам тяжелых металлов отмечены для железа — 0.01–967 мг/дм³ и цинка — 0.001–108 мг/дм³ (AD) (рис. 3б).

Поскольку это укореняющееся в обводненных грунтах или факультативно свободноплавающее растение (Efremov et al., 2022), донные отложения опосредованно влияют на характер распространения *H. morsus-ranae*. Донные грунты, как правило, органические, нередко с толстым слоем сапропелей, органического ила, торфа; встречается на глинистых, песчаных, илистых и илесто-торфянистых грунтах (Cook, Lüönd, 1982; Catling et al., 2003; Ямалов и др., 2014; Kaplan et al., 2018; Zhu et al., 2018; Schweingruber et al., 2020; AD) (рис. 2а). В отношении условий аллювиальности и механического состава грунта *H. morsus-ranae* — мезоаллю-

виальный (мощность аллювия 0.2–2.0 см) псаммопеллофил, тяготеет к илисто-глинистым и илисто-песчаным грунтам.

Hydrocharis morsus-ranae не переносит чрезмерного осушения водоемов, сильных наводнений, чувствителен к большинству видов загрязнителей, страдает от зарегулирования рек, заиления, излишней эвтрофикации (Cook, Löönd, 1982; Макрофиты..., 1993; Kaplan et al., 2018). Умеренная эвтрофикация в условиях антропогенного стресса может способствовать распространению *H. morsus-ranae* (Вехов, 1994; Макрофиты..., 1993) и *H. dubia*. *Hydrocharis morsus-ranae* рассматривают как индикатор пресноводных замкнутых эвтрофных водоемов, донных отложений, богатых органическими веществами; диагностический вид начальных стадий зарастания водоемов с постоянным уровнем воды (Макрофиты..., 1993).

Hydrocharis dubia обитает в озерах и старицах (часто), на участках рек и ручьев, защищенных от волнений и со слабым течением (рис. 2б), водохранилищах, прудах, ирригационных каналах, на рисовых полях, в эфемерных водоемах (Haynes, 2001; Kim et al., 2014; AD). Встречается на высоте 0–2600 (обычно 0–1000) м над у.м. (Den Hartog, 1957; Cook, Löönd, 1982; Efremov et al., 2000; Haynes, 2001). Колонизирует как затененные, так и хорошо освещенные мелководья на глубине 0.1–2.5 (в среднем 1.0) м (рис. 2в) (Zutshi, Vass, 1971; Lim et al., 2016; Efremov et al., 2020; AD). *Hydrocharis dubia* реагирует на внезапные колебания уровня воды, формируя дочерние розеточные побеги на удлиненных плагитропных (Lim et al., 2016), может некоторое время выживать на обводненных грунтах. Тяготеет к мезо-, мезоевтрофным, реже евтрофным водам (Oki, 1994; Haynes, 2001; Kim et al., 2014; AD). В эксперименте (Tsuchiya, 1989) *H. dubia*, выращенный при содержании общего неорганического азота 30 мг/л, давал максимальную плотность рамет (736 экз./м²), самую высокую максимальную биомассу (80.4 г сухой массы/м²) и самую высокую общую чистую продукцию (185 г сухой массы/м за 82 сут.). Растения в бедных питательными веществами условиях имели относительно большую долю корневой биомассы, небольшую долю листьев и большую продолжительностью жизни (Tsuchiya, 1989). Это алкалофил, приурочен к нейтральным и слабощелочным (pH 7.0–9.0 (в среднем 7.9)) водам, имеет высокий диапазон толерантности по щелочности (3.4–16.8 (в среднем 8.6) мг-экв./дм³), общая жесткость ~86.7 мг/дм³ (рис. 2г, 2е; 3а). Способен выдерживать значительные содержания растворенных форм нитратов, аммония, азота, кальция, магния, натрия, сульфатов, фосфатов (Zutshi, Vass, 1971; Saimeera et al., 2011; Siraj, 2011). В экотопах вода обычно отличается высоким содержанием ионов калия, магния и сульфатов (рис. 3в, 3д). Диапазон

толерантности к минерализации от 60 до 271 (в среднем 159) мг/дм³, что позволяет отнести этот вид к типично-пресноводным (Zutshi, Vass, 1971; Siraj, 2011; AD).

