*На правах рукописи*

**Ефремов Андрей Николаевич**

# ТЕЛОРЕЗ АЛОЭВИДНЫЙ *STRATIOTES ALOIDES* L. (HYDROCHARITACEAE) В ЮЖНОЙ ЧАСТИ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ (АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ, ЦЕНОТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ, ПРОДУКТИВНОСТЬ)

Специальность 03.02.01 – «Ботаника»

**АВТОРЕФЕРАТ**
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Томск – 2010

Работа выполнена на кафедре ботаники, цитологии и генетики
ГОУ ВПО «Омский государственный педагогический университет»

**Научный руководитель:** доктор биологических наук, профессор
*Свириденко Борис Федорович*

**Официальные оппоненты:** доктор биологических наук, профессор
*Гуреева Ирина Ивановна;*

кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
*Щербаков Андрей Викторович*

**Ведущая организация:** Учреждение Российской академии наук
Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН

Защита состоится 11 ноября 2010 года в __ часов __ минут на заседании диссертационного совета Д 212.267.09 при ГОУ ВПО «Томский государственный университет» по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36, факс (3822) 529853.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Томского государственного университета по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 34а.

Автореферат разослан 27 сентября 2010 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук В. П. Середина

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Международные и федеральные нормативные акты определяют первостепенную значимость изучения биологического разнообразия на таксономическом, организменном, популяционном, биоценотическом и биосферном уровнях [Convention on Wetlands, 1971; Конвенция об охране…, 1979; Global Strategy for Plant…, 2002; Национальная стратегия…, 2002]. В рамках данных стратегий особое значение как в теоретическом, так и в практическом отношении имеют работы, посвященные изучению отдельных таксонов. Водные растения еще слабо изучены в морфологическом, онтогенетическом, фитоценотическом и экологическом отношении [Mühlberg, 1981; Кузьмичев, Гарин, 2005]. Наименьшее внимание исследователей уделено изучению гидромакрофитов с позиций структурной биологии [Arber, 1923; Salisbury, 1926; Subaramayam, 1962; Cook, Junk, 1974; Свириденко, 2000; Савиных, 2003; Лебедева, 2006; Лелекова, 2007, Петухова, 2008]. Комплексные работы, охватывающие несколько аспектов биологии гидромакрофитов, немногочисленны [Arber, 1963; Вехов, 1992; Дюкина, 2009].

Современные представления о семействе Hydrocharitaceae являются спорными [Hutchinson, 1959; Ancibor, 1979; Shaffer-Fehre, 1991; Thorne, 1992, 2007; Tanaka et al., 1997], так как многие таксоны этой группы остаются еще слабо изученными. Обособленное положение в системе Hydrocharitaceae занимает род *Stratiotes* L., представленный в современной флоре единственным видом – *S. aloides* L. Этот вид успешно конкурирует со многими гидромакрофитами благодаря целому ряду анатомо-морфологических и биологических адаптаций. Сообщества *S. aloides* отличаются значительной продуктивностью [Свириденко, 2000; Папченков, 2001; Токарь, 2005] по сравнению с сообществами гидромакрофитов соответствующих ботанико-географических зон, что открывает перспективу использования данного вида как биоресурса. В ряде регионов площади сообществ *S. aloides* значительно сокращаются [Гусак, 1993; Про перелік…, 2001], поэтому остро стоит вопрос о рациональном использовании ресурсов этого вида.

Продолжительная история изучения *S. aloides* сопровождалась накоплением противоречивых данных по биологии вегетативных [Arber, 1963; Kornatowski, 1979, 1983–84; Ancibor, 1979; Зауралова, 1980; Tomlinson, 1982; Cook, Urmi-König, 1983; Антонова, Пепеляева, 1985; Петухова, 2008] и генеративных [Kaul, 1968, 1970; Smolders et al., 1995] органов. Остается ряд спорных вопросов: типология и описание побеговой системы, природа интрафолиарных чешуй, типология и эволюция соцветий, структурная биология гинецея, морфологическая дифференциация андроцея, особенности экобиоморфы и ее структурно-функциональная лабильность, половая структура популяций, половой диморфизм, соотношение в жизненном цикле клонального и аклонального размножения, ценотическая роль, механизм сезонной пространственной динамики растений *S. aloides*, его ресурсно-продукционная характеристика. Указанные факты и определяют актуальность исследования.

**Цель и задачи исследования.** Целью работы является выявление основных структурно-биологических и экологических особенностей

*Stratiotes aloides*, обеспечивающих его высокую конкурентную способность. Реализация поставленной цели потребовала решения ряда задач:

1. Изучить структурно-биологические особенности вегетативных и генеративных органов *S. aloides.*

2. Определить экобиоморфу *S. aloides.*

3. Выявить основные фитоценотические особенности и ценокомплекс *S. aloides.*

4. Обосновать механизм сезонной пространственной динамики растений *S. aloides.*

5. Определить характер возобновления ценопопуляции *S. aloides.*

6. Оценить продуктивность, ресурсы и перспективу использования сырья *S. aloides* на юге Западной Сибири.

**Научная новизна.** Впервые проведено многостороннее структурно-функциональное изучение *S. aloides* на тканевом, органном, организменном и популяционном уровнях организации. Выполнен развернутый органографический анализ, определены характер распределения лигнинов, крахмала, пропорции основных гистолого-топографических комплексов. Описаны растительные группировки ценокомплекса *S. aloides* в регионе. Изучена половая структура ценопопуляций, роль клонального и аклонального размножения в возобновлении *S. aloides*. Экспериментально подтвержден механизм сезонной динамики побеговой системы растений *S. aloides.* Произведена оценка продуктивности и ресурсов сырья *S. aloides* на юге Западной Сибири.

**Практическая и теоретическая значимость.** Впервые проведено обобщение и выполнен анализ основных сведений об особенностях организации *S. aloides* с позиций современной структурной биологии. Изучены анатомо-морфологические особенности побегообразования, цветорасположения, цветка и экобиоморфы. Полученные в ходе исследования материалы использованы при разработке курса «Экология растений», спецкурсов «Гидроботаника» и «Экологическая морфология растений» в Омском государственном педагогическом университете (ОмГПУ), Сургутском государственном университете (СурГУ). Проведена оценка сезонного изменения конструкционного веса отдельных органов. Экспериментально определен коэффициент для пересчета фитомассы в продукцию, учитывающий сезонные изменения конструкционного веса частей растения. Подготовлена ресурсная карта. Полученные материалы могут быть использованы для разработки мероприятий по заготовке и рациональному использованию сырья *S. aloides*. Собранный гербарий пополнил коллекции гербариев OMSK, IBIW, TK.

**Положения, выносимые на защиту.**

1. На юге Западной Сибири распространены диэцичные ценопопуляции *S. aloides* с доминированием тычиночных растений. Клональное размножение по сравнению с аклональным характеризуется большей биологической продуктивностью и способствует агрессивному захвату новой акватории и «растеканию» клона.

2. Погружение и всплытие растений *S. aloides* обусловлено сезонным изменением обводненности деструктивных и гистологически активных тканей, сезонной динамикой крахмала и минеральных веществ.

3. *S. aloides* является ценным перспективным ресурсным (кормовым, пищевым) видом растений в регионе.

**Апробация работы.** Основные результаты работы обсуждались на III Международной школе-конференции «Сохранение биоразнообразия и рациональное использование биологических ресурсов» (Москва, 2004); VIII Международной научной школе-конференции «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий» (Абакан, 2004); VI Всероссийской школе-конференции по водным макрофитам «Гидроботаника – 2005» (Борок, 2005), студенческой научно-практической конференции «Человек и природа» (Омск, 2006; 2007); I (IX) Международной конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2006); I (III) Всероссийской молодежной научно-практической конференции «Перспективы развития и проблемы современной ботаники» (Новосибирск, 2007), Всероссийской конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века» (Петрозаводск, 2008), VIII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых (Москва, 2009).

**Публикации результатов исследования.** По теме диссертации опубликовано 24 работы, в том числе 3 в журналах, рекомендованных ВАК РФ, в списке публикаций приведены основные.

