

На правах рукописи



ЧЕРНОВА Александра Михайловна

**СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПРОДУКТИВНОСТИ
КУБЫШКИ ЖЁЛТОЙ (*NUPHAR LUTEA*, *NYMPHAEACEAE*)
В УСЛОВИЯХ МАЛЫХ РЕК ВЕРХНЕГО ПОВОЛЖЬЯ**

03.02.08 – экология (биология)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Борок – 2013

Работа выполнена в лаборатории высшей водной растительности
Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институте
биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор
Папченков Владимир Гаврилович

Официальные оппоненты:

Лазарева Валентина Ивановна
доктор биологических наук, Федеральное
государственное бюджетное учреждение
науки Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина Российской академии
наук, ведущий научный сотрудник

Капитонова Ольга Анатольевна
кандидат биологических наук, доцент, Фе-
деральное государственное бюджетное об-
щеобразовательное учреждение высшего
профессионального образования «Удмурт-
ский государственный университет», заве-
дующая кафедрой общей экологии

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Институт озераведения
Российской академии наук

Защита состоится **16 мая 2013 года в 10⁰⁰ часов** на заседании
диссертационного совета ДМ 002.036.01 при Федеральном государственном
бюджетном учреждении науки Институте биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина Российской академии наук по адресу: 152742, Ярославская
обл., Некоузский р-н, п. Борок

Тел./факс: (48547) 24042

e-mail: dissovet@ibiw.yaroslavl.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Федерального
государственного бюджетного учреждения науки Институте биологии
внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, с авторефератом – в сети Интернет
на сайтах ВАК РФ (<http://vak.ed.gov.ru/>) и ИБВВ РАН (<http://www.ibiw.ru/>).

Автореферат разослан **6 апреля 2013 г.**

Учёный секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



Л.Г. Корнева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Высшие водные растения относятся к наиболее продуктивным растительным сообществам Земли (Hutchinson, 1975; Westlake et al., 1998). Макрофиты вносят значительный вклад в общую продуктивность водоёмов и водотоков, являются одним из важнейших факторов, которые влияют на биологические процессы в водоёмах. В растительном покрове водных экосистем наибольшее ценотическое разнообразие формируется за счёт гелофитов и гидрофитов с плавающими на воде листьями (Папченков, 2001), к числу которых относится кубышка жёлтая *Nuphar lutea* (L.) Smith (*Nymphaeaceae* Salisb.). Весьма значительна роль кубышки в зарастании водоёмов и водотоков (Папченков, 2001), в создании благоприятных условий обитания различных гидробионтов (Негробов, Хмелёв, 1999), она служит пищей для ряда беспозвоночных и позвоночных животных (Гаевская, 1966), используется в качестве лекарственного и декоративного растения (Атлас..., 1980; Дубына, 1981). Для понимания экосистемной роли кубышки жёлтой, оценки её ресурсов и прогноза их изменения актуально изучение продуктивности данного вида и её динамики в разных условиях обитания.

Методы изучения продуктивности водных растений довольно трудоёмки и связаны с прямым отбором проб растительного материала (Лепилова, 1934; Катанская, 1956, 1981 и др.), что неизбежно наносит ущерб растительным сообществам. В связи с этим неоднократно предпринимались попытки разработки косвенных методов определения биомассы водных растений (Катанская, 1960; Кокин, Носов, 1981; Папченков, 1985). Получены интересные результаты, которые говорят о необходимости продолжения работы в этом направлении.

Цель работы – разработка нового расчётного метода определения биомассы и чистой первичной продукции, выявление сезонной динамики продуктивности кубышки жёлтой в условиях малых рек Верхнего Поволжья.

Реализация поставленной цели потребовала решения ряда **задач**:

1) разработать расчётный метод определения биомассы кубышки жёлтой по морфометрическим показателям различных органов и частей растений;

2) установить связь между биомассой и продукцией надземных и подземных частей кубышки жёлтой;

3) определить показатели семенной продуктивности кубышки жёлтой на малых реках Ярославской области;

4) выявить сезонную динамику фитомассы и продукции кубышки жёлтой в различных экологических условиях.

Научная новизна. Разработан расчётный метод определения биомассы органов и частей кубышки жёлтой, основанный на измерении их морфометрических показателей. Впервые выполнен подробный анализ сезонной динамики биомассы кубышки жёлтой с оценкой вклада отдельных органов в общую биомассу в различные периоды вегетационного сезона. Определены периоды образования кубышкой жёлтой максимальной биомассы. Получены точные данные по динамике опада частей и органов растений, на основе которых даны сведения о годовой продукции кубышки жёлтой, получены коэффициенты расчёта годовой продукции растений по их максимальной биомассе. Впервые произведена оценка скорости продукционного процесса кубышки в различных экологических условиях в течение вегетационного сезона. Проведён детальный анализ роста и развития корневищ кубышки, получены современные данные по их биомассе, продукции и скорости прироста. Предложен метод оценки запасов корневищ по надземным частям растений.

Теоретическая и практическая значимость. Выполненная работа направлена на развитие теоретических проблем продукционной экологии водных экосистем. Установленные зависимости массы органов и их частей от линейных размеров имеют степенной характер, что, вероятно, свойственно и для других видов растений и всех живых организмов в целом. Полученные уравнения дают представление о биологических процессах роста и развития растений. Разработанный расчётный метод позволяет проследить сезонную динамику биомассы растений, с высокой точностью определять годовую, сезонную и месячную чистую первичную продукцию. Расчётные уравнения, приведённые в работе, могут стать основой для дальнейшего моделирования продукционного процесса высших водных растений.

