

УДК 581.5(470.5)(045)

ИСТОРИЯ СТАНОВЛЕНИЯ И СОВРЕМЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ РОДА РОГОЗ (*Турна* L.) ВЯТСКО-КАМСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ

©2009 О.А. Капитонова, Г.Р. Дюкина

Удмуртский государственный университет г. Ижевск

Поступила 21.04.2009

Показан характер современного распространения видов рода *Typha* на территории Вятско-Камского Предуралья. На основе представлений об историческом развитии и адаптиогенезе рогозов определены возможные причины редкой встречаемости одних и широкого распространения других таксонов. Установлены эколого-фитоценотические стратегии видов рогозов. Показано, что для всех видов базовой является R-стратегия, на основе которой возможно формирование промежуточных вариантов (CR-стратегии). Предварительная оценка сукцессионного статуса биоценозов с доминированием рогозов дает представление о них как о видах, выполняющих преимущественно функции пионеров в динамике прибрежно-водных экосистем.

Ключевые слова: рогоз, *Typha*, cattail, макрофиты, эколого-фитоценотические стратегии, Предуралье.

Способность покрытосеменных растений приспособляться к изменяющимся условиям окружающей среды связывают со значительными колебаниями климата в период их возникновения и становления. Считается, что первые покрытосеменные имели преимущества перед голосеменными при заселении нарушенных и нестабильных местообитаний, входили в пионерные сообщества, и при палеогеографических перестройках вытесняли голосеменные [26]. По-видимому, в меловом периоде в основном сформировался семейственный и, возможно, родовой спектр флоры покрытосеменных Евразии [35], а в палеоген-неогене в целом завершается формирование родового состава флоры континента, в том числе и его гидрофильного компонента, типичными представителями которого являются виды рода рогоз (*Typha* L.). В настоящее время рогозы являются обычными компонентами аквальных экосистем, популяции их составляют важное звено в цепи вещественно-энергетических потоков, обуславливая динамические процессы в прибрежно-водных биоценозах. Целью нашей работы было выявление места и роли популяций рогозов в функционировании аквальных экосистем в Вятско-Камском Предуралье (ВКП), включающем территорию современной Удмуртской Республики и прилегающих к ней районов Республики Татарстан, Республики Башкортостан, Кировской области и Пермского края. В этой связи решались следующие основные задачи:

1. Выявить закономерности современного распространения видов рода *Typha* на территории ВКП в свете представлений об их историческом развитии и адаптиогенезе.

2. Установить возможные эколого-фитоценотические стратегии видов рогозов.

3. Дать оценку сукцессионного статуса биоценозов с доминированием рогозов в динамике прибрежно-водных экосистем.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Экология, филогения и история расселения рогозов. Согласно наиболее распространенной в среде российских гидробиологов классификационной схеме экологических групп водных макрофитов [14, 30], рогозы относятся к группе гелофитов, или воздушно-водных растений. Историческое образование и эволюция рогозов, очевидно, происходили на прибрежных участках водоёмов, своеобразных экотонных зонах между водной экосистемой и сушей, что отразилось на биоморфологических особенностях представителей этой группы: рогозы, обитая «по колено» в воде, приобрели черты гидрофильности (развитая аэренхима, частичная гидрохория, мощное вегетативное размножение), но, не потеряв связи с сушей, сохранили и черты мезофильности (выраженная механическая ткань, наличие кутикулы, мелкоклеточность тканей вегетативных органов и т.д.). Последующее расширение экологического пространства осуществлялось благодаря наличию значительных преадапционных ресурсов предковых форм рогозов и было направлено в сторону освоения как обводненных пространств, так и временно обсыхающих местообитаний, т.е. заселения широкого спектра экотопов, получивших общее название ветландов. Согласно взглядам А.Л. Тахтаджяна [34, 36], таксон располагает большими эволюционными возможностями в том случае, когда имеет широкий спектр приспособлений к разнообразным и изменяющимся условиям окружающей среды, пластичностью в процессе исторического развития, что обеспечивает перспективность дальнейшего биологического прогресса.

Общая филогенетическая реконструкция рогозов Евразии дана А.Н. Красновой [18]. Согласно ее представлениям, род *Typha* L. имеет четкие тропические корни. Его предковые меловые формы, про-

Капитонова Ольга Анатольевна, кандидат биологических наук, доцент кафедры общей экологии, E-mail: kapoa@uni.udm.ru. Дюкина Гюзель Рашидовна, старший преподаватель той же кафедры. E-mail: dyukina05@uni.udm.ru

изошедшие, вероятно, от гипотетических мезофитов тропического леса, перешедших вторично к условиям водной среды в составе своеобразной специализированной группы *Helobiae* (Болотниковые) [32], были связаны с периодически заболачивающимися окраинами водоемов. Центром происхождения и видового разнообразия рогозов, очевидно, следует считать обширные равнины Ирано-Туранской области, где усыхающий древний Тегис оставлял после себя многочисленные небольшие водоемы, мелководья которых и служили ареной эволюции рода, представленного в пределах этой территории большим таксономическим разнообразием. В палеогене происходит экологическая экспансия рогозов, и, видимо, к этому времени уже были сформированы основные секции рода. Наиболее древние из рогозов, сохранившие примитивные черты строения (например, *T. elephantina* Roxh.), осваивают экологические ниши в условиях тропического и субтропического климата. Другая, эволюционно более продвинутая часть рогозов расширяет область своего распространения в северном и восточном направлениях.