**Декларация личного участия.** Все виды работ по теме диссертации от сбора материала до анализа и обработки результатов осуществлены автором или при его участии. Доля личного участия в публикациях, выполненных в соавторстве, пропорциональна числу соавторов.

**Объем и структура работы.** Диссертация изложена на 238 страницах машинописного текста и состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы, включающего 390 работ, в том числе 124 на иностранных языках. Текст диссертации иллюстрирован 8 таблицами и 42 рисунками. В диссертации имеется 8 приложений.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую признательность научному руководителю д. б. н., в. н. с., проф. Б. Ф. Свириденко (НИИПиЭС СурГУ, Сургут) за постоянную помощь и внимание к работе. За консультации по отдельным вопросам при выполнении диссертации автор благодарит к. б. н. О. В. Яковлеву (БИН им. В. Л. Комарова РАН), м. н. с. И. В. Татанова (БИН им. В. Л. Комарова РАН), к. б. н., доц. Р. А. Мастинскую (НГПУ, Новосибирск), к. б. н., доц. Е. Я. Белецкую (ОмГПУ, Омск), к. б. н., доц. Н. В. Пликину (ОмГПУ, Омск), к. б. н., доц. Е. В. Голованову (ОмГПУ, Омск), д. б. н., проф. Е. И. Антонову (ОмГПУ, Омск), к. б. н., с. н. с. А. Г. Лапирова (ИБВВ им. И. Д. Папанина РАН, Борок), к. б. н. А. В. Степанову (Одинцову) (ЛГУ им. И. Франка, Львов), к. б. н. Д. Ю. Петухову (ВятГГУ, Киров); за помощь в определении гербария – к. б. н., с. н. с. Ю. С. Мамонтова (НИИПиЭС СурГУ, Сургут), м. н. с. Т. В. Свириденко (НИИПиЭС СурГУ, Сургут); за помощь в определении физико-химических свойств сырья А. М. Бельгибаеву (ОмГПУ, Омск).

За внимание, ценные рекомендации и опыт совместной работы автор выражает признательность А. В. Филоненко (ГБС им. Н. Н. Цицина РАН). За ценные советы и оказанную помощь при выполнении диссертации автор благодарит сотрудников кафедры ботаники, цитологии, генетики ОмГПУ,

сотрудников гербариев (TK, IBIW, MW, NSK), коллег по ЗАО «Проектный институт реконструкции и строительства объектов нефти и газа» (Омск), а также друзей и близких, помощь которых неоценима.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. РОД *STRATIOTES* В СИСТЕМЕ СЕМЕЙСТВА HYDROCHARITACEAE

В главе обобщены сведения по биологии и систематике рода *Stratiotes*. Проведен анализ систематических обработок Hydrocharitaceae [Ledebour, 1853; Dahlgren, 1985; Shaffer-Fehre, 1991; Takhtajan, 1997; Tanaka et al., 1997; Thorne, 1992, 2002; Angiosperm…, 2008]. Подсемейство Stratiotoideae рассматривается как группа, сестринская Hydrocharitoideae и группам Anacharidoideae и Hydrilloideae [Angiosperm…, 2008]. Род *Stratiotes* сближается с родами *Hydrocharis* и *Limnobium*, с одной стороны, и *Lagarosiphon* – с другой [Tanaka et al., 1997; Angiosperm…, 2008].

Показано, что род *Stratiotes* за всю свою многолетнюю историю был представлен 18 видами [Cook, Urmi-König, 1983; Chandler, 1923; Дорофеев, 1963; Никитин, 1968; Holý, Bůžek, 1966; Kvaček, 2003], дифференцированными на две экологические группы по отношению к солености воды. Рассматривается экологическое и пространственное распределение палеовидов. Приводится краткая характеристика, уточняются накопленные сведения по биологии *S. aloides.* На основе анализа литературных источников, гербарных коллекций и авторских материалов построены карты ареалов *S. aloides* в эоцене – голоцене и в современном геологическом времени. Обнаружено, что современный бореально-субширотный субъевразиатский ареал проявляет тенденцию к меридиональному расширению в пределах его древних долготных границ.

### ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал для структурно-биологических и экологических исследований *S. aloides* был собран в ходе маршрутных и стационарных работ в 2003–2009 гг. Основная часть обследованных сообществ *S. aloides* приурочена к водоемам в долинах рек Иртыш, Ишим и Омь, единичные описания выполнены в долине р. Обь. Сбор натурного материала при стационарных исследованиях проводился в течение всего календарного года: в период вегетации через 7–10 дней, вне вегетационного периода – через 15–20 дней. Всего обследовано 32 проточных и 103 стоячих водных объекта. Существенное внимание уделено гербарному материалу IBIW, NSK, MW, TK, OMSK, ОмГИК, СурГУ, проанализировано более 1250 гербарных листов.

Для изучения структуры вегетативных и генеративных органов основной методологической базой послужил сравнительно-морфологический подход [Серебряков, 1949, 1962; Arber, 1963; Серебрякова, 1972; Нухимовский, 1997; Гатцук, 1974; Свириденко, 2000]. Отдельные органы препарировались под стереоскопическим микроскопом «Микромед МС 2 Zoom. 2 CR». Анатомический анализ проведен на нативном и фиксированном материале [O'Brien,

McCully, 1981; Барыкина и др., 2004]. Срезы выполнялись от руки бритвой и с помощью ротационного микротома «МЗП-01 Технон». Работа с микропрепаратами осуществлялась методом световой микроскопии в проходящем свете с использованием микроскопа «Биолам-ЛОМО» и цифрового микрокомплекса «Микмед–2–1600». Для дополнительной детализации клеточной стенки и компартментов протопласта использованы специальные системы окрашивания [Прозина, 1960; Фурст, 1979; Барыкина и др., 2004]. Всего исследовано более 3500 микропрепаратов. Представление о пропорциях основных гистологических комплексов принято по работе Л. Г. Таршис [2007]. Определение площадей отдельных гистологических комплексов проведено средствами AutoCAD 2008.

Геоботанические описания группировок с участием *S. aloides* проведены с использованием стандартных методов [Понятовская, 1964; Корчагин, 1976; Белавская, 1979; Катанская, Распопов, 1983]. Всего было выполнено 287 описаний растительных сообществ, собран систематический гербарий в количестве 810 листов сосудистых растений, 65 пакетов криптогамных гидромакрофитов. Обработка описаний выполнена в рамках доминантно-эдификаторного подхода [Лавренко, 1959; Александрова, 1969; Нешатаев, 1971; Василевич, 1985], синтаксоны выделены согласно эколого-морфологической классификации [Свириденко, 2000]. Для оценки флористического сходства использован коэффициент Сьеренсена [Василевич, 1969].

В рамках изучения биологии возобновления проведен учет числа пестичных и тычиночных рамет в пределах 30 ценопопуляций, определена фертильность пыльцы ацетокарминовым методом [Барыкина и др., 2004].

Продукционные исследования сообществ выполнялись методом укосов [Катанская, Распопов, 1983; Распопов, 2003]. Всего изучено 82 ценопопуляции, общее число укосов составило 318. Оценка ресурсов сырья *S. aloides* выполнена в соответствии с рекомендациями А. В. Положий и др. [1988] путем заложения 9 ключевых участков. Расчет годовой продукции видов произведен по формуле И. М. Распопова и Б. Ф. Свириденко [Распопов, 1973; 2003; Свириденко, 2000], с учетом экспериментально определенного поправочного коэффициента (0,67). Энергетическая ценность определена по формуле Э. Т. Хабибуллина [1977]. Площади зарослей оценивались с использованием программного пакета MapInfo ver. 9.0 и AutoCAD 2008. Карта ресурсов построена с использованием Surfer ver. 8.00 по методу Natural Neighbor [Sibson, 1981]. Для изучения конструкционных особенностей растений *S. aloides* генеративного этапа онтогенеза производился отбор образцов со стационарного участка с интервалом 15–20 дней. Каждая рамета препарировалась на отдельные органы и взвешивалась. Всего исследовано 19 средних проб, общее количество изученных рамет – 213 экземпляров. Под конструкционным весом отдельного органа нами понимается отношение массы данного органа к массе отдельно взятой раметы или всего растения: $Wc = A/C \times 100$ %, где Wc – конструкционный вес органа; A – сырая масса органа; C – сырая масса целой раметы.