Разработанный метод значительно облегчает исследование продукционных характеристик нимфейных и повышает точность получаемых данных. Наиболее ак-

туально его использовать при изучении редких видов кувшинковых, а также на водоёмах и водотоках особо охраняемых природных территорий. Полученные сведения о сезонной динамике биомассы и продукции могут быть использованы для оценки запасов кубышки – ценного лекарственного сырья и разработки мероприятий по заготовке и рациональному использованию сырья, а также в мониторинге зарастания малых рек Верхнего Поволжья.

Апробация работы. Основные результаты работы были представлены в виде устных и стендовых докладов на 7 конференциях: I (VII) Международной конференции по водным макрофитам «Гидробиотаника 2010» (Борок, 2010); XIV школеконференции молодых учёных «Биология внутренних вод» (Борок, 2010); Всероссийской конференции с международным участием «Современные проблемы биомониторинга и биоиндикации» (Киров, 2010); IV Международной научной конференции «Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды» (Минск, 2011); V Всероссийской научно-практической конференции «Формирование и реализация экологической политики на региональном уровне» (Ярославль, 2011); II Всероссийской с международным участием школе-семинаре «Актуальные проблемы современной биоморфологии» (Киров, 2012); Всероссийской конференции «Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ» (Борок, 2012).

Личный вклад автора. Все работы (от сбора материала до анализа и обработки результатов) осуществлены лично автором или при его непосредственном участии. Доля личного участия в публикациях, выполненных в соавторстве пропорциональна числу соавторов.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 13 работ, в том числе 3 в изданиях, рекомендованных ВАК РФ для защиты кандидатских диссертаций.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов и списка литературы. Работа изложена на 129 страницах, содержит 21 рисунок и 25 таблиц. Список литературы включает 201 источник, в том числе 57 на иностранных языках.

ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Приведён краткий обзор физико-географических условий Верхнего Поволжья. Особое внимание уделено анализу климатических условий территории, гидрологическому и термическому режиму исследуемых водотоков.

ГЛАВА 2. ОБЗОР МЕТОДИЧЕСКИХ ПОДХОДОВ К ОПРЕДЕЛЕНИЮ БИОМАССЫ И ПРОДУКЦИИ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

В главе отражены основные традиционные подходы определения продуктивности макрофитов, которые основаны на взятии укосов растений и последующем их взвешивании (Лепилова, 1934; Катанская, 1956, 1981; Белавская, 1979; Распопов, 1985, 2003). Рассматриваются методы косвенного учёта (Катанская, 1960; Ронжина, 2003). Указывается на необходимость поиска новых методов и доработки уже имеющихся.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалы для выявления биологических и экологических особенностей, сезонной динамики биомассы и продукции, определения запасов *Nuphar lutea* получены на 5 стационарных учётных площадках (1 м²). Исследования проводили еженедельно в течение вегетационных сезонов 2010–2011 гг. на малых реках Ильд (3 площадки наблюдения), Латка и Ломиха, расположенных в Мышкинском и Некоузском районах Ярославской области.

В каждую дату наблюдений определяли количество и соотношение листьев различного типа (недифференцированные, гофрированные погружённые, кожистые плавающие), измеряли длину листовых пластинок, длину черешков и цветоножек, диаметр бутонов, высоту завязи цветков диаметр и высоту плодов, диаметр их шеек. Для выявления особенностей роста надземных органов отбирали (вне стационарных площадок) пробы модельных растений, которые изымались целиком.

В лабораторных условиях растения очищали и разбирали по частям (отдельно черешки и листовые пластинки, цветоножки, бутоны, цветки и плоды, корни и корневища) и измеряли основные морфометрические параметры листовых пластинок (рис. 1), черешков, цветоножек и генеративных органов (рис. 2).

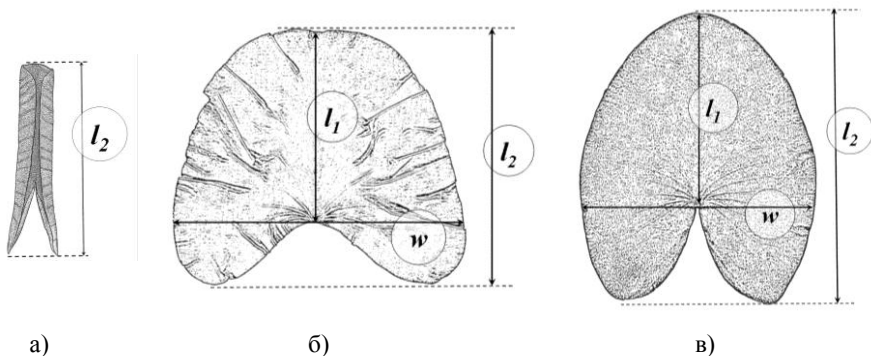


Рис. 1. Основные измеряемые параметры: а) недифференцированных, б) подводных гофрированных, в) плавающих кожистых листовых пластинок

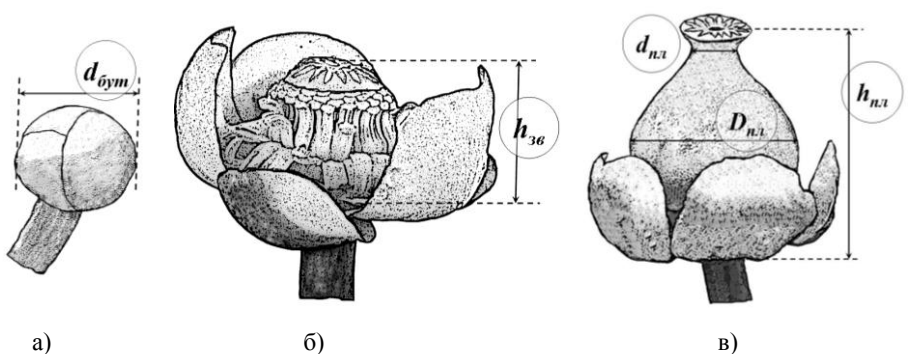


Рис. 2. Основные измеряемые параметры а) бутонов, б) цветков, в) плодов

Участки корневищ текущего года имеют форму эллиптического конуса, а годовичные приросты корневищ прошлых лет – форму усечённого эллиптического конуса (рис. 3), поэтому у корневищ кроме длины измеряли также наибольший и наименьший диаметр.

