

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР  
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи

ВАСИЛОВА Евгения Самуиловна

УДК 581:581.15:581.52:582.671.16

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА КУВШИНКОВЫХ  
(NYMPHAEACEAE SALISB.) НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

(03.00.05 – Ботаника)

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Свердловск – 1983

Работа выполнена в Отделе экспериментальной экологии и акклиматизации растений Института экологии растений и животных Уральского научного центра Академии Наук СССР.

Научный руководитель – доктор биологических наук,  
профессор Мамаев С.А.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Горчаковский Н.Л.,  
доктор биологических наук, профессор Глумов Г.А.

Ведущая организация – Куйбышевский государственный педагогический институт имени В.В.Куйбышева.

Зашита состоится "\_\_\_" \_\_\_\_ 198 г. на заседании  
специализированного совета К 002.05.01 по присуждению ученой  
степени кандидата наук в Институте экологии растений и живот-  
ных. 8 Марта, 202).

библиотеке Института.

\_\_\_\_ 198 г.

(Пястолова О.А.)

Актуальность темы. Исследование закономерностей внутривидовой изменчивости имеет большое значение в познании путей освоения видом гетерогенной во времени и в пространстве среды обитания, изучении структуры вида, характера внутривидовой дифференциации и, в конечном счете, путей микроволнистых преобразований. Между тем, очень слабо изучена специфика внутривидовой изменчивости водных растений, населяющих среду, где весь комплекс условий обитания складывается по-иному, чем в наземной обстановке. В настоящей работе исследуются закономерности изменчивости видов сем. Кувшинковые, представляющих интерес и в практическом отношении как декоративные и лекарственные растения. Кроме того, изучение их имеет большое значение для разработки вопросов охраны этих растений, переходящих в категорию угрожаемых во многих природно-географических районах нашей страны.

Цель работы. Анализ специфики внутривидовой изменчивости видов сем. Кувшинковые как представителей водных растений, населяющих крайне своеобразную экологическую среду. Исследование экологических и биологических особенностей и методов культивирования кувшинковых с целью разработки мер по их практическому использованию и охране.

Основные задачи. Изучение видового состава, распространения, экологических особенностей кувшинковых Среднего Урала, разработка вопросов их охраны.

Изучение специфики различных форм внутривидовой изменчивости (эндогенной, индивидуальной, экологической, географической) морфологических, а также некоторых биохимических признаков кувшинковых.

Анализ структуры изменчивости, оценка влияния различных факторов на изменчивость ряда признаков, выявление характера дифференциации популяций кувшинковых в пределах изученной территории.

**Исследование возможностей и особенностей введения в культуру кувшинковых Урала.**

**Научная новизна.** Показана принципиальная общность основных закономерностей внутривидовой изменчивости водных и наземных растений, населяющих различные в экологическом отношении среды. Изучена специфика ряда форм внутривидовой изменчивости, её структура, выявлены особенности внутривидовой дифференциации ценных видов водных растений. Разработаны некоторые методические подходы к изучению внутривидовой изменчивости гидрофитов.

**Практическая ценность.** Уточнен видовой состав, изучен характер современного распространения кувшинковых на Среднем Урале, исследованы их экологические особенности, дана классификация основных экотопов, что имеет важное значение для разработки мер по их рациональному использованию и охране. Выявлены наиболее интересные водоемы, которые могут служить природными резерватами изученных видов.

Исследованы особенности развития видов кувшинковых в культуре, разработаны некоторые приемы их выращивания в местных условиях.

Работа выполнялась в 1978–81 годах в отделе экспериментальной экологии и акклиматизации растений Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

**Апробация.** Результаты работы докладывались на 5 Уральской конференции молодых ученых по проблеме "Человек и биосфера" (Свердловск, 1981), на творческой встрече молодых ученых Института экологии растений и животных УНЦ и Свердловского НИИ комплексного использования и охраны водных ресурсов (Свердловск, 1982), на общенном заседании Уральского отделения ВБО и ВОГиС им. Н. И. Вавилова (Свердловск, 1983), на заседании Куйбышевского отделения ВБО (Куйбышев, 1983).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 5 работ и еще 2 работы находятся в печати.

Объем и структура. Диссертация изложена на 185 страницах машинописного текста, содержит 35 таблиц, 9 рисунков. Состоит из введения, пяти глав, выводов. Список литературы содержит 217 называний, в том числе 43 иностранных.

## ГЛАВА I. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА И МЕТОДОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

### I. Характеристика района исследований

Приводятся сведения о рельефе, климате, гидрографии, растительном покрове территории, на которой проводилась работа.