При изучении сезонной динамики крахмала *S. aloides* количественное определение проводилось объемным методом [Ермаков и др., 1952]. Проана-

лизировано 132 средних пробы. Физико-химические свойства сырья *S. aloides* изучены на базе лаборатории физиологии и биохимического анализа Сибирского научно-исследовательского института птицеводства, лаборатории физиологии и биохимии растений ОмГПУ. Анализ выполнен с использованием традиционных и стандартных методов [ГОСТ 28178–89, 1989; ГОСТ 13496.2–91, 1992; ГОСТ Р 51417–99, 2002; ГОСТ 26657–97, 1999; ГОСТ 26570–95, 1997; Барыкина и др., 2004; ГОСТ 13496.15–97, 2005; Петров, Пуховская, 2006; ГОСТ 27494–87, 2007].

Статистическая обработка осуществлена средствами пакета Microsoft Office Excel 2003 и Statistica 6.1. Выполнялись следующие операции анализа данных: описательная статистика, проверка на нормальность распределения. Для оценки параметрических данных использовался t-критерий Стьюдента, корреляционный, дисперсионный, кластерный анализ.

## ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Район исследования охватывает юг Западной Сибири в пределах 54–64$^{o}$ с. ш. и 71–78$^{o}$ в. д. В административном отношении территория исследования включает Омскую область, западную часть Новосибирской, юго-восточную Тюменской областей и южную часть Ханты-Мансийского автономного округа. Натурные исследования были проведены в лесной (южная и средняя тайга), лесостепной и степной природно-климатических зонах.

В геологическом отношении Западно-Сибирская равнина представляет собой обширную впадину, заполненную палеозойскими и мезозойскими осадками [Инженерная геология…, 1990; Геологическое строение…, 1999]. Климат континентальный, с четко выраженной зональностью в распределении тепла и влаги [Агроклиматические…, 1971; Карнацевич и др., 2007]. Гидрографию формируют реки Обь, Иртыш, Ишим и Омь с притоками и немногочисленные водораздельные озера [Соколов, 1952; Западная Сибирь, 1965; Ресурсы…, 1973]. В северной части территории исследования развиваются темнохвойные леса. Южные границы характеризуются господством степной растительности, представленной луговыми степями и участками настоящих степей. Интразональный комплекс образован торфяными осоково-кочкарными болотами, долгопоемными торфянистыми лугами, заболоченными лесами, группировками водной растительности [Жаркова, 1963; Растительный покров…, 1985; Бекишева, 1999; Мамонтов, 2008].

## ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ *STRATIOTES ALOIDES*

В главе рассмотрена морфология и анатомия вегетативных и генеративных органов *S. aloides*, определены пропорции и размеры основных гистолого-топографических комплексов, изучены гистохимические особенности.

### 4.1. Корневая система

Установлено, что для *S. aloides* характерна мочковато-шнуровидная вторично-гоморизная корневая система двух морфогенетических типов, сме-

няющих друг друга в онтогенезе. Тип I характеризуется сохранением главного корня, морфологически не отличимого от адвентивных корней. Корневая система такого типа развивается у генет ранних возрастных стадий; она полностью разрушается к концу первого вегетационного сезона. Тип II корневой системы свойственен для перезимовавших вегетативных побегов *S. aloides*.

В корне дифференцируются следующие топографические зоны: зона деления с корневым чехликом, зона роста, зона поглощения веществ и начальной дифференциации постоянных тканей, зона проведения. Корневой чехлик редуцирован до 2–3 слоев ослизняющихся, слущивающихся клеток. Эпиблема однослойная образована тремя клеточными популяциями: типичными основными атрихобластами, атрихобластами обкладки корневого волоска и трихобластами. В формировании трихобласта принимают участие комплекс эпиблемы и субэпиблемальной паренхимы. Впервые выявлена лигнификация экзодермы, несвойственная гидромакрофитам, которая представляет собой компенсационную адаптацию. Первичная кора дифференцирована на внешнюю, центральную, внутреннюю структурные зоны. Внешняя кора представлена 5–6 рядами радиально расположенных плотно сомкнутых паренхимных клеток со слабоволнистыми антиклинальными стенками и мелкими межклетниками. Клетки внешней коры, наряду с клетками эпидермы, несут хлоропласты. Центральная часть коры выполнена аэренхимой, образованной по типу групповой лизигении. Внутренние слои первичной коры образованы 3–4 (5) рядами мелких радиальных изодиаметрических клеток с многочисленными мелкими межклетниками. Элементы рыхлой колленхимы диффузны. Эндодерма однослойная, реже двуслойная, состоит из клеток с поясками Каспари, содержащими Ф-лигнин, и пропускных клеток. Перицикл однослойный. Стела полиархная, частично замещенная воздухоносными полостями, флоэма в виде небольших чередующихся по радиусу тяжей. Межксилемные группы мета- и протофлоэмы представлены несколькими ситовидными трубками с клетками-спутницами [Ефремов, Свириденко, 2004].

В тканях корня базипетально наблюдаются тенденции нарастающей аэренхиматизации, пропорционального увеличения объема коры и уменьшения объема стелы. В стеле увеличивается число лучей ксилемы и флоэмы, наряду с трахеидами появляются сосуды.

**4.2. Побеговая система**

Побеговая система *S. aloides* представляет собой поливариантное динамическое образование, характеризующееся чередованием вегетативных и генеративных участков. Побеговая система включает следующие структурные элементы: осевой малолетний розеточный побег; специализированные побеги вегетативного возобновления (турионы и оффсеты); столоны, выполняющие вспомогательную функцию, и цветоносные побеги.

Турионы представляет собой зимующие розеточные побеги с пролонгированной ювенильной стадией, специализированные для перенесения неблагоприятного (подледного) периода и вегетативного возобновления и размножения. Оффсеты, в отличие от турионов, не имеют растянутого периода покоя и специализированы для вегетативного размножения в текущем вегетационном сезоне. Столоны – видоизмененные интравагинальные двумета-

мерные побеги, лишенные катафиллов в дефинитивном состоянии. Цветоносы представляют собой интравагинальные апогеотропные или гемиапогеотропные видоизмененные двуметамерные побеги, несущие пару кондупликатных брактей, защищающих соцветие.

В формировании главной оси побега проростка *S. aloides* принимают участие преимущественно ткани гипокотиля. Главная ось побега малолетняя, розеточная, моноподиальная, апогеотропная, вегетативно-генеративная. Эпидерма стебля изоцитная, анизодиаметрическая, устьица отсутствуют. Кора образована мультифункциональной паренхимой. Внешняя кора выполнена изодиаметрической, изоцитной, фотосинтезирующей паренхимой. Внутренняя кора представлена анизодиаметрической, анизоцитной аэренхимой с однорядными трабекулами. Стела атактостелического типа, образована амфивазальными проводящими пучками.

Моноподиальность нарастания главной оси *S. aloides* частично компенсирована олигоцикличностью и способностью к итеративному ветвлению. Итерация первичных зачатков идет по типу неравноценной бифуркации, образующиеся продукты полимерны. В целом побеговая система *S. aloides* столонно-розеточная, вегетативно-подвижная с ранней полной специализированной и неспециализированной морфологической дезинтеграцией. В побеговой системе апикально проявляется тенденция нарастающей аэренхиматизации и диффузной локализации механических элементов, что отражает гидрофильное направление морфогенеза. Сравнительно высокая пропорция внешней коры присуща главной оси и осевой части туриона, в то время как у столона и цветоноса превалирует внутренняя кора [Ефремов, 2006; Ефремов, Свириденко, 2006].