Измерения листовых пластинок, длины черешков и цветоножек, длины корневищ проводили с использованием измерительной металлической линейки (ГОСТ 427-75) с точностью до 0,1 см. Толщину и ширину черешка, а также параметры корневищ измеряли при помощи штангенциркуля (ГОСТ 166-89). Штангенциркуль

использовали также для измерения диаметра цветоножек, бутонов, высоты завязи цветков и плодов, диаметра плода и его шейки. Точность промеров 0,01 см.

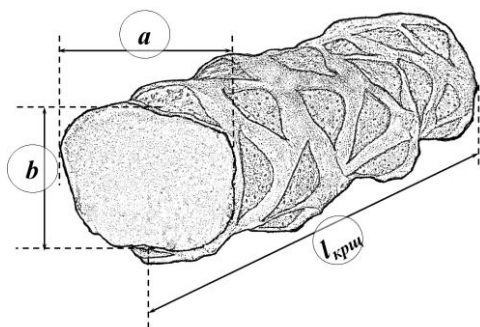


Рис. 3. Основные измеряемые параметры фрагментов корневищ

Сырую массу листовых пластинок, черешков, цветоножек, бутонов, цветков, плодов, корневищ и их участков в отдельности, определяли путём взвешивания на весах ВМ 213 после предварительного удаления излишней влаги с помощью фильтровальной бумаги. Значения массы фиксировали с точностью до 0,01 г. Определяли также воздушно-сухую и абсолютно сухую биомассу.

Морфологически кубышка на р. Латка схожа с кубышкой на р. Ломиха, но отличается от кубышки на р. Ильд. В связи с этим обработку морфометрических и весовых данных по рекам Латка и Ломиха проводили совместно, но отдельно по р. Ильд. Данные по цветоножкам, бутонам, цветкам и плодам, собранные на исследуемых реках объединили в один массив и анализировали совместно. При анализе морфометрических и весовых показателей применяли корреляционный и регрессионный анализы (Зайцев, 1991).

В июле-августе собирали зрелые плоды кубышки. Для определения семенной продуктивности использовали методику И.В. Вайнагия (1974).

ГЛАВА 4. РАЗРАБОТКА РАСЧЁТНОГО МЕТОДА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ФИТОМАССЫ И ПРОДУКЦИИ КУБЫШКИ ЖЁЛТОЙ

В основу разработки расчётного метода определения фитомассы кубышки жёлтой положен регрессионный анализ морфометрических и весовых данных различных органов растений и их частей. Регрессионные формулы расчёта получены для сырой массы (г) и морфометрических параметров всех частей растений

(см). Для каждого уравнения рассчитаны коэффициенты детерминации (R^2), которые содержат информацию о том, насколько хорошо модель (полученное расчётное уравнение) подходит под исходные данные.

4.1. Надземные органы

Недифференцированные листовые пластинки. Это молодые, недавно появившиеся листья, листовые пластинки которых плотно свёрнуты и ещё не приобрели свою окончательную форму, характерную для подводных гофрированных, кожистых плавающих или воздушных листьев. Всего проанализировано 417 недифференцированных листовых пластинок с р. Ильд и 63 – с р. Латка и р. Ломиха. При помощи регрессионного анализа данных, мы установили степенную зависимость между сырой массой недифференцированных листовых пластинок и их длиной (l_2) для листьев с р. Ильд (1) и рек Латка и Ломиха (2).

$$M = 0,0105 \times l_2^{2,23}; \quad R^2 = 0,96; \quad (1)$$

$$M = 0,0088 \times l_2^{2,28}; \quad R^2 = 0,95. \quad (2)$$

Развёрнутые листовые пластинки. Подводный гофрированный тип листьев играет значительную роль в начале вегетационного сезона, когда уровень воды из-за весеннего паводка высокий. Количество гофрированных листьев в этот период может превышать количество плавающих в два и более раз. По мере выхода плавающих листьев на водную поверхность основная часть гофрированных листьев отмирает. Летом гофрированные листья могут полностью отмирать. С середины осени отмечалось появление новых гофрированных листьев.

В большинстве сообществ кубышки жёлтой в летне-осенний период основную роль в формировании биомассы играют плавающие листья. За вегетационный период может произойти 2–3 их смены. При падении уровня воды или высокой плотности плавающих листьев у *Nuphar lutea* наблюдается образование воздушных листьев, которые внешне очень схожи с плавающими. Статистически значимых различий между массами одномерных плавающих и воздушных листовых пластинок нами не установлено. В связи с этим статистическая обработка данных и дальнейшие расчёты для плавающих и воздушных листовых пластинок проводились совместно.