Hydrocharis dubia растет на грунтах с мощным слоем ила и сапропелей, как правило, илистых, или илисто-глинистых (рис. 2а); величина pH составляет 8.1–8.4, потери при прокаливании 27.2–66.0%, кислотонерастворимый осадок – 20.3–33.0% (Zutshi, Vass, 1971; AD). В отношении условий аллювиальности и механического состава грунта вид является орто-мезоаллювиальным (мощность аллювия 2.0–5.0 см) детритопелофильно-псаммопелофильным.

Hydrocharis chevalieri приурочен к водным объектам со слабым течением (до 0.1–0.2 м/с) – к заводам рек, ручьев (часто лесных), небольшим водоемам, болотам с участками открытой воды, заболоченным котловинам по краям периодически затопливаемых тальвегов, лощинам, обводненным лугам (Cook, Löönd, 1982; Lubini, 1983; Nowell, Fletcher, 2006; AD).

Этот вид встречается на высоте до 1000 м, в среднем от 100 до 500 м над у.м. (Cook, Löönd, 1982; Efremov et al., 2000). Предпочитает хорошо освещенные участки (Lubini, 1983), вероятно, является факультативным гелиофитом, но при вырубке лесов не выдерживает конкуренции с более светолюбивыми видами. Глубина воды в биотопах составляет от 0.1 до 1.0 (в среднем 0.5) м, на больших глубинах *H. chevalieri* образует плавающие побеги и участвует в формировании сплавин (Lubini, 1983; AD) (рис. 2в). После обсыхания в последующие периоды относительно глубокой воды восстанавливает надземную биомассу, достигая цветения через ~5 мес. (Lubini, 1983).

По отношению к активной реакции воды *H. chevalieri* – условный ацидо-нейтрофил (в отличие от других видов рода, достоверно при $p \geq 0.95$, рис. 2г), оптимальный диапазон pH находится в пределах 6.0–7.0 (6.4), предпочитает нейтральные и слабокислые, мезо-, мезоевтрофные, вероятно, типично-пресные воды с большим количеством взвешенных частиц. Заселяет богатые органикой грунты, часто с большой мощностью ила (Lubini, 1983; AD), является орто-мезоаллювиальным псаммопелофилом-детритопелофилом.

Несмотря на некоторую морфологическую обособленность рода *Limnobium* от *Hydrocharis* (Efremov et al., 2021), результаты исследования пластома, филогенетической и биогеографической реконструкций свидетельствуют о чрезвычайной близости *Limnobium* и *Hydrocharis* (Li et al., 2022). Сходство проявляется и в отношении к условиям местообитаний – *Limnobium laevigatum* и *L. spongia* приурочены к периодически затопляемым лугам, болотам (в том числе заболоченным лесам), озерам, заводям, прудам, берегам рек, ка-

налов и канав. Самые крупные растения *L. spongia* укореняющиеся, развиваются на иле и сплавах, более мелкие — неукореняющиеся, свободноплавающие⁸ (Cook, Urmi-König, 1983). *Limnobium laevigatum* часто принимает участие в формировании сообществ плейстофитов (*Pontederia azurea*, *P. crassipes*) (Cook, Urmi-König, 1983), подобно видам рода *Hydrocharis*.