Листовая серия *S. aloides* включает бифациальную фотосинтезирующую семядолю (у генет), почечные чешуи, катафиллы, типичные трофофиллы, брактеи и брактеоли (редуцированные в соцветии пестичных цветков). В пределах типичных трофофиллов выделяются несколько формационных образований – листья верховой, низовой и срединной формаций, – отличающихся соотношением гистолого-топографических зон и степенью выраженности отдельных элементов [Ефремов, Свириденко, 2004].

Розеточные побеги *S. aloides* несут бифациальные сидячие трофофиллы с короткими влагалищными основаниями, выраженным абаксиальным килем и лигнифицированными маргинальными шипиками. Диверсификация развития листа определена внешними факторами: в тех случаях, когда лист погружен в воду, развивается преимущественно ложный черешок, в случае экспонирования в воздушной среде – пластинка листа. Листовая пластинка амфистоматического типа. Основные клетки эпидермы кривостеночного типа содержат Ф-лигнин. Устьица *S. aloides* ладьевидного типа. Общее число устьиц выше ($t_p = 34{,}3$, $p \leq 0{,}05$) для адаксиальной эпидермы листа, чем для абаксиальной, в проксимальной зоне устьица малочисленны. Функциональная морфология и количество устьиц коррелирует со степенью экспозиции листа в воздушной среде ($r = 0{,}87$, $p \leq 0{,}05$). Мезофилл листа представлен несколькими гистолого-топографическими комплексами: полифункциональной латеральной паренхимой, полифункциональной медианной аэрен-

химатизированной паренхимой, колленхиматизированной паренхимой киля. В мезофилле обнаруживаются мелкие немногочисленные рафиды. Латеральная паренхима 2–3-слойная в зоне листовой пластинки, 3–6-слойная в зоне ложного черешка. Медианная паренхима выполнена полифункциональной анизоцитной анизодиаметрической аэренхимой, более развитой в области средней жилки ложного черешка ($P_{aer}$ = 72 %), по сравнению с латеральной областью ($P_{aer}$ = 36 %). Паренхима абаксиального киля представлена анизоцитной колленхимой уголкового типа, в области ложного черешка – колленхимой пластинчатого типа. Армированные листья обеспечивают дополнительную жесткость, способствуют сохранности гибернакул, препятствуя их погружению в анаэробные грунты в зимний период. Количество и степень выполненности амфивазальных пучков меняется в зависимости от этапа онтогенеза и топографической приуроченности. Элементы первичной ксилемы представлены многочисленными сосудами или трахеидами с кольчатыми или спиральными утолщениями, содержащими М-лигнин. Флоэма включает широкие горизонтальные ситовидные трубки, простые и одиночные клетки-спутницы [Ефремов, Свириденко, 2006].

В пазухах листьев *S. aloides* развиваются многочисленные опадающие интрафолиарные чешуи, представляющие собой 2–4-слойные ланцетовидные образования. В анатомическом плане они образованы недифференцированной изоцитной паренхимой, васкулатура не развита. Функциональная роль данных структур связана с защитой пазушных и внепазушных примордиальных образований.

В распределении основных гистолого-топографических зон листа выделяются следующие тенденции. Ложный черешок листа срединной формации в области средней жилки выполнен преимущественно медианной паренхимой, а листовая пластинка – латеральной паренхимой. Латеральная область листа обнаруживает противоположные тенденции. По ходу основной генетической спирали наблюдается тренд нарастающей аэренхиматизации: от листьев низовой формации через листья срединной формации к листьям верховой формации. В таком же направлении более глубоко дифференцируется мезофилл листа и увеличивается число устьиц. М-формы лигнинов приурочены к проводящим элементам, Ф-формы встречаются в оболочках клеток эпидермы.

Высокоспециализированную часть побеговой системы *S. aloides,* участвующую в реализации половой функции, представляют собой соцветия. Соцветия тычиночных цветков *S. aloides* содержат в среднем 4,6 ± 1,4 цветка; наряду с брактеями имеются и брактеоли, одевающие цветки снаружи. Соцветия пестичных цветков имеют 1,1 ± 0,3 цветка, брактеоли редуцированные, сросшиеся с цветоножкой. В онтогенезе соцветия и вегетативных осей *S. aloides* происходят многократные последовательные бифуркации, определяющие дихазиальную архитектуру соцветия. Продукты бифуркации обладают разными потенциями: один из них (большой) участвует в развитии отдельного цветка, а второй (малый) – в развитии брактеоли (фолиарной структуры). Соцветия *S. aloides* представляют собой один из крайних вариантов морфологической девиации первично дихазиального соцветия. Ингибирование одного из продуктов бифуркации в ходе онтогенеза приводит к неравномерности ветвления, что определяет фор-

мирование системы псевдомонохазиев. Соцветие пестичных цветков *S. aloides* может быть рассмотрено как результат редукции терминальных цветков.

Модификация побеговой системы *S. aloides* в направлении гидроморфогенеза проявляется в слабой дифференциации структурно-функциональных зон побегов с отмиранием базальных участков, преимущественно интеркалярном цветорасположении и в обеднении боковых симподиев [Ефремов, 2008].

**4.3. Цветок**

Цветки *S. aloides* однополые, с гетерохламидным околоцветником, актиноморфные. Перекрестному опылению, наряду с гетерохламидным околоцветником, способствуют диффузные осмофоры, выделяющие ароматические вещества, а также стаминодии-нектарники, продуцирующие сахаристый секрет [Ефремов, 2006]. На основании определенных корреляционных связей цветков и соцветий *S. aloides* (7 модельных ценопопуляций, n = 670, 14 признаков) установлено, что при сечениях корреляционного цилиндра $|r^2| > 0{,}30$ выделяются несколько плеяд: «околоцветник», «стаминодии», «брактеи», «цветоносные оси», «количество цветков в соцветии». Существенные различия в структуре корреляционных цилиндров, наблюдаемые у цветков и соцветий разных половых типов, обусловлены как морфологией соцветия, одноцветкового в первом случае и многоцветкового – во втором, так и их функциональной разностью. Тесные корреляционные связи между количеством цветков в пределах кондупликатно сложенного покрывала и размерами околоцветника обусловлены экономией пластического материала, способствующего реализации половой функции [Ефремов, 2007 в].

Андроцей *S. aloides* полимерный, образует 3–5 кругов в тычиночных цветках и 1–2 круга в пестичных. В тычиночных цветках наружная часть андроцея стаминодиального типа, внутренние круги фертильные. В пестичных цветках все сегменты андроцея исключительно стаминодиальные. Количество фертильных сегментов андроцея в тычиночных цветках у растений с юга Западной Сибири равно 14,7 ± 0,9. Пыльники ланцетовидные, биспорангиатные, экстрорзные или почти латрорзные, стомиум щелевидный. Эпидерма пыльника анизоцитная, анизодиаметричская. Эндотеций одно- или двуслойный. Вторичные фиброзные утолщения выражены на антиклинальных и внутренних тангентальных оболочках клеток эндотеция, содержат Ф-лигнин. Тапетум амебоидный. Васкулатура образована одним проводящим пучком. Стаминодии в числе 28,6 ± 4,0, дифференцированы на два принципиально отличных морфологических типа: тип I – секретирующие стаминодии (стаминодии-нектарники), которые в зависимости от размера и локализации секреторных идиобластов дифференцируются на 2 морфологические группы; тип II – не секретирующие стаминодии. Андроцей пестичного цветка состоит из 19,7 ± 2,6 стаминодиев-нектарников, наружные сегменты лишь иногда производят немногочисленную пыльцу [Ефремов, 2006 г, д]. Стаминодии тычиночного и пестичного цветков имеют 3 мелких проводящих пучка, из которых только центральный доходит до дистального участка.