Выявлено, что рост листовых пластинок является изометрическим, т.е. форма листа в процессе роста меняется незначительно. Одной из важнейших характеристик массы отдельных частей растений является удельный вес – масса, на единицу площади листовой пластинки или на единицу длины черешка. В течение вегетационного сезона удельный вес меняется, но незначительно. Поэтому при регрессионном анализе все данные, полученные в разные периоды вегетационного сезона, были объединены в единый массив. Ошибка при таком объединении находится в пределах погрешности метода.

Подводный тип листовых пластинок. Число проанализированных данных с р. Ильд – 298, с рек Латка и Ломиха – 236. Уравнение регрессии (3) отражает зависимость сырой массы гофрированных листовых пластинок от линейного размера l_1 на р. Ильд, уравнение (4) – на реках Латка и Ломиха.

$$M = 0,0416 \cdot l_1^{2,11}; \quad R^2 = 0,8; \quad (3)$$

$$M = 0,0373 \cdot l_1^{2,15}; \quad R^2 = 0,74. \quad (4)$$

Плавающий и воздушный тип листовых пластинок. Количество проанализированных данных по кожистым листовым пластинкам с р. Ильд – 764, с рек Латка и Ломиха – 143. Обобщающее уравнение расчёта сырой массы листовой пластинки по линейному размеру l_1 для р. Ильд имеет вид (5), для рек Латка и Ломиха – (6):

$$M = 0,031 \cdot l_1^{2,32}; \quad R^2 = 0,92; \quad (5)$$

$$M = 0,048 \cdot l_1^{2,07}; \quad R^2 = 0,84. \quad (6)$$

Черешки. Длина черешка и скорость его роста зависят от глубины воды. Для регрессионного анализа черешки всех типов листьев с р. Ильд были объединены. Объём данных с р. Ильд составил 1045 черешков, с рек Латка и Ломиха – 471. Уравнение (7) для р. Ильд и (8) для рек Латка и Ломиха отражают зависимость сырой массы черешков от их длины.

$$M = 0,18 \cdot l_{чрш}^{1,04}; \quad R^2 = 0,79; \quad (7)$$

$$M = 0,15 \cdot l_{чрш}^{1,06}; \quad R^2 = 0,85. \quad (8)$$

Принимая во внимание, что рост черешков кубышки аллометрический (не пропорциональный), мы посчитали целесообразным установить наличие и тесноту связи между сырой массой черешков и их «условным объёмом» ($V_{\text{усл.чрш}}$), который находили умножением «условной площади» ($S_{\text{усл.чрш}}$) поперечного сечения (равнобедренный треугольник) в 5 см от места крепления черешка к листовой пластинке на длину черешка ($l_{\text{чрш}}$).

Зависимость сырой массы черешка от условного объёма может быть выражена уравнением (9) для р. Ильд и (10) – для рек Латка и Ломиха:

$$M = 1,446 \cdot V_{\text{усл.чрш}}^{0,95}; \quad R^2 = 0,92; \quad (9)$$

$$M = 1,459 \cdot V_{\text{усл.чрш}}^{0,99}; \quad R^2 = 0,91. \quad (10)$$

Величина коэффициента детерминации уравнений (9) и (10) выше, чем в уравнениях (7) и (8), следовательно, они наиболее точно отражают сырую массу черешков.

Цветоножки. Всего проанализирована 121 цветоножка. Посчитан коэффициент парной корреляции ($r = 0,93$) между длиной ($l_{\text{цвн}}$) и массой цветоножек. Уравнение (11) позволяет рассчитать сырую массу цветоножек по их длине. Установлена связь между «условным объёмом» ($V_{\text{усл.цвн}}$) цветоножек и их массой. Сечение цветоножки почти круглое, поэтому её «условный объём» можно вычислить (измерения диаметра цветоножки проводили на расстоянии 5 см от места крепления цветоножки к бутону, цветку или плоду), применив формулу для нахождения объёма цилиндра. Зависимость массы цветоножки от её «условного объёма» может быть представлена уравнением (12).

$$M = 0,211 \cdot l_{\text{цвн}}^{1,04}; \quad R^2 = 0,94; \quad (11)$$

$$M = 0,971 \cdot V_{\text{усл.цвн}}^{0,87}; \quad R^2 = 0,95. \quad (12)$$

Как в уравнении (11), так и в уравнении (12) коэффициенты детерминации довольно высокие. Поэтому применять то, или иное уравнение следует в зависимости от целей исследования.

Бутоны. Цветки. Плоды. Всего проанализировано 47 бутонов, 34 цветка и 67 плодов. Диаметр бутона ($d_{\text{бут}}$) – наиболее характерный и быстро меняющийся во времени линейный параметр. Уравнение (13) отражает зависимость между массой бутона и его диаметром. Распускание цветка происходит путём механического воздействия растущей завязи на сложенные чашелистики изнутри. Размер завязи, точнее её высота ($h_{3\text{б}}$), характеризует стадию развития цветка и наряду с шириной цветка является главным морфометрическим показателем. Уравнение (14) отражает зависимость сырой массы от высоты завязи цветка. Плод *Nuphar lutea* имеет кувшинообразную форму и напоминает усечённый конус. В процессе развития плода происходит почти равномерное увеличение высоты ($h_{3\text{б}}$) и диаметра завязи ($D_{\text{пл}}$), поэтому при выявлении зависимостей изменения массы необходимо учитывать эти два параметра. При расчётах мы оперировали термином «условный объём» ($V_{\text{усл.пл}}$) плода. Для его определения, использовали формулу объёма усечённого конуса. Уравнение зависимости между массой плода и его «условным объёмом» приобретает вид (15).