Выводы. *Hydrocharis morsus-ranae* как вид с наибольшей областью обитания имеет самый обширный ценокомплекс, включающий не менее 36 ассоциаций, в составе которых отмечено не менее 276 видов. Ценокомплекс *H. chevalieri* отличается обилием гелофитов, в то время как в составе ценокомплексов двух других видов ключевое значение играют гидатофиты и плейстофиты. Образуемые видами рода сообщества характеризуются простой синморфологией, средней видовой насыщенностью от 13 ± 4 до 21 ± 14 видов и высокой долей малообильных видов (34–73%). Определены пределы толерантности для видов рода *Hydrocharis* по отношению к основным абиотическим факторам — глубине, типу грунта, скорости течения, активной реакции, содержанию в водной среде основных ионов растворенных солей и растворимых форм тяжелых металлов. Обычно виды рода встречаются в стоячих или слабо проточных водных объектах, в широком эколого-гидрохимическом диапазоне, однако предпочитают мезотрофные и мезоевтрофные местообитания. Виды рода *Hydrocharis* являются пресноводными и условно-пресноводными, выдерживающими слабосолоновато-пресноводные условия обитания. *Hydrocharis chevalieri* условный ацидо-нейтрофил, остальные виды — алкалофилы. Поскольку *H. morsus-ranae* и *H. dubia* — это укореняющееся в обводненных грунтах или факультативно свободноплавающие растения, донные отложения опосредованно влияют на характер распространения, однако они тяготеют к грунтам с большим количеством питательных веществ. В отношении условий аллювиальности и механического состава грунта *H. morsus-ranae* и *H. dubia* — орто-, мезоаллювиальные детрито-пело-псаммопелофилы. *Hydrocharis chevalieri* заселяет богатые органикой грунты, часто с большой мощностью ила (орто-мезоаллювиальный псаммопелофил-детрито-пелофил). В целом, *H. morsus-ranae* и *H. dubia* отличаются широкой толерантностью к качеству вод и донных осадков. Возможными причинами исчезновения популяций *Hydrocharis* в отдельных частях ареала могут быть деградация местообитаний в результате сельскохозяйственной и промышленной деятельности, изменения гидрохимических характеристик и гидрологического режима. Не-

смотря на довольно обильное цветение и плодоношение (кроме северных границ у *H. morsus-ranae* и *H. dubia*), вегетативное размножение играет большую роль в поддержании численности популяции. Характерное для видов рода слабое семенное размножение и половая сегрегация ограничивают возможности полового возобновления.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы считают своим долгом выразить благодарность J.-P. Ghogue (свободный исследователь, Яунде) за помощь в сборе материала.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (S1–S4) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru>.

Доп. мат. S1. Характеристика основных сообществ с участием видов рода *Hydrocharis*.

Доп. мат. S2. Значения основных абиотических факторов в местах обитания *H. chevalieri*.

Доп. мат. S3. Значения основных абиотических факторов в местах обитания *H. dubia*.

Доп. мат. S4. Значения основных абиотических факторов в местах обитания *H. morsus-ranae*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В.Д. 1969. Классификация растительности: обзор принципов классификации и классификационных схем в разных геоботанических школах. Л.: Наука.
- Бобров А.А., Чемерис Е.В. 2006. Синтаксономический обзор растительных сообществ ручьев, малых и средних рек Верхнего Поволжья // Матер. VI Всерос. шк.-конф. по водным макрофитам “Гидробиотика 2005”. Рыбинск: ОАО Рыбинский Дом печати. С. 116.
- Василевич В.И. 1985. О методах классификации растительности // Ботан. журн. Т. 70(12). С. 1596.
- Вехов Н.В. 1994. Расширение ареалов водных сосудистых растений в связи с антропогенным воздействием в таежной зоне Архангельской области (Россия) // Ботан. журн. Т. 79(5). С. 72.
- Ефремов А.Н., Свириденко Б.Ф. 2012. Ресурсы *Stratiotes aloides* (Hydrocharitaceae) в долинах рек бассейна Среднего Иртыша // Раст. ресурсы. № 8(2). С. 202.
- Катанская В.М., Распопов И.М. 1983. Методы изучения высшей водной растительности // Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеоиздат. С. 129.
- Киприянова Л.М. 2019. Водная и прибрежно-водная растительность юго-востока Западной Сибири: синтаксономия и эколого-географические закономерности распространения: Дис. ... докт. биол. наук: 03.02.01 — Ботаника. Барнаул.