Андроцей *S. aloides* проявляет черты высокой структурно-функциональной лабильности, что связано с многообразием промежуточных форм: типичные фертильные тычинки → фертильные тычинки, продуцирующие ма-

лое количество пыльцы или не продуцирующие ее → фертильные тычинки с парными полусферическими нектарниками в основании пыльника → стаминодии пестичных цветков, образующие небольшое количество пыльцы → типичные стаминодии-нектарники пестичных цветков → стаминодии тычиночного цветка. Морфологическая лабильность обусловлена диверсификацией андроцея по двум альтернативным направлениям: нектаросекреция (пестичный цветок), производство фертильной пыльцы (тычиночный цветок) с сохранением промежуточных структурно-функциональных форм. Наблюдается нарастающая тенденция васкуляризации и увеличения пропорции секреторных тканей в направлении от типичных тычинок к секреторным стаминодиям [Ефремов, 2006 г, д].

Карпеллы *S. aloides* в верхней зоне не срастаются между собой, отчетливо выделяются 6 пар обособленных септ. Ткани гипантия дорсально обрастают карпеллы, что определяет гистологическую гетерогенность гинецея, состоящего из экстракарпеллярной и карпеллярной частей. Внутренняя полость гинецея заполнена слизистым пектиновым секретом, содержащим аминокислоты, который продуцируют секреторные идиобласты. Каждая карпелла имеет 1 дорсальный и 2 вентральных пучка. Вентральные пучки не сливаются, что подтверждает первоначально апокарпную природу гинецея. Плацентальные пучки смежных карпелл не обнаруживают тенденции к слиянию. Проводящие пучки в экстракарпеллярной части гинецея, отходящие дорсально и вентрально от сплетения цветоложа, осуществляют снабжение околоцветника и стаминодиев. Плацентация ламинальная. На основании полученных данных, гинецей *S. aloides* следует определять как гексамерный нижний гемипаракарпный, обросший тканью цветоложа, производный от апокарпного.

Секреторные ткани гинецея образуют единый диффузный комплекс, включающий экзогенные (папиллы рыльца) и эндогенные (ранние и поздние формы идиобластов) образования. Идиобласты полифункциональны, наряду с секрецией выполняют функцию осмофоров. Количество идиобластов закономерно уменьшается от проксимального к дистальному участку гинецея, что коррелирует с интенсивностью секреции экссудата ($r = 0{,}67$, $p \leq 0{,}05$) [Efremov, 2007; Ефремов, 2008].

В формировании плода принимают участие ткани цветоложа, в которое погружены и с которым частично срастаются карпеллы. Наружные 2–5 слоев стенки плода *S. aloides* развиваются из эпидермы и субэпидермальной паренхимы плодоложа (экстракарпеллярная часть), в то время как нижележащие слои берут свое начало из мезофилла и внутренней эпидермы карпелл (мезокарпий и эндокарпий соответственно). Экзокарпий обнаруживается лишь на вентральных поверхностях карпелл. Мезокарпий дифференцирован на две топографические зоны: внешняя зона мезокарпия представлена изоцитной паренхимой, внутренняя зона образована трабекулярной паренхимой. Эндокарпий выполнен однослойной эпидермой. Плоды *S. aloides* могут быть рассмотрены как гексамерные нижние гемипаракарпные листовки, обросшие плодоложем. При созревании плода наблюдается лизис тканей, что сопрово-

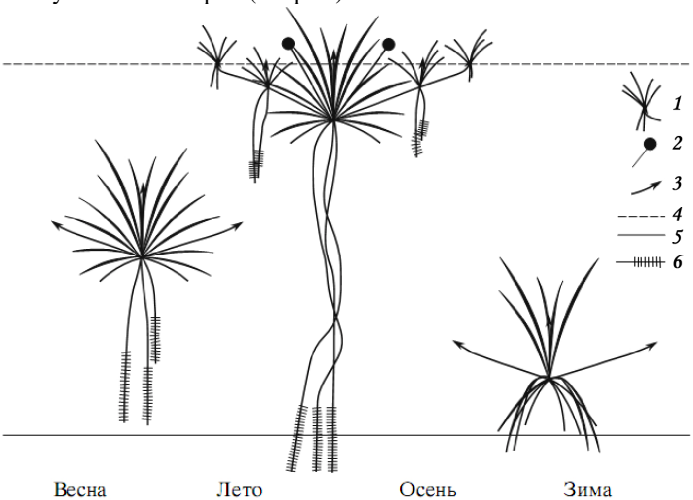
ждается истончением стенок и увеличением объема слизи, приводящих к разрыву стенки плода и диссеминации [Ефремов, Филоненко, 2009 в].

**4.4. Половой диморфизм**

Материалом для исследования полового диморфизма послужили сборы, проведенные в 30 ценопопуляциях. Анализ выполнен по 16 параметрам. Средствами дисперсионного анализа установлено, что пестичные цветки отличаются большим размером по сравнению с тычиночными и имеют значительно более короткие цветоносные оси. Статистически достоверные различия по количеству цветков в соцветии, количеству стаминодиев в цветке, длине цветоножки и длине цветоноса у пестичных и тычиночных растений дают возможность использовать данные признаки как маркеры при определении половой принадлежности [Ефремов, 2007 г].

**4.5. Экобиоморфа**

*S. aloides* связан, главным образом, с долинами крупных рек, где он занимает участки водоемов со слабым течением. Зимующие, временно бескорневые, многолетние розеточные побеги и специализированные почки обеспечивают высокую расселительную способность вида. С наступлением нового вегетационного сезона происходит активация пазушных почек, вследствие чего уже в начале лета каждая особь формирует сложную систему побегов. Нижние листья розеточных побегов в подледный период геотропны, это препятствует погружению апекса стебля и пазушных почек в донный грунт. В начале вегетации у перезимовавших розеточных побегов, по мере их всплывания к водной поверхности, развиваются новые придаточные корни, которые к началу лета проникают в грунт, фиксируя розеточные побеги на определенном участке акватории (см. рис.).




Сезонные состояния *Stratiotes aloides* в водоемах юго-запада Западной Сибири. *Условные обозначения:* 1 – розеточный побег; 2 – соцветие; 3 – турион; 4 – уровень воды; 5 – уровень грунта; 6 – корень.

*S. aloides* – вид с высокой экологической пластичностью, способный одновременно использовать ресурсы нескольких сред обитания (воздушной, водной и грунтовой). В связи с динамикой уровня воды и сопутствующими изменениями комплекса экологических факторов наблюдается адаптация на уровне изменения габитуса. Формирование турионов и фрагментация особей на одиночные розеточные зимующие побеги способствуют высокой вегетативной подвижности вида.

С учетом экологической валентности и наиболее существенных биоморфологических особенностей *S. aloides* можно определить как многолетний (вегетативно-малолетний) поликарпический укореняющийся розеточный столонно-турионовый вегетативно-подвижный надводноцветущий мезотрофный условно-пресноводный детрито-пелофильный гидатофит [Ефремов, Свириденко, 2008].

# ГЛАВА 5. ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *STRATIOTES ALOIDES*

## 5.1. Размножение и половая структура популяций

На юге Западно-Сибирской равнины преобладают диэцичные популяции *S. aloides*, в которых соотношение рамет с тычиночными и пестичными цветками составляет 3,9:1. Моноэцичные популяции в целом немногочисленны: андромоноэцичных – 7 %, гиномоноэцичных – 3 %. В большинстве ценопопуляций имеется значительное количество (17 ± 5 %) рамет (генет) генеративного этапа онтогенеза, не размножающихся аклонально [Ефремов, 2009 а]. Фертильность пыльцы *S. aloides* составляет 62 ± 18 %. Трехлетняя динамика фертильности в каждой из трех модельных ценопопуляций находится в пределах стандартного отклонения. Таким образом, фертильность не является фактором, лимитирующим аклональное возобновление. Семенная продуктивность составляет 24,6 ± 4,3 семени на рамету. Наряду с типичными, у *S. aloides* известны и партенокарпические плоды, играющие особую роль в гиномоноэцичных популяциях и в популяциях с диффузным распространением рамет различного полового типа, в которых затруднено перекрестное опыление. Всхожесть при температуре 18 °С после 9 месяцев инкубации составляет 8 ± 2 %, после 13 месяцев – 84 ± 7 % ($n = 150$, $p \leq 0{,}05$), прорастание семян растянуто во времени [Ефремов, 2009 а, б].