$$M = 0,455 \cdot d_{\text{бут}}^{2,66}; \quad R^2 = 0,98; \quad (13)$$

$$M = 0,156 \cdot h_{3\text{б}}^{2,64}; \quad R^2 = 0,91; \quad (14)$$

$$M = 0,939 \cdot V_{\text{усл.пл}}^{0,7}; \quad R^2 = 0,93. \quad (15)$$

Для оценки продукции кубышки жёлтой в каждую дату наблюдения учитывали опад растительной массы и повреждения органов растений гетеротрофами (%). Визуально в процентах определяли и фиксировали повреждения (долю утраченных, съеденных, засохших или отгнивших) органов и их частей на момент наблюдения. По соответствующим живым аналогам рассчитывали массу утраченных частей – таким образом, определяли величину растительного опада между датами наблюдений. Зная эту величину, определяли продукцию растений за определённый период времени и за сезон в целом. Для каждой точки наблюдения определяли максимальную биомассу растений (B_{max}) и сроки её образования. Делением величины годовой продукции (P) на максимальную биомассу получали

коэффициент k , который позволил производить обратный пересчёт максимальной биомассы в годовую продукцию (16). Скорость продукционного процесса рассчитывали по формуле (17).

$$P = k \cdot B_{\max}; \quad (16)$$

$$P_{\Delta t} = \frac{P(t + \Delta t) - P(t)}{\Delta t}; \quad (17)$$

где $P_{\Delta t}$ – скорость продукционного процесса, г/день, $P(t + \Delta t)$ – продукция к настоящему периоду времени, $P(t)$ – продукция к предыдущей дате наблюдения, Δt – период времени, дни.

4.2. Подземные органы

При работе с корневищами кубышки жёлтой нами обнаружены характерные места сужения (перехваты) на корневище, которые соответствуют границам годовых приростов (рис. 4). Эти перехваты формируются в конце и начале вегетационного сезона, а разделяемые ими утолщения возникают в период оптимальных условий для роста и развития. По ним можно выделить годовой прирост корневища и получить его количественные характеристики (длина, толщина, масса и др.).

На нижней стороне корневищ располагаются корни растения. Отчётливо видна их дифференциация. Осенью, когда возникает необходимость прочного закрепления годового прироста на грунте, начинается интенсивный рост контрактильных корней. Они легко узнаются по внешнему виду. От места их развития начинается прирост корневища следующего года.

Интересен характер ветвления корневищ кубышки (рис. 4). Первый боковой побег на корневище появляется на пятый год жизни растения. Последующее ветвление происходит на каждый второй год и, как правило, в противоположные стороны от исходного побега, что способствует равномерному распространению растений в пространстве. Боковые побеги на корневище нарастают одновременно с исходным и начинают ветвиться спустя два года после их образования. Ветвлению исходного побега предшествует его цветение – сначала наступает фаза цветения и лишь после этого образуется боковой побег. Всё это позволяет судить о возрасте системы подземных побегов.



Рис. 4. Корневище
Nuphar lutea

В основу регрессионного анализа и выявления зависимости сырой массы корневищ от их линейных размеров положены такие морфометрические характеристики как длина ($l_{крц}$) и толщина (параметры a и b) корневища. Рассчитывали условный объём годичных приростов корневищ прошлых лет и текущего года. В основу расчёта условного объёма положены математические формулы определения объёмов эллиптического конуса для корневищ текущего года и усечённого эллиптического конуса – для годичных приростов корневищ предыдущих лет. Проанализировано 84 корневища текущего года и 139 годичных приростов корневищ прошлых лет.

Регрессионное уравнение (18) отражает зависимость сырой массы корневищ текущего года от их условного объёма, а уравнение (19) – зависимость для годичных приростов корневищ прошлых лет.

$$M = 1,003 \cdot V_{\text{усл.крц}1}^{1,14} ; \quad R^2 = 0,95; \quad (18)$$

$$M = 0,88 \cdot V_{\text{усл.крц}2}^{0,9} ; \quad R^2 = 0,93. \quad (19)$$

Определяли плотность корневищ (г/см^3) текущего и прошлого года, которая косвенно может свидетельствовать о количестве накопленных питательных веществ в них. По формуле (20) определяли скорость роста корневищ в длину, а по уравнению (21) скорость накопления их продукции.

$$\bar{l}_{\Delta t} = \frac{\bar{l}_{крш}(t + \Delta t) - \bar{l}_{крш}(t)}{\Delta t}; \quad (20)$$

где $\bar{l}_{\Delta t}$ – средняя скорость роста корневищ в длину, $\bar{l}_{крш}(t + \Delta t)$ – средняя длина корневища в дату наблюдения, $\bar{l}_{крш}(t)$ – средняя длина корневища в предыдущую дату наблюдения, Δt – период времени, дни.

$$\bar{P}_{\Delta t} = \frac{\bar{P}_{крш}(t + \Delta t) - \bar{P}_{крш}(t)}{\Delta t}; \quad (21)$$

где $\bar{P}_{\Delta t}$ – средняя скорость продукционного процесса, г/день, $\bar{P}_{крш}(t + \Delta t)$ – средняя продукция корневищ к дате наблюдения, $\bar{P}_{крш}(t)$ – средняя продукция корневищ в предыдущую дату наблюдения, Δt – период времени, дни.

Путём сопоставления максимальной биомассы, отмечаемой в период массового цветения – начала плодоношения, и годовой продукции надземных частей растений, находили соотношение биомассы корневищ и надземных органов. Определяли также биомассу изъятых корней с последующим пересчётом на 1 м².