На территории Северной Евразии достоверные находки рогозов известны уже из олигоцена Западной Сибири [6], Казахстана, Малой Азии и Закавказья [19]. Рогозы характерны и для олигоценых и неогеновых отложений европейской части континента [5, 37, 44], где они входили в состав палеокомплексов гигрофильного высокотравья. Подобные сообщества с участием рогозов были распространены, очевидно, и на территории современного ВКП. Ухудшение климатической обстановки в конце плиоцена – в плейстоцене вызвало перестройку древней арктической флоры Евразии, что привело к захвату освобождающихся экологических ниш видами, обладавшими широкими преадаптационными возможностями. Территория ВКП оказалась в зоне перигляциального климата [2, 3], в пределах которой место третичных видов довольно быстро было занято менее теплолюбивыми формами [16]. В условиях климатической нестабильности плейстоцена происходит дифференциация рогозов по степени устойчивости к значительным температурным колебаниям и в целом к более холодному климату. Виды, выработавшие такую устойчивость, смогли существенно расширить свой ареал в плейстоцен-голоценовое время. К ним, в частности, относятся наиболее широко распространенные в настоящее время рогозы широколистный (*T. latifolia* L. s.l.) и узколистный (*T. angustifolia* L.). Не случайно, уже в раннее послеледниковье пыльца этих растений в значительном количестве фиксируется

даже на широте северного полярного круга [10], а южнее, в том числе на территории ВКП, эти виды входили в число доминантов растительного покрова обводненных пространств [31]. В большом количестве пыльца и плоды *T. latifolia* обнаружены также в отложениях позднеледниковья лесной зоны Восточно-Европейской равнины [27].

Стратегия другой части видов рогозов (например, из секции *Engleria* (Leonova) N. Tzvel. – *T. laxmannii* Lepechin и близкие к нему виды) заключалась в захвате экологического пространства аридных и субаридных областей; они эволюционировали в направлении выработки адаптаций к временному пересыханию местообитаний и увеличению концентрации солей в субстрате.

Таким образом, современное таксономическое разнообразие рогозов, насчитывающее по разным данным от 15 [20, 43] до 23 [18] видов, является следствием адаптивной радиации рассматриваемой группы, обладающей значительными преадаптационными возможностями и высокими темпами эволюции специализированных организмов.

Выработанные рогозами адаптации к обитанию в экстремальных условиях значительно увеличили их шансы на выживание в настоящее время, когда типичные для рогозов местообитания испытывают сильнейший антропогенный пресс. Исследования, проведенные нами в пределах ВКП, показали, что сообщества именно этой группы растений зачастую выступают в качестве пионерных при зарастании антропогенно трансформированных и искусственных экотопов.

Гибридизация. Климатические колебания и связанная с ними нестабильность гидрорежима мест обитания рогозов, вероятно, уже в плейстоцене, а может быть и раньше, приводили к перекрыванию ареалов разных видов этого рода, результатом чего могла быть спонтанная гибридизация, весьма характерная для рогозов и в настоящее время [18, 22]. По мнению Н.Н. Цвелева [41], массовое формирование гибридов чаще всего происходит в критических ситуациях, например, во время направленных климатических изменений, когда один из видов, более приспособленный к новым условиям, наступает на позиции менее приспособленного вида. При этом процесс гибридизации рассматривается как возможный путь деспециализации таксонов гибридного происхождения [4, 40, 41], позволяющий изменить пределы толерантности гибридов, что представляется чрезвычайно важным для рогозов – растений, достигших определенного уровня структурной специализации своих органов. В результате гибридные