У *S. aloides* превалирует клональное возобновление специализированными и неспециализированными диаспорами в результате полной или частичной морфологической дезинтеграции. Аклональное возобновление имеет особое значение в экстремальных условиях существования популяции. Интенсивность клонального и аклонального размножения не носит антагонистического характера ($r = 0{,}38$, $p \leq 0{,}05$).

## 5.2. Фитоценотические особенности

Классификация синтаксонов, выполненная методом кластерного анализа по 7 признакам (число ярусов, общее число видов, фитоценотип, общее проективное покрытие и частное проективное покрытие *S. aloides,* глубина и грунт в местообитании), в целом подтвердила обоснованность приведенных синтасо-

нов в составе ценокомплекса *S. aloides*. Выделяются 2 основных кластера: первый объединяет классы формаций Helophytetosa и Pleustophytetosa; второй кластер представлен классом Hydatophytetosa.

При описании ценокомплекса *S. aloides* дается краткая характеристика выявленных ассоциаций с указанием синморфологических и синэкологических особенностей.

Тип Hydromacrophytosa – Континентальноводная (лимническая) макрофитная растительность.

Подтип. Пресноводная макрофитная растительность.

Класс 1. Helophytetosa – Гелофитная (надводная) растительность.

Группа формаций 1.

Формации корневищных длиннопобеговых гелофитов.

1. Формация Phragmiteta australis (гидрофильная).

1. Ассоциация Phragmites australis – Hydrocharis morsus-ranae.

2. Ассоциация Phragmites australis – Elodea canadensis.

3. Ассоциация Phragmites australis – Stratiotes aloides. Варианты ассоциации: 3а. Phragmites australis – Stratiotes aloides + Hydrocharis morsus-ranae; 3б. Phragmites australis – Nymphaea candida + Stratiotes aloides; 3в. Phragmites australis – Stratiotes aloides + Potamogeton lucens; 3г. Phragmites australis + Typha latifolia – Stratiotes aloides – Ceratophyllum demersum; 3д. Phragmites australis + Typha latifolia – Stratiotes aloides.

2. Формация Scolochloeta festucaceae.

4. Ассоциация Scolochloa festucacea – Stratiotes aloides.

Группа формаций 2.

Формации корневищных розеточных гелофитов.

3. Формация Typheta angustifoliae.

5. Ассоциация Typha angustifolia – Stratiotes aloides. Варианты ассоциации: 5а. Typha angustifolia – Nuphar pumila + Stratiotes aloides; 5б. Typha angustifolia – Nuphar lutea + Stratiotes aloides; 5в. Typha angustifolia – Stratiotes aloides + Hydrocharis morsus-ranae; 5г. Typha angustifolia – Stratiotes aloides + Spirodela polyrhiza; 5д. Typha angustifolia – Stratiotes aloides + Salvinia natans; 5е. Typha angustifolia – Stratiotes aloides + Potamogeton perfoliatus.

4. Формация Typheta latifoliae (гидрофильная).

6. Ассоциация Typha latifolia – Rorippa amphibia. Вариант ассоциации 6а. Typha latifolia – Rorippa amphibia + Stratiotes aloides.

5. Формация Acoreta calameti.

7. Ассоциация Acorus calamus – Stratiotes aloides + Hydrocharis morsus-ranae. Вариант ассоциации 7а. Acorus calamus – Stratiotes aloides + Hydrocharis morsus-ranae + Salvinia natans.

6. Формация Butometa umbellati.

8. Ассоциация Butomus umbellatus + Alisma plantago-aquatica.

7. Формация Schoenoplecteta lacustris.

9. Ассоциация Schoenoplectus lacustris – Potamogeton lucens.

10. Ассоциация Schoenoplectus lacustris – Stratiotes aloides.

8. Формация Cariceta acutae.

11. Ассоциация Carex acuta + Equisetum fluviatile – Spirodela polyrhiza.

12. Ассоциация Carex acuta – Lemna trisulca.

9. Формация Cariceta omskianae (гидрофильная).

13. Ассоциация Carex omskiana – Comarum palustre – Hydrocharis morsus-ranae.

Группа формаций 3.

Формации клубневых розеточных гелофитов.

10. Формация Sparganieta erecti.

14. Ассоциация Sparganium erectum – Stratiotes aloides. Вариант ассоциации 14а. Sparganium erectum – Stratiotes aloides – Potamogeton perfoliatus + P. lucens.

11. Формация Sagittarieta sagittifoliae.

Субформация Sagittarieta sagittifoliae (надводная форма).

15. Ассоциация Sagittaria sagittifolia – Lemna trisulca + Utricularia vulgaris.

16. Ассоциация Sagittaria sagittifolia – Stratiotes aloides.

Группа формаций 4.

Формации дву-, однолетних стержнекорневых длиннопобеговых гелофитов.

12. Формация Oenantheta aquaticae.

17. Ассоциация Oenanthe aquatica – Stratiotes aloides.

Группа формаций 5.

Формации корневищных хвощевидных гелофитов.

13. Формация Equiseteta fluviatilis (гидрофильная).

18. Ассоциация Equisetum fluviatile – Stratiotes aloides.

Класс 2. Pleustophytetosa – Плейстофитная (наводная) растительность.

Группа формаций 6.

Формации корневищных розеточных плейстофитов.

14. Формация Nymphaeeta candidae.

19. Ассоциация Nymphaea candida + Stratiotes aioides. Вариант ассоциации 19а. Nymphaea candida + Stratiotes aioides – Elodea canadensis.

15. Формация Nuphareta luteae.

20. Ассоциация Nuphar lutea + Stratiotes aloides. Вариант ассоциации 20а. Nuphar lutea + Hydrocharis morsus-ranae + Stratiotes aloides.

21. Ассоциация Nuphar lutea – Lemna trisulca + Ceratophyllum demersum.

16. Формация Nuphareta pumilae.

22. Ассоциация Nuphar pumila – Lemna trisulca + Ceratophyllum demersum.

Класс 3. Hydatophytetosa – Гидатофитная (подводная) растительность.

Группа формаций 7.

Формации турионовых длиннопобеговых (укореняющихся) гидатофитов.

17. Формация Myriophylleta spicati.

23. Ассоциация Myriophyllum spicatum + Stratiotes aloides.

24. Ассоциация Myriophyllum spicatum + Batrachium trichophyllum.

18. Формация Elodeeta canadensis.

25. Ассоциация Elodea canadensis + Stratiotes aloides.

Группа формаций 8.

Формации турионовых розеточных (укореняющихся) гидатофитов.

19. Формация Stratioteta aloidis.

26. Ассоциация Stratiotes aloides + Hydrocharis morsus-ranae. Варианты ассоциаций: 26а. Stratiotes aloides + Hydrocharis morsusus-ranaea + Spirodela polyrhiza; 26б. Stratiotes aloides + Hydrocharis morsus-ranae + Salvinia natans + Spirodela polyrhiza; 26в. Stratiotes aloides + Hydrocharis morsusus-ranaea + Lemna trisulca.

27. Ассоциация Stratiotes aloides + Myriophyllum verticillatum.

28. Ассоциация Stratiotes aloides purum. Вариант ассоциации 28а. Stratiotes aloides purum + Warnstorfia exannulata.

29. Ассоциация Stratiotes aloides + Lemna trisulca.

30. Ассоциация Stratiotes aloides + Ceratophyllum demersum. Варианты ассоциации: 30а. Stratiotes aloides + Ceratophyllum demersum + Stuckenia pectinata; 30б. Stratiotes aloides + Ceratophyllum demersum + Potamogeton perfoliatus.

31. Ассоциация Stratiotes aloides + Nuphar lutea.

32. Ассоциация Stratiotes aloides + Batrachium trichophullum.

33. Ассоциация Stratiotes aloides + Hydrocharis morsus-ranae + Hydrilla verticillata + Elodea canadensis.

34. Ассоциация Stratiotes aloides aquiherbosa.

Группа формаций 9.

Формации турионовых листецовых гидатофитов.

20. Формация Lemneta trisulcae.