ГЛАВА 5. ДИНАМИКА БИОМАССЫ И ПРОДУКЦИИ КУБЫШКИ ЖЁЛТОЙ

В течение вегетационного сезона у кубышки жёлтой из недифференцированных листьев могут формироваться гофрированные подводные, плавающие и, при определённых условиях (высокая плотность листьев, обсыхание места обитания), воздушные листья. На протяжении вегетационного сезона происходит смена разных типов листьев, и в различные периоды они вносят разный вклад в общую биомассу и продукцию. Смена листьев зависит от их продолжительности жизни и ряда факторов среды (в первую очередь, от колебания водного уровня). По нашим наблюдениям средняя продолжительность жизни гофрированных листьев 3–4 недели, плавающих и воздушных около 5–6 недель.

С помощью уравнений (1–15) мы получили расчётные данные по биомассе и продукции кубышки жёлтой на исследуемых стационарных площадках, выявили динамику показателей продуктивности, получили расчётные коэффициенты для определения продукции растений по их максимальной биомассе.

Наблюдения показали, что основную часть (до 99%) в общую надземную биомассу и продукцию кубышки вносят листья. Динамику биомассы кубышки жёлтой на р. Ильд можно описать следующим образом. В весенний период отмечается резкий всплеск биомассы, как правило, его дают подводные гофрированные листья. В конце весны – начале лета отмечается интенсивный рост плавающих листьев, гофрированные же, напротив, массово отмирают – это первый явно выраженный опад растительной массы; на поверхности воды появляются цветоносы. В летний период плавающие листья продолжают интенсивно наращивать свою биомассу, растения цветут.

Интересным является момент, когда из-за резкого поднятия уровня воды (вследствие летних дождей) здесь отмечается появление второй волны гофрированных листьев, плавающие при этом частично могут отмирать. У них за короткий промежуток времени увеличивается (иногда вдвое) длина черешков – листья стремятся к поверхности. Период высокой воды не продолжителен. Вскоре уровень её падает. Вновь наблюдается отмирание недавно появившихся гофрированных листьев. Наступает период массового цветения – начала плодоношения. К этому моменту растения достигают своей максимальной биомассы. Дальнейшее развитие зависит от складывающейся обстановки. Но в целом, вплоть до наступления осенних холодов происходит постепенное уменьшение биомассы и такое же постепенное накопление растительного опада. На этом фоне могут наблюдаться локальные всплески биомассы за счёт появления новых листьев.

Особый интерес представляют случаи, когда места произрастания растений обсыхают. Наблюдается интенсивное отмирание плавающих листьев, на смену которым приходят воздушные. Рост их менее интенсивен, но играет существенную роль в повышении величины биомассы. В осенние периоды, когда начинаются затяжные дожди и уровень воды повышается, наблюдается отмирание воздушных листьев.

Несколько иная картина динамики биомассы на р. Латка. Отмечается постепенное накопление биомассы до середины лета, когда начинается массовое цветение и начало плодоношения. Плавающих листьев, приходящих на смену гофрированным значительно меньше, чем на р. Ильд. Гофрированные листья мо-

гут присутствовать на протяжении всего сезона. Объяснить это можно, на наш взгляд, тем, что здесь растения располагаются разреженно и уровень воды колебался незначительно. В летне-осенний период следует такое же постепенное снижение общей накопленной биомассы, вплоть до полного отмирания надземных частей растений. На протяжении всего вегетационного сезона отмечается как отмирание, так и появление новых листьев.

На р. Ломиха в весенний период мы отмечали интенсивное развитие гофрированных листьев и появление плавающих. Однако в начале июня наблюдаемая площадка обсохла. Произошло массовое отмирание всех отросших листьев. Стали появляться в незначительном количестве воздушные листья, которые отрастая, накапливали биомассу вплоть до середины августа. Далее происходило постепенное отмирание листьев в наземных условиях, при этом листья сначала желтели и лишь потом отмирали. Таким образом, здесь максимальная биомасса зафиксирована нами в весенний период.

Ещё одной составляющей растительного опада является поедание растенной консументами, которое отмечалось нами на протяжении всего вегетационного сезона на наблюдаемых нами реках. В отдельные периоды этот компонент опада является довольно существенным. Повреждения растений гетеротрофами на р. Ломиха нами не отмечено.

Обобщая вышеизложенные данные, констатируем, что годовая продукция кубышки жёлтой превышает в два раза максимальную биомассу, которой растения достигают в период массового цветения, начала плодоношения, т.е. коэффициент k из уравнения (16) будет равняться 2. В связи с этим считаем, что приведённый И.М. Распоповым (1973, 1985, 2003) пересчётный коэффициент 1,2 может быть использован лишь для водоёмов северных широт.

Было установлено, что возраст корневищ у растений, которые мы наблюдали на р. Ильд, составлял от 4 до 10 лет, на р. Латка – 4–7 лет, на р. Ломиха – до 5 лет. При этом популяция кубышки на р. Ильд, судя по степени зарастания русла, достигающая местами 100%, и наслоения переплетённых корневищ, уходящих в грунт на глубину до 50 см, была наиболее старой, насчитывающей не один десяток лет. На р. Латка наблюдалась группировка кубышки, существующая

здесь не более 15–20 лет, а на р. Ломиха мы имели дело с молодыми растениями, недавно появившимися здесь из семян, и не все из которых ещё достигли стадии цветения.

Как уже отмечалось, плотность корневищ может косвенно свидетельствовать о количестве питательных веществ в них.