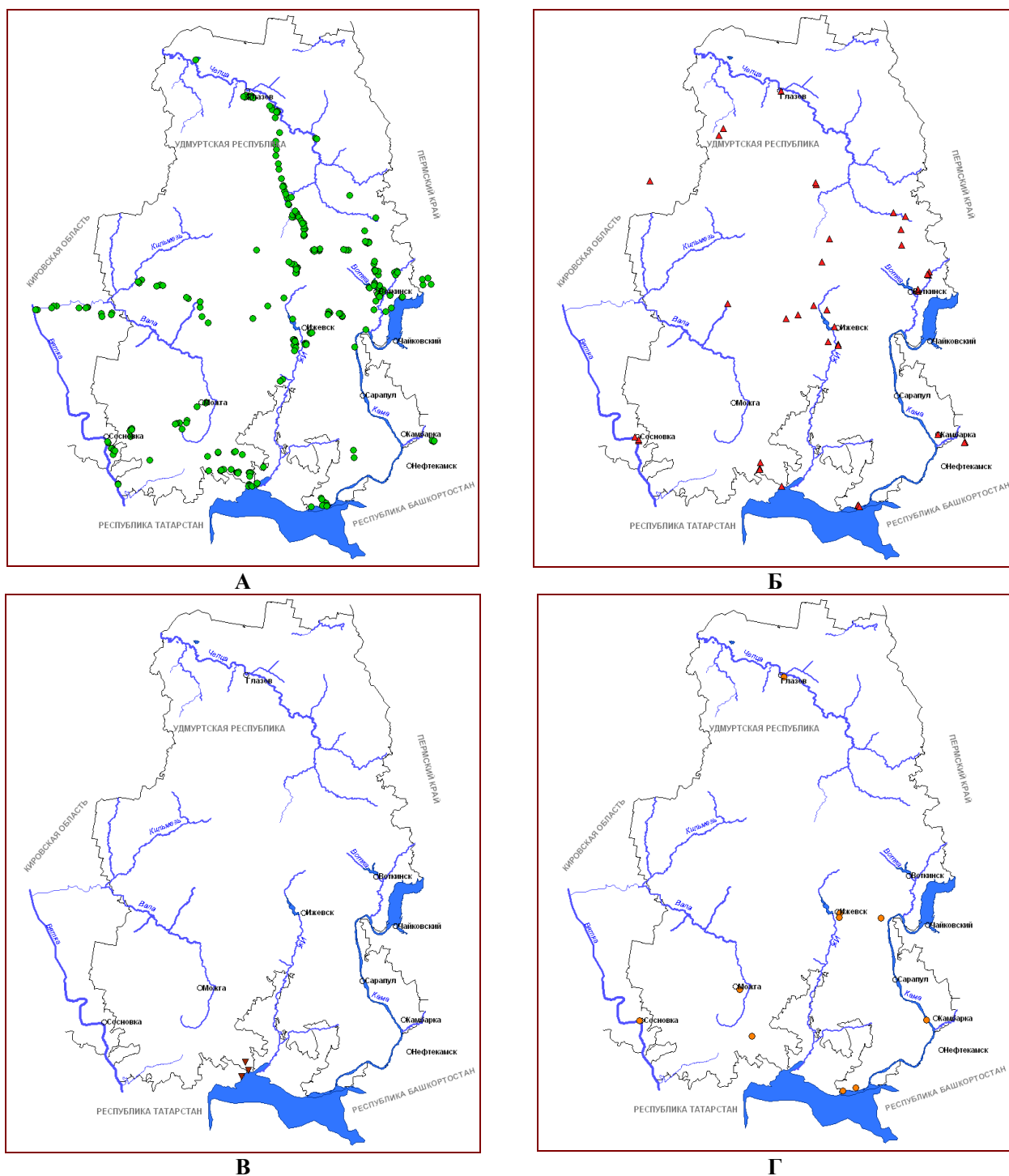


Рис. 1. Распространение видов рода *Typha* L. на территории Вятско-Камского Предуралья: А – *T. latifolia*, Б – *T. intermedia*, В – *T. shuttleworthii*, Г – *T. laxmannii*

особи получают новые возможности для захвата экологического пространства, в том числе в направлении освоения местообитаний с экстремальными условиями. Дальнейшая эволюция гибридов может быть отличной от исторического развития родительских видов, что, в конце концов, может привести к формированию новых гибридогенных таксонов [38].

Таксономическое разнообразие и эколого-фитоценоотические стратегии рогозов ВКП.

В настоящее время на территории ВКП нами установлено произрастание 8 видов рогозов. Из них к наиболее обычным и широко распространенным относятся *T. latifolia* L. и *T. angustifolia* L. Остальные относятся к спорадически встречающимся или редким таксонам (рис. 1,2).

Рогоз широколистный (*T. latifolia*) чаще всего заселяет трансформированные и искусственные биотопы, значительно реже встречаясь в первичных сообществах, проявляя тем самым признаки синантропного вида. Это достаточно варибельный

в экологическом отношении таксон, выдерживающий широкий диапазон изменения значений абио-

отических факторов.