⁸ *Limnobium laevigatum* // Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/115273> (дата обращения: 08.06.2022).

- Кривохарченко И.С., Жмылев П.Ю., Белякова Г.А. 1995. Водокрас лягушачий // Биологическая флора Московской области. Вып. 11. М.: Аргус. С. 56.
- Лихачева Т.В. 2007. Эколого-фитоценологические закономерности распределения растительного покрова водохранилищ Удмуртской Республики: Дис. ... канд. биол. наук: 03.02.16 — Экология. Ижевск.
- Макрофиты — индикаторы изменений природной среды. 1993. Киев: Наук. думка.
- Папченков В.Г. 2001. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ.
- Свириденко Б.Ф. 2000. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск: Изд-во ОмГПУ.
- Свириденко Б.Ф., Мамонтов Ю.С., Свириденко Т.В. 2011. Использование гидромакрофитов в комплексной оценке экологического состояния водных объектов Западно-Сибирской равнины. Омск: Амфора.
- Хитун О.В., Ребристая О.В. 1998. Растительность и эколого-топологическая структура флоры окрестностей мыса Хноросале (арктические тундры Гыданского полуострова) // Бот. журн. № 83 (12). С. 21.
- Чепинога В.В. 2015. Флора и растительность водоемов Байкальской Сибири. Иркутск: Ин-т географии СО РАН.
- Ямалов С.М., Голованов Я.М., Бактыбаева З.Б., Петров С.С. 2014. Водная растительность Южного Урала (Республика Башкортостан). I. Классы Lemnetae и Charitae // Раст. России. № 24. С. 124.
- Cao Q.-J., Mei F.-F., Wang L. 2017. Population genetic structure in six sympatric and widespread aquatic plants inhabiting diverse lake environments in China // Ecol. Evol. V. 7(15). P. 1. <https://doi.org/10.1002/ece3.3141>
- Catling P.M., Dore W.G. 1982. Status and identification of *Hydrocharis morsus-ranae* and *Limnobium spongia* (Hydrocharitaceae) in Northeastern North America // Rhodora. V. 84(840). P. 523.
- Catling P.M., Mitrow G., Haber E. et al. 2003. The biology of Canadian weeds. 124. *Hydrocharis morsus-ranae* L. // Can. J. Plant Sci. V. 83. P. 1001.
- Cook C.D.K., Lüönd R. 1982. A revision of the genus *Hydrocharis* (Hydrocharitaceae) // Aquat. Bot. V. 14. P. 177. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(82\)90097-3](https://doi.org/10.1016/0304-3770(82)90097-3)
- Cook C.D.K., Urmi-König K. 1983. A revision of the genus *Limnobium* including *Hydromystria* (Hydrocharitaceae) // Aquat. Bot. V. 17. P. 1.
- Efremov A.N., Grishina V.S., Kislov D.E. et al. 2020. The genus *Hydrocharis* L. (Hydrocharitaceae): distribution features and conservation status // Botanica Pacifica. A Journal of Plant Science and Conservation. V. 9(2). P. 83. <https://doi.org/10.17581/bp.2020.09215>
- Efremov A.N., Grishina V.S., Toma C. et al. 2021. Comparative morphology of the genus *Hydrocharis* L. (Hydrocharitaceae) // Inland Water Biol. V. 14 (6). P. 638. <https://doi.org/10.1134/S1995082921060031>
- Ganie A.H., Bashir A., Khuroo A.A. et al. 2016. A new record of an invasive aquatic plant *Hydrocharis morsus-ranae* (Hydrocharitaceae), reaching to the Kashmir Himalaya // J. Japanese Bot. V. 91. P. 100.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2022. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org> (дата обращения: 12.02.2022).