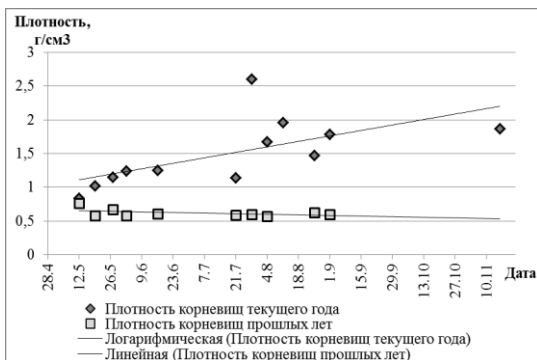


Рис. 5. Годовая динамика плотности корневищ текущего года и прошлых лет

Плотность корневищ (как текущего года, так и прошлых лет) на протяжении вегетационного сезона неодинакова (рис. 5). Более или менее она постоянна у корневищ прошлых лет, однако, имеет тенденцию снижаться к концу вегетационного периода. Изменение плотности корневищ текущего года, напротив, имеет логарифмический характер, увеличиваясь к концу вегетационного периода, что косвенно может свидетельствовать о накоплении питательных веществ.

Скорость продукционного процесса надземных и подземных частей растений в течение вегетационного периода неодинакова. Наибольшие её величины наблюдаются в весенне-летнее время для надземных частей и в летний период для подземных, к осени продукционный процесс приобретает затухающий характер. Средняя годовая продукция годичного прироста корневищ в 2010 г. составила около 85 г при среднем приросте в длину 14 см. Стоит отметить, что длина годовых приростов корневищ разных лет неодинакова. Очевидно, что этот показатель зависит от ряда факторов: погодных условий, гидрологического режима, количества питательных веществ в грунте и воде и др.

В табл. 1 приведены обобщённые данные по биомассе и продукции различных частей растений, произрастающих на реках Ильд, Латка, Ломиха. Зная возраст корневищ растений, среднюю максимальную биомассу надземных ча-

стей, можно предполагать какова будет биомасса корней и корневищ. Это даёт возможность прогнозировать запасы корневищ кубышки жёлтой в тех или иных экологических условиях без изъятия растений.

Таблица 1. Данные по сырой биомассе и продукции различных частей растений, кг/м²

Возраст корневищ, лет	≤5*	3–6	4–7	8–10
Средняя максимальная биомасса надземных частей	0,15	0,42	4	5,5
Средняя годовая продукция надземных частей	0,32	0,64	8	11
Средняя биомасса корневищ	0,054	0,33	2,6	5,5
Средняя биомасса корней	0,1	—	3	—

Примечание. Звёздочкой (*) отмечены данные с р. Ломиха – возраст корневищ равняется возрасту растений, прочерк (—) означает, что данные отсутствуют

Общая влажность надземных органов кубышки жёлтой в среднем около 90% (у гофрированных листовых пластинок эта величина равна 92%, плавающих – 86%, недифференцированных – 89%; у черешков и цветоножек – 94%; бутонов – 92%, цветков – 84%; плодов – 85%). Общая влажность корневищ 90%, корней – 91%. С учётом полученных сведений в табл. 2 приведены основные показатели продуктивности кубышки на изучаемых нами реках.

Таблица 2. Основные показатели продуктивности кубышки жёлтой в пересчёте на абсолютно сухое вещество (г/м²) для различных участков рр. Ильд, Латка, Ломиха

Показатель	<i>р. Ильд</i>			<i>р. Латка</i>	<i>р. Ломиха</i>
	1	2	3		
<i>B</i> _{надз. тах}	334	530	241	44	15
<i>P</i> _{надз. год}	787	1080	534	62	32
<i>B</i> _{крщ.}	252	534	—	32	5,2
<i>P</i> _{крщ. год}	82,5	—	—	—	—
<i>B</i> _{крн.}	258	—	—	—	8,7

Примечание. *B*_{надз. тах} – максимальная надземная биомасса за вегетационный сезон, *P*_{надз. год} – годовая продукция надземных органов кубышки жёлтой, *B*_{крщ.} – биомасса корневищ, *P*_{крщ. год} – годовая продукция корневищ, *B*_{крн.} – биомасса корней, прочерк (—) означает, что данные отсутствуют

При оценке продуктивности растений большое значение имеют данные о потенциальной и фактической семенной продуктивности, которые дают возмож-

ность прогнозировать продукцию семян (Вайнагий, 1974). В табл. 3 представлены данные по семенной продуктивности кубышки в зависимости от экологических условий произрастания растений на реках Ильд и Ломиха.

Таблица 3. Показатели семенной продуктивности кубышки на рр. Ильд и Ломиха

Место сбора плодов	<i>ФСП</i> (min–max)	<i>ПСП</i> (min–max)	<i>ПС</i> (min–max)	<i>М</i> (min–max)
р. Ильд	143 (29–298)	164 (31–352)	90,1 (28,9–100)	5,0 (1,3–9,9)
р. Ломиха	139 (21–324)	146 (25–331)	95,3 (77–100)	5,1 (0,8–10,2)

Примечание. *ФСП* – фактическая семенная продуктивность, *ПСП* – потенциальная семенная продуктивность, *ПС* – средний процент семенификации, *М* – сырая масса зрелых семян на плод (г), min – минимальное значение показателя, max – максимальное значение показателя

Показатели семенной продуктивности кубышки из рек Ильд и Ломиха (табл. 3) довольно близки между собой. В целом можно заключить, что в среднем один плод кубышки жёлтой в условиях малых рек Ярославской области содержит около 150 семян общей массой около 5 г, более 90% которых вызревает.