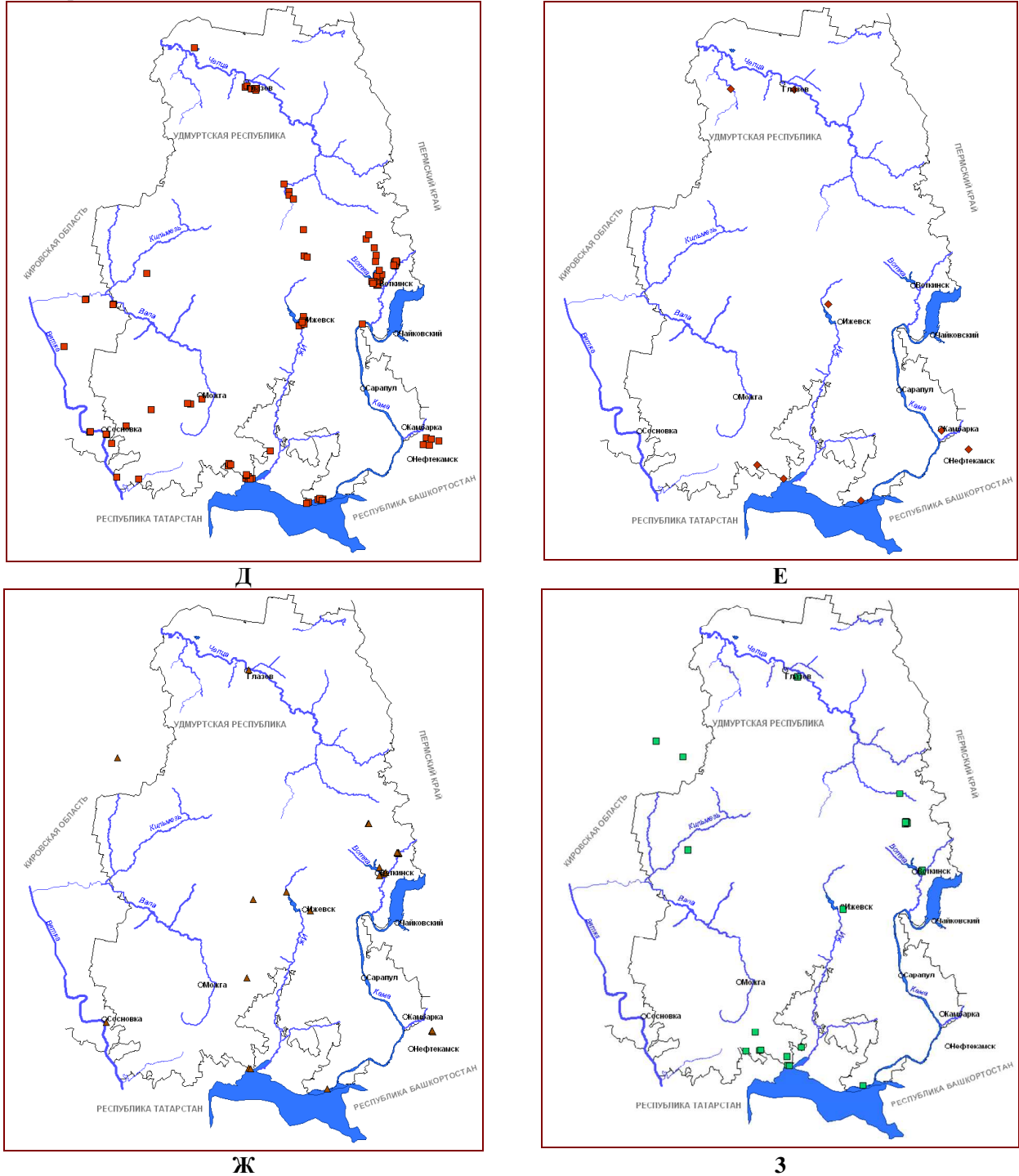


Рис.2. Распространение видов рода *Typha* L. на территории Вятско-Камского Предуалья: Д – *T. angustifolia*, Е – *T. incana*, Ж – *T. x glauca*, З – *T. x smirnovii*.

В оптимальных условиях он обладает высокой конкурентоспособностью, что наглядно проявляется при совместном обитании нескольких видов этого рода: рогоз широколистный почти всегда занимает наиболее благоприятные для роста и развития участки с глубиной воды 10-30 (50) см, вытесняя в более глубоководную зону *T. angustifolia*, а в прибрежное мелководье и на берег – рогозы промежуточный (*T. intermedia* Schur.) и Лаксмана (*T. laxmannii* Lerechin). Конкурентоспособность *T.*

latifolia достигается за счет большой надземной и подземной биомассы, которую он способен формировать на любых типах субстрата. По нашим данным [7], сырая надземная биомасса этого вида в ВКП варьирует в пределах от 3,09 до 7,05 кг/м², причем наибольшие значения этого показателя зарегистрированы на грунтах со значительным содержанием илистых фракций. Более глубоководные местообитания в целом оказываются для рогоза широколистного не благоприятными, и он не

выдерживает конкуренции с рогозом узколистным [21]. Отмеченные характерные особенности *T. latifolia* дают основания рассматривать его как вид с вторичной виолент-эксплерентной эколого-фитоценотической стратегией (CR-стратег).