### 2. Методика работы

Изучались следующие формы внутривидовой изменчивости: эндогенная, индивидуальная, экологическая, географическая (классификация форм по С.А.Мамаеву, 1972). Объекты исследования: *Nymphaea candida* J. et C.Presl. - Кувшинка чистобалая и *Nuphar lutes* (L.) Smith. - Кубышка желтая.

Всего за время работы проанализировано 39 выборок обоих видов из 20 водоемов. Количество особей в выборке - 35-100. Исследовано около 2000 растений.

Изучались следующие морфологические признаки: количество плавающих листьев и количество цветков, развившихся из одной почки корневища к моменту наблюдения, длина и ширина пластинки плавающего листа, длина её от вершины до основания (т.е. до места прикрепления к ней черешка), толщина черешка, толщина цветоноса, диаметр и высота цветка, длина и ширина чашелистика, наружного и

внутреннего лепестков, наружной и внутренней тычинок, количество лепестков, тычинок, плодолистиков, диаметры рыльца и завязи пестика, высота пестика. Вычислялись также коэффициент изгиба внутренних сторон лопастей листа и коэффициент изгиба главных жилок листьев. У отдельной особи для анализа брали самые крупные лист и цветок, развившиеся из одной почки корневища.

Для изучения эндогенной изменчивости в ряде водоемов обследовано по 3-9 модельных особей каждого вида, у которых изучались признаки всех листьев во всех почках корневища.

Исследована индивидуальная и экологическая изменчивость некоторых биохимических признаков - содержания флавоноидных пигментов в плавающих листьях кувшинки чистобелой (использовалась методика В.Г.Минаевой, 1978 и др.).

Обработка материала проводилась различными математическими методами (дисперсионный, корреляционный, канонический анализ - Терентьев, 1959-60; Шеффе, 1963; Урбах, 1964; Ahrens, 1967; Рокицкий, 1973).

Изучалась специфика вегетативного и семенного размножения видов кувшинки и кубышки в условиях культуры. При этом использовались методические приемы, изложенные в работах С.Ю.Турдиева (1961), К.А.Бадановой (1968), Ю.М.Мурдахаева (1975), Д.В.Дубны (1976).

Изучение видового состава, распространения, экологических особенностей кувшинковых Среднего Урала проводилось в ходе экспедиционных исследований в 1978-80 гг. Обследовались бассейны рек Нижней, Чычмы, Уфы, частично Исети, Сосьвы, Тавды, Тагила, Туры, Чусовой, Яйвы. Проводились измерения глубин, прозрачности воды (по Секки), скорости течения, в 18 водоемах проведен полный гидрохимический анализ \*).

\*). Гидрохимические анализы выполнены сотрудниками Отдела изучения курортных ресурсов Свердловского НИИ курортологии и физиотерапии.

При изучении фитоценозов кувшинковых делались геоботанические описания с учетом особенностей описания водной растительности (Катанская, 1956, 1981; Белавская, 1975, 1979 и др.). Общее описание водоемов проводилось с использованием методики В.К.Головко (1963).

## ГЛАВА 2. СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СИСТЕМАТИКЕ, ЭКОЛОГИИ, ПРАКТИЧЕСКОМ ИСПОЛЬЗОВАНИИ ВИДОВ СЕМ. КУВШИНКОВЫХ

Глава представляет собой обзор литературы. Приводятся сведения о положении сем. Кувшинковых в различных системах, данные о их происхождении (Буш, 1959; Тахтаджян, 1966, 1980; Синигровская, 1980; Свергут, 1891; Bessey, 1915; Gundersen, 1950; Li, 1955 и др.). Даются описания изучавшихся видов (Флора СССР, 1937; Рычин, 1948; Неслор-Harrison, 1955 и др.). Указывается положение кувшинковых в существующих геоботанических классификациях водной растительности (Богдановская-Гиленф., 1974; Барсегян, 1977; Быков, 1978; Распопов, 1978 и др.). Приводятся материалы о практическом использовании видов сем. Кувшинковые (Гром, 1956; Матвеев, 1973; Кучеров и др., 1976; Салажинский, 1978; Fassett, 1940 и др.). Отмечается роль кувшинковых в жизни естественных водоемов (Халин, Герд, 1961; Кокин, 1982; Dacey, Klug, 1979 и др.).