ВЫВОДЫ

1. Применение расчётного метода определения биомассы и чистой первичной продукции по морфометрическим показателям различных органов и частей кубышки жёлтой позволяет установить характер сезонной динамики продуктивности нимфейных и повысить точность получаемых данных.

2. Сезонная динамика надземной биомассы кубышки жёлтой зависит от возраста системы подземных побегов (корневищ) – при возрасте восемь и более лет величина биомассы имеет один явный и 2–3 менее выраженных подъёма за вегетационный сезон, при меньшем возрасте наблюдается лишь один пик биомассы.

3. Максимальной величины надземная биомасса кубышки жёлтой достигает в период массового цветения – начала плодоношения и эта величина в среднем в 2 раза меньше чистой надземной годовой продукции; сезонный прирост корневищ соответствует их годовой продукции.

4. Наибольшая скорость накопления биомассы надземной части кубышки жёлтой характерна для весны и начала лета, а подземной – для середины – конца лета; к осени скорость продукционного процесса затухает.

5. Накопление растительного опада в течение вегетационного периода происходит неравномерно, максимальные его величины связаны со сменами одних типов листьев другими.

6. Плотность корневищ текущего года увеличивается к осени по мере накопления запасных питательных веществ и превышает плотность корневищ прошлых лет в два и более раз. Зная примерный возраст системы подземных побегов и максимальную биомассу надземных частей растений, можно рассчитать запас корневищ кубышки жёлтой.

7. В условиях малых рек Ярославской области кубышка жёлтая активно размножается семенами; один плод кубышки в среднем содержит около 150 семян, более 90% которых вызревает.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях, рекомендованных ВАК:

Чернова А.М., Папченков В.Г. Расчётный метод определения продукции гидрофитов на примере *Nuphar lutea* (L.) Smith (*Nymphaeaceae*) // Ярославский педагогический вестник. Естественные науки. 2012. Т. 3, №1. С. 94–97.

Чернова А.М. Альтернативный метод определения биомассы гидрофитов на примере *Nuphar lutea* // Вода: химия и экология. 2012. №9 (51). С. 91–94.

Чернова А.М., Папченков В.Г. Расчётный метод определения фитомассы *Nuphar lutea* (L.) (*Nymphaeaceae*) по морфометрическим показателям // Растительные ресурсы. 2012. Т. 48, вып. 4. С. 614–625.

В прочих изданиях:

Чернова А.М. К вопросу об изучении представителей рода *Nuphar* Smith // Материалы I (VII) Междунар. конф. по водным макрофитам «Гидрботаника 2010» (пос. Борок, 9–13 октября 2010 г.). Ярославль, 2010. С. 319–321.

Чернова А.М. О некоторых морфометрических характеристиках и биомассе плодов и семян кубышки (*Nuphar*) из реки Корожечна, Ярославская об-

ласть // Биология внутренних вод: Тез. докл. XIV Шк.-конф. молодых учёных (Борок, 26–30 октября 2010 г.). Борок, 2010. С. 62–63.

Чернова А.М. К методике изучения продукции растений рода *Nuphar Smith* // Биология внутренних вод: Материалы докл. XIV Шк.-конф. молодых учёных (Борок, 26–30 октября 2010 г.). Ярославль, 2010. С. 178–182.

Чернова А.М., Савиных Н.П. К формированию побеговой системы у кубышки желтой // Современные проблемы биомониторинга и биоиндикации: Материалы Всероссийской науч.-практ. конф. с междунар. участием (г. Киров, 1–2 декабря 2010 г.). Вып. 8. Ч. 2. Киров, 2010. С. 99–101.

Курашов Е.А., Крылова Ю.В., Митрукова Г.Г., **Чернова А.М.** Состав летучих низкомолекулярных органических веществ макрофитов и их роль в пресноводных экосистемах // Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Тез. докл. IV междунар. науч. конф. (Минск–Нарочь 12–17 сентября 2011 г.). Минск, 2011. С. 66.

Чернова А.М. Механизмы адаптации кубышки жёлтой к неблагоприятным условиям // Биологический мониторинг природно-техногенных систем: Материалы Всероссийской науч.-практ. конф. с междунар. участием (г. Киров, 29–30 ноября 2011 г.). Киров, 2011. Ч. 1. С. 107–109.

Чернова А.М. Зависимость между линейными параметрами отдельных органов гидрофитов и их массой на примере *Nuphar lutea* (L.) Smith (*Nymphaeaceae*) // Формирование и реализация экологической политики на региональном уровне: Материалы V Всероссийской науч.-практ. конф. (г. Ярославль 8–9 декабря 2011 г.). Ярославль, 2011. Ч. 1. С. 147–150.

Чернова А.М. Трансформация жизненной формы кубышки жёлтой (*Nuphar lutea* (L.) Smith) в условиях обсыхающих мест обитания // Актуальные проблемы современной биоморфологии / Под ред. Н.П. Савиных. Киров, 2012. С. 467–473.

Чернова А.М. Индивидуальное развитие кубышки Спеннера (*Nuphar × spenneriana* Gaudin) в изменяющихся условиях среды // Наука и образование в XXI веке: Сб. науч. тр. по материалам междунар. заоч. науч.-практ. конф. (31 мая 2012 г.). Тамбов, 2012. Ч. 5. С. 132–133.

Чернова А.М. Сезонная динамика биомассы и продукции *Nuphar lutea* (L.) Smith на малой реке Ильд – притоке Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Материалы докл. Всероссийской конф. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Россия, Борок, 22–26 октября 2012 г. Ижевск, 2012. С. 335–338.