Историческое развитие *T. angustifolia* происходило, по-видимому, на весьма глубоководных участках со стабильным уровнем воды. Именно такие местообитания в естественных и искусственных водоемах являются в настоящее время наиболее характерными для данного вида, обычно уже не способного к возобновлению после полного, хотя и временного, высыхания грунтов [21]. Этот вид является обычным на мелководьях водохранилищ, где он формирует одновидовые либо с участием других гидрофильных растений заросли. Довольно обычен этот вид также и на нарушенных местообитаниях, в том числе испытывающих антропогенное загрязнение (например, придорожные обводненные местообитания), где он зачастую не проявляет признаков угнетения и имеет удовлетворительное возобновление. Таким образом, наряду с эксплерентными свойствами для данного вида характерны и выраженные виолентные признаки, связанные, прежде всего, с абсолютным доминированием в условиях благоприятного гидрорежима со стабильным уровнем воды, что позволяет отнести этот вид к вторичной CR стратегии.

Яркими примерами предпочтения рудеральных местообитаний на рассматриваемой территории можно считать рогозы промежуточный (*T. intermedia*), сизый (*T. × glauca* Godron) и Смирнова (*T. × smirnovii* E. Mavrodiev). Первый из них чаще всего встречается в разнообразных вторичных местообитаниях – в придорожных лужах, на зарастающих обводненных и увлажненных колеях, заболоченных нарушенных поймах, часто совместно с рогозом широколистным, которым вытесняется на периферийные участки сообществ. Изредка рогоз промежуточный способен образовывать и собственные небольшие заросли. По нашим наблюдениям, при антропогенном нарушении растительного покрова на переувлажненных местообитаниях, в особенности на грунтах легкого механического состава, на самых ранних стадиях сукцессионной серии одним из первых появляется именно рогоз промежуточный, который в дальнейшем обычно замещается другими, более конкурентоспособными видами последующих стадий сукцессии. Таким образом, *T. intermedia* можно охарактеризовать как ценофобный не конкурентоспособный вид преимущественно с эксплерентной эколого-фитоценотической стратегией (R-стратег).

Все известные к настоящему времени местонахождения *T. × glauca* (*T. latifolia* × *T. angustifolia*) и *T. × smirnovii* (*T. latifolia* × *T. laxmannii*) также приурочены к трансформированным либо искусственным биотопам, что в целом согласуется с литературными данными [23, 24], причем чаще всего эти

нотовиды также обитают в совместных ценозах с рогозом широколистным.

Очевидно, спонтанная гибридизация *T. angustifolia* и *T. latifolia* происходила и раньше, хотя имеются данные, указывающие на ограниченность этого явления [45]. В настоящее же время широкие возможности для этого процесса открыты в связи с нарушением среды обитания рогозов. В литературе для территории России рогоз сизый указывается как редкий таксон [18, 29, 30]. В пределах же ВКП этот гибридогенный вид известен из более чем 10 местонахождений (2, Ж).

Появление и дальнейшее распространение на территории ВКП второго гибридогенного таксона – *T. × smirnovii*, возможно, следует рассматривать как одно из следствий общепланетарного процесса потепления климата, одним из проявлений которого в рассматриваемом регионе является смещение к северу зональных и подзональных границ [15], что приводит к изменению ареалов и экспансии на север видов южного распространения. Последнее имеет место и в пределах ВКП, что связано с существованием здесь миграционного пути в виде широкой долины р. Камы. Одним из видов, использующих эту миграционную трассу для расселения в северном направлении, является *T. laxmannii*, который в настоящее время уже вполне естественно входит в сообщества прибрежно-водных растений поймы р. Камы в ее среднем течении в пределах Удмуртской Республики [12]. Вне поймы Камы находки рогоза Лаксмана в рассматриваемом регионе связаны преимущественно с придорожными обводненными местообитаниями и другими вторичными биотопами [8, 11, 33], что демонстрирует его характерные особенности адвентивного вида. Широкое расселение этого вида отмечено и другими авторами: в качестве заносного *T. laxmannii* указан для территории Ленинградской [39], Тверской [28] и Рязанской [42] областей, Республики Татарстан [1], окрестностей г. Петрозаводска [17]. Перекрывание ареалов *T. latifolia* и *T. laxmannii* способствует гибридизации этих видов, а широкий спектр трансформированных и искусственных экотопов позволил закрепиться гибридным растениям, дальнейшее размножение которых осуществляется в основном вегетативным способом.