35. Ассоциация Lemna trisulca + Stratiotes aloides.

В южной части Западно-Сибирской равнины в составе ценокомплекса *S. aloides* принимают участие ценозы, которые относятся к 35 ассоциациям, 20 формациям, 9 группам формаций, 3 классам и 1 типу растительности. Наибольшее число ассоциаций 18 (51 %) относится к классу Helophytetosa, 13 (37 %) к классу Hydatophytetosa, и только 4 (12 %) – Pleustophytetosa. Экологический оптимум существования сообществ *S. aloides* связан с классом Hydatophytetosa, в которых в 69 % случаев *S. aloides* выступает как доминант.

В вертикальной структуре сообществ *S. aloides* выражено преимущественно два яруса. Видовая насыщенность равна 8,9 ± 3,4 видам (min = 3, max = 25). С высокой константностью (K III) в сообществах *S. aloides* встречаются *Potamogeton perfoliatus, Hydrocharis morsus-ranae, Ceratophyllum demersum, Spirodela polyrhiza, Lemna trisulca, Utricularia vulgaris, Hippuris vulgaris, Myriophyllum spicatum, Alisma plantago-aquatic, Stuckenia pectinata* и *Typha angustifolia*. Наиболее мощные группировки приурочены к пойменным водоемам. Биотопы характеризуются сравнительно небольшими глубинами (0,5–1,0 м) и грунтами, представленными детритными отложениями и органическими илами.

### 5.3. Сезонная динамика побеговой системы

Сложилось несколько основных концепций, объясняющих механизм сезонной пространственной динамики побеговой системы *S. aloides* [Cook, Urmi-König, 1983; Kornatowski, 1985; Prins, Deguia, 1986]. Проведенное нами

изучение сезонного изменения зольности свидетельствует, что зольность и степень погружения связаны между собой положительной связью средней силы ($r = 0,47$, $p \leq 0,05$). Учитывая, что среднее содержание минеральных веществ составляет $1,1 \pm 0,1$ % в сырой фитомассе, этот фактор не является первостепенным. Выполненное изучение сезонной динамики конструкционного «веса» функционально активных и разрушенных листьев подтверждают представления C. D. Sculthorpe [1967]. В соответствии с этим, увеличение конструкционного веса разрушенных, насыщенных водой листьев является одним из основных факторов, определяющих погружение растений *S. aloides* в конце вегетации. Всплытие розеточных растений связано с разрушением листьев и развитием молодых листьев с насыщенной газами аэренхимой ($r = 0,86$, $p \leq 0,05$). Результаты определения сезонной динамики крахмала позволяют утверждать, что концентрация крахмала в тканях и степень погружения связаны между собой сильной положительной связью ($r = 0,81$, $p \leq 0,05$).

Механизм погружения и всплытия розеточных побегов *S. aloides* является адаптацией, способствующей перенесению неблагоприятных сезонов года и расширению зоны конкурентного влияния вида в водоемах умеренных природно-климатических зон. Полифакторный механизм сезонной пространственной динамики растений *S. aloides* не позволяет формировать стабильные фитоценозы в мелких или проточных водоемах, а также в водоемах, отличающихся значительным сезонным колебанием уровня воды.

# ГЛАВА 6. РЕСУРСЫ *STRATIOTES ALOIDES* НА ЮГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

## 6.1. Конструкционный вес отдельных органов

Оценить роль отдельных органов и их частей в сложении и функционировании растений *S. aloides* возможно с учетом введения представления о конструкционном «весе» (Wc). Конструкционный вес отдельного органа демонстрирует его роль в годовом продукционном цикле. Установлено, что наибольшим конструкционным весом у *S. aloides* обладают листья (Wc = 84,8 %), при этом функционально активные листья текущего сезона имеют конструкционный вес Wc = 56,0 %. Органы, жизненный цикл которых продолжается более чем один год (часть листьев и многолетняя ось побега), составляют 32,7 % от фитомассы среднего растения. В типичном случае расчет годовой продукции гидромакрофитов производят по формуле, предложенной И. М. Распоповым [1973], с учетом поправок Б. Ф. Свириденко [Свириденко, 2000; Распопов, 2003]. Введение поправочного коэффициента пересчета фитомассы вида в продукцию (а), учитывающего эколого-биоморфологические особенности отдельных групп гидромакрофитов, дает возможность получать наиболее репрезентативные данные. Для *S. aloides* поправочный коэффициент на основе экспериментально определенных данных следует принять равным 0,67, основываясь на том, что 67,3 % фитомассы средней особи приходится на органы, функционирующие только в течение одного вегетационного сезона.

### 6.2. Ресурсы и потенциальное использование сырья

*S. aloides* в бассейне Иртыша на юге Западно-Сибирской равнины образует сообщества, которые отличаются значительной продуктивностью (197 ± 43 гС/м$^2$ в год) по сравнению с сообществами гидромакрофитов соответствующих ботанико-географических зон.

Выполнена оценка фитомассы ценозов 31 ассоциации, в которых принимает участие *S. aloides*. Наибольшая фитомасса характерна для ценозов, относящихся к ассоциациям: Phragmites australis – Elodea canadensis, Phragmites australis – Stratiotes aloides, Nuphar lutea + Stratiotes aloides, Elodea canadensis + Stratiotes aloides. Калорийность растительного вещества *S. aloides* в среднем составляет 3,5 ± 0,2 ккал/г. Средняя сырая фитомасса составляет 2530 ± 168 г/м$^2$. Заготовку фитомассы следует производить в июле – августе, на крахмал – в сентябре – октябре. Оптимальные районы заготовок *S. aloides* – это долины рек (Иртыш, Ишим, Омь, в меньшей степени Тара, Вагай) с многочисленными протоками и старицами. Составлена карта фитомассы *S. aloides* для юга Западной Сибири. Биологический запас *S. aloides* оценивается в 36500 ± 6300 т, объем ежегодно возможной заготовки фитомассы составляет 9200 ± 1100 т, крахмала – 68 ± 8 т.

Изучаемый вид является одним из наиболее ценных перспективных кормовых и пищевых гидромакрофитов. Общее содержание влаги в исследуемом материале в среднем составляет 91,2 ± 7,3 %. Средняя зольность *S. aloides* составляет 13,4 ± 1,7 %. В тканях *S. aloides* содержится также кальций (0,8 ± 0,1 %), фосфор (0,6 ± 0,1 %), сырой протеин (14,0 ± 0,4 %), клетчатка (18,1 ± 1,5 %), жиры (0,9 ± 0,4 %) в пересчете на сухое вещество, а также витамины А, Е, $B_1$, $B_2$. Особый интерес представляет *S. aloides* как потенциальный крахмалоносный вид. Содержание крахмала в сухом веществе в среднем составляет 7,4 ± 1,3 %, а во второй половине октября достигает 13,9 ± 1,5 %. Крахмал отличается рядом специфических физико-химический свойств: молекулярная масса $2{,}40 \times 10^6$, число структурных звеньев $1{,}48 \times 10^4$, температура клейстеризации 80 % раствора 69,0 ± 3,4 $^{o}$С.

Перспективным является использование *S. aloides* в качестве кормового растения, источника ценных питательных веществ, дезэвтрофикатора, в зеленом строительстве.

## ВЫВОДЫ

**1.** Побеги *S. aloides* характеризуются недоразвитием ксилемы, замещающейся воздухоносными полостями. Лигнификация эпидермы и экзодермы представляет собой компенсационную адаптацию, дающую дополнительные армирующие свойства. Развитие диффузной колленхимы и общая аэренхиматизация тканей *S. aloides* являются эффективными адаптациями к условиям водной среды обитания.

**2.** Андроцей *S. aloides* диверсифицировал по двум альтернативным направлениям: нектаросекреция (пестичный цветок) и производство фертильной пыльцы (тычиночный цветок) с сохранением промежуточных структурно-функциональных форм. Гинецей *S. aloides* следует определять как гек-

самерный нижний гемипаракарпный, обросший тканью цветоложа. Плод *S. aloides* – гексамерная нижняя гемипаракарпная листовка.