- Haynes R.R. 2001. Hydrocharitaceae // Flora of Thailand. Bangkok. V. 7. P. 365.
- Jacobs S.W.L., McColl K.A. 2011. Hydrocharitaceae // A. Wilson (ed.) Flora of Australia. V. 39. Alismatales to Arales. Department of Sustainability, Environment, Water, Population and Communities. ABR/CSIRO, Melbourne, Australia.
- Kaplan Z., Danihelka J., Chrtek J., Jr. et al. 2018. Distributions of vascular plants in the Czech Republic. Part 7 // Preslia. V. 90. P. 425.
- Kim G.-Y., Kim J.Y. 2014. Standing crop distribution of aquatic plants in the west Nakdong River and Riparian Wetlands in the Nakdong River // Korean J. Environ. Ecol. V. 47(1). P. 62. <https://doi.org/10.11614/KSL.2014.47.1.062>
- Li Zh.-Zh., Gichira A.W., Efremov A. et al. 2022. Plastome phylogenomics and historical biogeography of aquatic plant genus *Hydrocharis* (Hydrocharitaceae) // BMC Plant Biology. V. 22. P. 106. <https://doi.org/10.1186/s12870-022-03483-2>
- Lim J.-Ch., An K.-Wh., Lee Ch.-W. et al. 2016. Distribution patterns of hydrophytes by water depth distribution in Mokpo of Upo Wetland // Korean J. Environ. Ecol. V. 30. № 3. P. 308. <https://doi.org/10.13047/KJEE.2016.30.3.308>
- Lobato-de Magalhães T., Murphy K., Efremov A. et al. 2022. How on Earth did that get there? Biogeographic and human influences on the global origins and distribution of aquatic macrophytes // Hydrobiologia. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-05107-0>
- Lolu A.J., Shah M.A., Reshi Z.A. et al. 2016. Study on phytosociology and biomass changes (above-ground and below-ground) of emergent macrophytes in Hokersar wetland of Kashmir Himalaya // J. Environ. Sci., Toxicol. Food Technol. V. 10(11). P. 20.
- Lubini A. 1983. Association herbeuse aquatique à *Hydrocharis chevalieri* dans la région de Kisangani (Haut-Zaïre) // Bulletin van de Nationale Plantentuin van België. V. 53 (3/4). P. 331.
- Murphy K., Efremov A., Davidson T.A. et al. 2019. World distribution, diversity and endemism of aquatic macrophytes // Aquat. Bot. V. 158. P. 103.
- Nowell A.A., Fletcher A.W. 2006. Food transfers in immature wild western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) // Primates. V. 47. P. 294.
- Oki Y. 1994. Integrated management of aquatic weeds in Japan // Integrated management of paddy and aquatic weeds in Asia. Proceedings of an international seminar, Tsukuba, Japan, 19–25 October 1992. P. 96.
- Passarge H. 1996. Pflanzengesellschaften Nordostdeutschlands. 1. Hydro- und Therophytosa. Berlin: J. Cramer.
- Pindel Z., Wozniak L. 1998. Natural conditions for presence of some ornamental water and peatbog plants. Fol Univ Agric Stetin 187 // Agricultura. V. 70. P. 83.
- Schweingruber F.H., KucEROVÁ A., Adamec L., Doležal Ji. 2020. Anatomic atlas of aquatic and wetland plant stems. Cham: Springer Nature.
- Skwierawski A., Skwierawska M. 2013. The role of *Hydrocharitetum morsus-ranae* in shaping the chemical composition of Surface Waters // Pol. J. Environ. Stud. 22 (6). P. 1825.