Новостью для рассматриваемого региона является находка *T. shuttleworthii* W.D.J. Koch et Sond. – вида западно-европейского распространения, редкого в пределах почти всего видового ареала [25]. Он относится к уязвимым видам в Германии, Швейцарии и Австрии, редким – в Болгарии, подвергающимся опасности – в Словакии и государстве Лихтенштейн, исчезнувшим таксонам – в Чехии [46, 47]. В России этот рогоз считается достаточно обычным в ряде западных регионов и приводится для Московской и Калужской областей, известен также с территории Краснодарского края, некоторых районов Предкавказья [22]. На территории

ВКП рогоз Шутлеворта был обнаружен нами в трех пунктах в пределах республик Удмуртия и Татарстан (рис. 1, В). Произрастание этого вида в ВКП, возможно, также следует рассматривать в контексте глобальных изменений климата.

В пределах основного ареала экотопологически связанный с естественными обводненными местообитаниями, на территории ВКП рогоз Шутлеворта встречается на вторичных местообитаниях, представленных мелководьями искусственных водоемов (небольших прудов). Тем не менее, по нашему мнению, в отличие от всех остальных рогозов региона, рассматриваемых нами в качестве синантропных видов [9], *T. shuttleworthii* не может быть отнесен к синантропному элементу флоры ВКП. Возможно, в прошлом (в третичное время) ареал *T. shuttleworthii* был значительно шире и охватывал также территорию современного Среднего Предуралья. Однако климатическая нестабильность плейстоцен-постплейстоценового времени, экспансия на север вслед за отступающим ледником более конкурентоспособных видов сходного экологического предпочтения, включая и виды рода *Typha*, способствовали сокращению области распространения рогоза Шутлеворта со смещением ее в более западные районы с океаническим климатом. Этот процесс обычно бывает связан с возникновением длительного времени существующих анклавов, что, вероятно, и произошло в отношении *T. shuttleworthii* на территории современного ВКП. Таким образом, в рассматриваемом регионе данный вид, по нашему предположению, следует рассматривать в качестве реликтового таксона с преимущественно виолентной с долей эксплерентности эколого-фитоценотической стратегией (CR-стратег). На современном этапе состоянию популяций рогоза Шутлеворта может угрожать хозяйственная деятельность человека, связанная с нарушением, трансформацией и загрязнением типичных мест его обитания, следствием чего может быть исчезновение популяций или их генетическая ассимиляция с близкородственными видами.

Еще одним видом, тяготеющим к нарушенным биотопам, является недавно описанный нами рогоз седой – *T. incana* Karitonova et Dyukina [13], способный образовывать большие заросли в придорожных лужах и на мелководьях прудов. Этот вид, как и рогоз промежуточный, осваивает обводненные экотопы на начальных стадиях сукцессионной серии, впоследствии замещаясь другими видами. Рогоз седой на территории ВКП имеет в целом невысокую конкурентоспособность, что характеризует его как вид с преимущественно эксплерентной эколого-фитоценотической стратегией. Так, одна из популяций *T. incana*, занимавшая первоначально площадь более 500 м², спустя 2 года после начала наблюдений практически была вытеснена ольхой черной (*Alnus glutinosa*), образовавшей плотные сомкнутые заросли.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ экологических и фитоценологических предпочтений известных на территории ВКП видов рогозов позволяет говорить об их в целом эксплерентной эколого-фитоценотической стратегии (R-стратегии). У ряда видов на ее базе выработались промежуточные варианты, отражающие приспособительные реакции на условия, в которых происходило их становление. Так, в силу особенностей биологии и экологии *T. latifolia*, *T. shuttleworthii* и *T. angustifolia* могут быть отнесены к видам с преимущественно виолент-эксплерентным типом стратегии (CR-стратегии). Установленные эколого-фитоценотические стратегии указывают на то, что популяции рогозов входят главным образом в сообщества начальных стадий сукцессионных серий. Это дает им широкие возможности к заселению экстремальных условий с постоянным или периодическим влиянием экзогенных факторов, включая антропогенные (разнообразные вторичные переувлажненные и обводненные местообитания, мелководья водоемов с переменным гидрорежимом, нарушенные поймы, выработанные торфяники, карьеры и др.). В условиях стабильного режима функционирования экосистем (мелководья естественных и искусственных водоемов и водотоков с постоянным уровнем воды в течение вегетационного периода, ненарушенные болота) рогозы способны длительное время сохранять свои позиции доминирующего (или субдоминирующего) вида серийных сообществ, развивающихся под преимущественным влиянием эндогенных факторов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны д-ру биол. наук, проф. О.В. Смирновой (ЦПЭП РАН, г. Москва), д-ру биол. наук, проф. В.Г. Папченкову (ИБВВ РАН, п. Борок Ярославской обл.), д-ру биол. наук, проф. В.В. Туганаеву (УдГУ, г. Ижевск) за обсуждение представленных в статье материалов, а также канд. биол. наук А.Н. Пузыреву (УдГУ, г. Ижевск) за предоставление устных сведений о распространении *T. laxmannii* на территории Удмуртии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бакин О.В., Ситников А.П. Новые и редкие в Татарстане виды сосудистых растений // Бот. журн. – 2005. – Т. 90. № 1. – С. 66–71.
2. Бутаков Г.П. Граница максимального оледенения в Вятско-Камском регионе // Физико-географические основы развития и размещения производительных сил Нечерноземного Урала: Межвуз. сб. науч. тр. – Пермь: Пермский ун-т, 1981. – С. 102–110.
3. Бутаков Г.П. Плейстоценовый перегляциал на востоке Русской равнины. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1986. – 144 с.
4. Грант В. Эволюция организмов. – М.: Мир, 1980. – 253 с.
5. Дорофеев П.И. О третичной флоре Белоруссии // Бот. журн. – 1960. – Т. 45. № 10. – С. 1418–1434.