**3.** *S. aloides* обладает высокой экологической пластичностью и способен одновременно использовать ресурсы нескольких сред обитания (воздушной, водной и грунтовой). Экобиоморфу *S. aloides* следует определять как многолетний (вегетативно-малолетний) поликарпический укореняющийся розеточный столонно-турионовый вегетативно-подвижный надводноцветущий мезотрофный условно-пресноводный детрито-пелофильный гидатофит.

**4.** Ценокомплекс *S. aloides* в бассейне Иртыша в пределах юга Западно-Сибирской равнины образован 35 ассоциациями, относящимися к 20 формациям и 3 классам растительности. В фитоценозах *S. aloides* выполняет функцию субэдификатора, реже – ассектатора или эдификатора. Сообщества из состава ценокомплекса, как правило, двухъярусные, маловидовые, приурочены к небольшим глубинам (0,5–1,0 м) и грунтам в виде детритных отложений и органических илов.

**5.** *S. aloides* существует преимущественно в диэцичных популяциях (90 %), где доминируют растения с тычиночными цветками. Фертильность пыльцы мало изменяется в течение нескольких лет и составляет 62 ± 18 %. Клональное размножение по сравнению с аклональным характеризуется большой биологической продуктивностью и способствует «растеканию» клона. Соотношение клонального и аклонального возобновления в жизненном цикле *S. aloides* является онтогенетически сложившимся.

**6.** Механизм сезонной пространственной динамики растений *S. aloides* связан с изменением конструкционного веса листьев, а также с динамикой крахмала и минеральных веществ. Механизм сезонного погружения и всплытия особей вида является адаптацией, способствующей перенесению неблагоприятных сезонов года.

**7.** Максимальным конструкционным весом у *S. aloides* обладают листья (Wc = 84,8 %). Коэффициент для расчета продукции *S. aloides* по максимальной фитомассе равен 0,67. Продукция фитоценозов с участием *S. aloides* на юге Западной Сибири значительно варьируется и зависит от массовой доли *S. aloides* в ценозах. В среднем продукция ценопопуляций вида составляет 197 ± 35 гС/м$^2$ в год при калорийности 3,5 ± 0,2 ккал/г абсолютно сухого вещества.

**8.** *S. aloides* является ценным ресурсным (пищевым, кормовым белковым, крахмалоносным, декоративным) видом. Оптимальными районами заготовок сырья в бассейне Иртыша являются долины крупных и средних рек (Иртыш, Ишим, Омь, Тара). Средняя сырая фитомасса *S. aloides* составляет 2530 ± 168 г/м$^2$ ценопопуляции. Объем ежегодно возможной заготовки сырой фитомассы *S. aloides* в долинах рек бассейна Иртыша на юге Западно-Сибирской равнины равен 9200 ± 1100 т, что эквивалентно 68 ± 8 т крахмала.

## Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

***Статьи в периодических изданиях, рекомендованных ВАК:***

1. *Ефремов, А. Н.* Экобиоморфа телореза обыкновенного *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) в Западносибирской части ареала / А. Н. Ефремов, Б. Ф. Свириденко // Биология внутренних вод. – 2008. – № 3. – С. 29–34.

2. *Ефремов, А. Н.* Флористические находки в Омской области и в Ханты-Мансийском автономном округе / А. Н. Ефремов, И. В. Бекишева, Б. Ф. Свириденко и др. // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2009. – Т. 114. – Вып. 3. – С. 63–65.

3. *Ефремов, А. Н.* Половая структура популяций и возобновление *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) / А. Н. Ефремов // Вестник Томского государственного университета. – 2009. – № 323. – С. 351–354.

***В других научных изданиях:***

4. *Ефремов, А. Н.* Анатомо-морфологические особенности листа и корня телореза обыкновенного *Stratiotes aloides* (Hydrocharitaceae) / А. Н. Ефремов, Б. Ф. Свириденко // Омская биологическая школа. – Омск: Изд-во ОмГПУ, 2004. – Вып. 1. – С. 4–11.

5. *Ефремов, А. Н.* Структурно-функциональная лабильность андроцея *Stratiotes aloides* Linnaeus (Hydrocharitaceae L. de Jussieu) в связи с проблемой относительной двудомности / А. Н. Ефремов // Материалы Междунар. науч.-практ. конф. «Молодые исследователи – ботанической науке 2006». – Гомель: Изд-во ГГУ им. Ф. Скорины, 2006. – С. 49–53.

6. *Ефремов, А. Н.* Биолого-экологические и анатомо-морфологические особенности организации системы побегов *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) / А. Н. Ефремов, Б. Ф. Свириденко // Естественные науки и экология. – Омск: Изд-во ОмГПУ, 2006. – Вып. 10. – С. 55–62.

7. *Ефремов, А. Н.* Оценка экологического состояния некоторых водоемов Тарского района Омской области на основе изучения флоры, ценотического состава и пространственной организации их растительного покрова / А. Н. Ефремов, Б. Ф. Свириденко, И. Н. Шипицина // Омская биологическая школа: межвуз. сб. науч. тр. – Омск: Изд-во ОмГПУ, 2006. – Вып. 3. – С. 15–26.

8. *Efremov, A. N.* Gyneceum lysegenicous idioblasts of *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae Juss.) / A. N. Efremov // Proceedings of the III International Young scientists conference «Biodeversity. Ecology. Adaptation. Evolution», dedicated to 100 anniversary from birth of famous Ukrainian lichenologist Maria Makarevych. – Odesa: Pechatniy dom, 2007. – P. 20–21.

9. *Ефремов, А. Н.* Хозяйственное значение и перспективы использования сырья *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) в Сибири / А. Н. Ефремов // Человек и природа: сб. материалов студенческой науч.-практ. конф.: в 2 ч. – Омск: Изд-во ОмГПУ, 2007. – Ч. 1. – С. 31–32.

10. *Ефремов, А. Н.* Корреляционные связи признаков цветков и соцветий *Stratiotes aloides* Linnaeus (Hydrocharitaceae L. de Jusseu) в аспекте димоноэции / А. Н. Ефремов // Материалы Междунар. конф. «Биомофологические исследования в современной ботанике». – Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2007. – С. 181–184.

11. *Ефремов, А. Н.* Половой диморфизм *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae Juss.) / А. Н. Ефремов // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: материалы I (III) Всерос. молодежной науч.-практ. конф. ботаников в Новосибирске. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2007. – С. 44–47.

12. *Ефремов, А. Н.* Секреторные ткани гинецея *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae Juss.) / А. Н. Ефремов // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: материалы Всерос. конф.: в 6 ч. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. – Ч. 1. – С. 33–36.

13. *Ефремов, А. Н.* Морфология соцветий *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae Juss.) / А. Н. Ефремов // Сибирский ботанический вестник: электронный журнал. – 2008. – Т. 3, вып. 1–2. – С. 27–34.

14. *Ефремов, А. Н.* Ранние этапы онтогенеза *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) / А. Н. Ефремов // Труды VIII Междунар. конф. по морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых: в 2 т. – М.: МПГУ, 2009. – Т. I. – С. 174–177.

15. *Ефремов, А. Н.* Морфология и анатомия плодов *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) / А. Н. Ефремов, А. В. Филоненко // Материалы V науч. конф. «Растения в муссонном климате». – Владивосток, 2009. – С. 264–267.

16. *Ефремов, А. Н.* К синэкологии *Stratiotes aloides* (Hydrocharitaceae) / А. Н. Ефремов // Материалы I (VII) Междунар. конф. по водным макрофитам «Гидроботаника 2010». – Ярославль: Изд-во ООО «Принтхаус», 2010. – С. 106–108.

Подписано в печать 23.09.2010. Формат 60×84/16.
Бумага офсетная. Печать офсетная.
Печ. л. 1,0. Уч.-изд. л. 1,0.
Тираж 100 экз. Заказ П-605.

---

Издательство ОмГПУ.
Отпечатано в типографии ОмГПУ,
Омск, наб. Тухачевского, 14, тел./факс (3812) 23-57-93