- Siraj S., Yousuf A.R., Parveen M. 2011. Spatio-temporal dynamics of macrophytes in relation to ecology of a Kashmir Himalayan Wetland // Int. Res. J. Biochem. Bioinform. V. 1(4). P. 084.
- Sosef M.S.M. 2017. Hydrocharitaceae // Flore du Gabon. V. 50: Anacardiaceae, Hydrocharitaceae, Piperaceae. Leiden: Joseph Margraf. P. 52.
- Symoens J.-J. 2015. Hydrocharitaceae // Flore d'Afrique Centrale. Meise: Jardin botanique Meise.
- Temgoua L.F., Momo Solefack M.C., Mevoungou M.-V. et al. 2018. Caractérisation de la végétation des clairières sur sol hydromorphe du Parc National de Lobéké, Est-Cameroun // Int. J. Biol. Chem. Sci. V. 12(3). P. 1364.
- Toivonen H. 1985. Changes in the pleustic macrophyte flora of 54 small Finnish lakes in 30 years // Ann. Bot. Fenn. V. 22(1). P. 37. <http://www.jstor.org/stable/23725290>
- Tsuchiya T. 1989. Growth and biomass turnover of *Hydrocharis dubia* L. cultured under different nutrient conditions // Ecol. Res. V. 4. P. 157.
- Vegetace České republiky. 3, Vodní a mokřadní vegetace = Vegetation of the Czech Republic. 3, Aquatic and wetland vegetation. 2011. Praha: Academia. Vyd. 1.
- Zhu B., Ottaviani C.C., Naddafi R. et al. 2018. Invasive European frogbit (*Hydrocharis morsus-ranae* L.) in North America: an updated review 2003–2016 // J. Plant Ecol. V. 11(1). P. 17. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtx031>
- Zutshi D.P., Vass K.K. 1971. Ecology and Production of *Salvinia natans* Hoffm; in Kashmir // Hydrobiologia. V. 38. № 2. P. 303.

The Genus *Hydrocharis* L. (Hydrocharitaceae): Community Ecology, and Tolerance to Abiotic Factors

A. N. Efremov^{1, *}, B. F. Sviridenko², Zhi Zhong Li³, A. Mesterhazy⁴, E. Ngansop Chatchuagh⁵, C. Toma⁶, V. S. Grishina², and Yu. A. Murashko⁷

¹Research Center for Fundamental and Applied Problems of Bioecology and Biotechnology, Ulyanovsk State Pedagogical University, Ulyanovsk, Russia

²Omsk State Pedagogical University, Omsk, Russia

³Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan, China

⁴Directorate of Hortobágy National Park, Debrecen, Hungary

⁵National Herbarium of Cameroon, Agricultural Research Institute, Yaounde, Cameroon

⁶Independent researcher, Katowice, Poland

⁷Surgut State University, Surgut, Russia

*e-mail: stratiotes@yandex.ru

The genus *Hydrocharis* L. combines free-floating, occasionally rooting obligate pleistophytes and rooting hydrohelophyte, which are edificators and subedificators in freshwater vegetation communities. How ecologically similar are these closely related species? It has been found that *Hydrocharis dubia* (Blume) Backer. and *H. morsus-ranae* L. are conditionally freshwater alkaliphilic mesoeutrophic, ortho-, mesoalluviophilic detrito-, psammopelophiles. Ecologically *H. chevalieri* (De Wild.) is isolated, it is a freshwater acidoneutrophilic meso-, mesoeutrophic, ortho-mesoalluvialophilic species indifferent to the mechanical composition of bottom sediments. The coenocomplex of *H. chevalieri* is characterized by abundance of helophyte communities; in the composition of the coenocomplex of two other species hydrophyte and pleistophyte communities play a key role. Communities with species of the genus *Hydrocharis* are characterized by simple synmorphology, relatively high species richness, and a high proportion of low-abundance species.

Keywords: *Hydrocharis*, Hydrocharitaceae, coenocomplex, ecology, abiotic factors, communities