6. Дорощев П.И. Третичные флоры Западной Сибири. – М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1963. – 346 с.
7. Дюкина Г.Р. Изменчивость структурно-функциональных показателей популяций рогозов (*Typha* L.) в зависимости от влияния эдафических факторов // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: Матер. X Всерос. популяционного семинара. – Ижевск : КнигоГрад, 2008. – С. 254–256.
8. Дюкина Г.Р., Капитонова О.А. Род *Typha* L. в Удмуртии: таксономический состав, распространение, экология // Вестник Удм. ун-та. – 2005. – №10. – С. 41–50.
9. Дюкина Г.Р., Капитонова О.А. Рогозы как синантропный компонент флоры // Адвентивная и синантропная флора России и сопредельных стран: состояние и перспективы : Матер. III Международ. науч. конф. – Ижевск, 2006. – С. 41–42.
10. Елина Г.А., Лукашов А.Д., Юрковская Т.К. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеораствительность и палеогеография). – Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2000. – 242 с.
11. Капитонова О.А. О распространении рогоза Лаксмана в Удмуртии // Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия : Тез. докл. XII Международ. науч. конф. молодых ученых. – Борок, 2002. – С. 7–8.
12. Капитонова О.А., Дюкина Г.Р. О малоизвестных видах рогозов (*Typha* L.) во флоре Вятско-Камского междуречья // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидробиология-2005». – Рыбинск : ОАО «Рыбинский Дом печати», 2006. – С. 246–266.
13. Капитонова О.А., Дюкина Г.Р. Новый вид *Typha* (*Typhaceae*) из Удмуртии // Бот. журн. – 2008. – Т. 93, № 7. – С. 1132–1134.
14. Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов. – Л. : Наука, 1981. – 187 с.
15. Коломыц Э.Г., Розенберг Г.С. Палеопрогнозная концепция в региональной экологии (на примере Волжского бассейна) // Успехи совр. биол. – 2004. – Т. 124, № 5. – С. 403–418.
16. Колчанов В.И., Жуйкова И.А., Пахомов М.М., Прокашев А.М. Геологическое прошлое // Энциклопедия Земли Вятской. Т. 7. Природа. – Киров : Вятка, 1997. – С. 58–79.
17. Кравченко А.В. Конспект флоры Карелии. – Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2007. – 403 с.
18. Краснова А.Н. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоёмов Северо-Двинской водной системы. – Рыбинск : ОАО «Рыбинский Дом печати», 1999. – 200 с.
19. Криштофович А.Н., Палибин И.В., Шапаренко К.К., Ярмоленко А.В., Байковская Т.Н., Ильинская И.А. Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане // Палеоботаника. Вып. I / Под ред. А.Н. Криштофовича. – М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1956. – 180 с.
20. Леонова Т.Г. Порядок рогозовые (*Typhales*) // Жизнь растений: В 6-ти т. Т. 6. Цветковые растения / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. – М. : Просвещение, 1982. – С. 461–466.
21. Мавродиев Е.В. Рогоз узколистный // Биологическая флора Московской области. Вып. 13 / Под ред. В.Н. Павлова, В.Н. Тихомирова. М. : Изд-во Полиэкс, 1997. С. 4–29.
22. Мавродиев Е.В. Морфолого-биологические особенности и изменчивость рогозов (*Typha* L.) России : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 19 с.
23. Мавродиев Е.В. *Typha* × *smirnovii* E. Mavrodiev (*T. latifolia* L. s. str. × *T. laxmannii* Lepechin) и некоторые другие гибридные рогозы с территории юго-востока России // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 2000. Т. 105. Вып. 4. С. 65–69.
24. Мавродиев Е.В., Алексеев Ю.Е. О диагностике и систематическом положении *Typha* × *glauca* Godron (*Typha angustifolia* L. × *T. latifolia* L.) // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1998. Т. 103. Вып. 6. С. 51–54.
25. Макрофиты – индикаторы изменения природной среды / Под ред. С. Гейны, К.М. Сытника. Киев : Наукова думка, 1993. 434 с.
26. Мейен С.В. Основы палеоботаники. М. : Недра, 1987. 403 с.
27. Новенко Е.Ю., Зюганова И.С., Козлов Д.Н. Эволюция растительного покрова в позднем плейстоцене на территории Центрально-лесного заповедника // Известия РАН. Сер. Географ. 2008. № 1. С. 87–99.
28. Нотов А.А., Шубинская Н.В., Маркелова Н.Р., Плетнев Д.М., Спирина У.Н. Новые и редкие адвентивные растения Тверской области // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 2. С. 47–48.
29. Папченко В.Г. О новых и редких видах флоры Татарстана // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 9. С. 73–79.
30. Папченко В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья: Монография. Ярославль : ЦМП МУБиНТ, 2001. 200 с.
31. Прокашев А.М., Жуйкова И.А., Пахомов М.М. История почвенно-растительного покрова Вятско-Камского края в послеледниковье. Киров, 2003. 143 с.
32. Проханов Я.И. Класс однодольных, его таксономическая обоснованность и положение в системе сосудистых растений // Проблемы филогении высших растений. М : Наука, 1974. С. 75–103.
33. Пузырев А.Н. О находках адвентивных видов растений на шоссе на дорогах Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. Биология. 2006. № 10. С. 25–36.
34. Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л. : Изд-во Ленинград. ун-та, 1954а. 215 с.
35. Тахтаджян А.Л. Происхождение покрытосеменных растений. М. : Сов. наука, 1954б. 96 с.
36. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М., Л. : Наука, 1966. 611 с.
37. Федченко Б.А. Семейство Рогозовые // Флора СССР. Т. 1. М.-Л. : АН СССР, 1934. С. 209–216.
38. Цвелёв Н.Н. О значении гибридационных процессов в эволюции злаков (*Poaceae*) // История флоры и растительности Евразии. Л. : Наука, Ленингр. отд., 1972. С. 5–16.
39. Цвелёв Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб. : Изд-во СПХФА, 2000. 781 с.
40. Цвелёв Н.Н. Гибридизация как один из факторов увеличения биологического разнообразия и геномный критерий родов у высших растений // Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений: Сб. избранных тр. / Под ред. Д.В. Гельмана. М.; СПб. : Товарищество научных изданий КМК, 2005а. С. 141–148.
41. Цвелёв Н.Н. О значении гибридазации в эволюции высших растений // Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений: Сб. избранных тр. / Под ред. Д.В. Гельмана. М.; СПб. : Товарищество научных изданий КМК, 2005б. С. 149–154.
42. Щербаков А.В., Девятов А.Г., Барзионова Т.В. Находки редких видов водных сосудистых растений на востоке Рязанской области // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 2004. Т. 109. Вып. 3. С. 77–78.
43. Casper S.J., Krausch H.-D. Pteridophyta und Anthophyta // Suwasserflora von Mitteleuropa. Jena : Gustav Fischer, 1980. V. 23. 403 s.
44. Graebner P. Typhaceae // Das Pflanzenreich. Leipzig, 1900. H. 2 (IV.8). 18 s.

45. Kuehn M. Marcinko, Minor J.E., White B.N. An examination of hybridization between the cattail species *Typha latifolia* and *Typha angustifolia* using random amplified polymorphic DNA and chloroplast DNA markers // *Molecular Ecology*. V. 8 : 12. 2002. P. 1981–1990.
46. *Typha shuttleworthii* // European Environment Agency. URL: <http://eunis.eea.europa.eu/> (дата обращения: 23.11.2006).
47. Uhrin S., Bača F. A new locality of *Typha shuttleworthii* in Slovakia // *Biologia / Bratislava*. 60/1. 2005. S. 105.

HISTORY OF BECOMING AND MODERN DISTRIBUTION OF SPECIES OF GENUS CATTAIL (*TYPHA* L.) OF VYATKA-KAMA REGION

© 2009 O.A. Kapitonova, G.R. Dyukina

Udmurtia State University

Character of modern distribution of species of genus *Typha* in territory Vyatka-Kama Region is shown. The reasons of rare occurrence of one species and a wide circulation of other species of cattails are certain. Are established the ecology-phytocenosis strategy of species of cattails. It is shown, that for all species R-strategy on the basis of which formation of intermediate variants (CR-strategy) is possible is base. The estimation the succession status of biocenosis with domination the cattails, pioneers carrying out mainly function in dynamics water ecosystem is given. Key words: *Typha*, cattail, macrophytes, ecology-phytocenosis strategy, Vyatka-Kama Region.