## ГЛАВА 3. ВИДОВОЙ СОСТАВ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КУВШИНКОВЫХ СРЕДНЕГО УРАЛА

На изученной территории кувшинковые представлены следующими видами: *Nymphaea candida* J. et C.Presl. - Кувшинка чистобелая, *Nymphaea tetragona* Georgi. - Кувшинка четырехгранная (малая), *Nuphar lutea* (L.) Smith. - Кубышка желтая, *Nuphar pumila* (Timm.) DC - Кубышка малая. В некоторых водоемах встречены растения, оче-

видно, относящиеся к виду *Nuphar x intermedia* Ledeb. - Кубышка срецкая.

Наиболее распространены кубышка желтая и кувшинка чистобелая; редким видом является кувшинка четырехугольная, причем встречается она только в непроточных водоемах. Кубышка малая приурочена, главным образом, к горным районам, где она в определенной степени замещает кубышку желтую.

Степень проточности водоемов, в которых обитают кувшинковые на Среднем Урале, меняется в широких пределах. Нами предложена классификация основных экотопов по степени проточности:

#### I. Реки.

1. Основные русла рек с довольно быстрым течением (до 25-30 см/сек.), малой глубиной (в среднем от 0,5 до 1,2-1,5 м), низкой прозрачностью (60-150 см).

2. Руказа и заводы рек, где течение замедлено.

3. Озеровидные расширения основного русла, в которых режим приближается к озерному.

4. Устья рек, владающих в крупные водохранилища, озера.

#### II. Водохранилища, заводские пруды. Характерны для горной полосы.

5. Верховья водохранилищ (режим ближе к речному, глубина невелика).

6. Средние и приплотинные части водохранилищ, в которых режим приближается к озерному (ослабление течения, возникновение гидрологических градиентов).

#### III. Озера.

7. Пойменные озера, в частности, старицы. Могут быть как сильно заросшими, мелководными, так и слабо застраиваемыми, довольно глубокими.

8. Мелководья крупных глубоководных озер, расположенных в пределах горной полосы.

### 9. Старые промышленные выработки, затопленные водой.

Наиболее характерными экотопами являются пойменные озера (для всех видов), заводские пруды-водохранилища (для кувшинки чистobelой и кубышки малой), основные русла рек (для кубышки желтой).

В водоемах, населенных кувшинковыми, прозрачность воды невысока (в среднем 150–200 см); глубина в местах произрастания этих растений обычно колеблется от 70–100 до 200–250 см, толщина слоя для часто достигает нескольких десятков сантиметров, иногда более 1 м.

Между видами разных родов мало различий в требованиях к среде обитания. Следует отметить, что кубышка способна переносить более высокие скорости течения, чем кувшинка.

Изучение фитоценотических особенностей кувшинковых позволило выделить, в частности, 12 ассоциаций, в которых они являются эдификаторами; эти ассоциации отнесены к двум формациям – кубышки желтой и кувшинки чистobelой.

Весьма актуальной является в настоящее время проблема охраны кувшинковых. Нами выделены наиболее интересные водоемы, которые могут служить природными резерватами изученных видов; они представляют собой места сосредоточения больших зарослей нескольких видов кувшинковых. Необходимо особое внимание к старым заводским прудам-водохранилищам, характеризующимся крупными скоплениями нескольких видов кувшинковых и испытывающим в то же время сильное антропогенное воздействие.

## ГЛАВА 4. ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ КУВШИНКОВЫХ

### I. Эндогенная изменчивость морфологических признаков

Рассматривается специфика изменчивости в пределах организма и соотношение ее с индивидуальной изменчивостью. Культивированные пред-

ставляют в этом плане большой интерес, поскольку у них наблюдается иерархия метамерных структур, т.е. изменчивость в пределах особи можно рассматривать на разных уровнях: во-первых, изменчивость листьев и, в ряде случаев, цветков, развившихся из одной почки; во-вторых, имеют место различия между группами листьев и цветков, развившимися из разных почек одного корневища.

Более высокий уровень представляет собой индивидуальная изменчивость (между особями в пределах выборки из одного водоема).

Как следует из табл. I, амплитуды индивидуальной изменчивости морфологических признаков меньше, чем амплитуды эндогенной изменчивости их; в некоторых случаях наблюдается близость соответствующих коэффициентов вариации.

Нами показано, что в пределах особи изменчивость признаков листьев в большой степени обусловлена различиями между группами листьев, развившимися из разных почек одного корневища. Эти различия могут быть обусловлены разнообразием среди, и в этом случае хорошо развитое у кувшинковых вегетативное размножение, обеспечивающая более полное освоение среди обитания, должно иметь большое приспособительное значение. Однако, изучение характера указанных различий показало, что они связаны, главным образом, с разным возрастом соответствующих подземных побегов (частей корневища), несущих почки, из которых развивались данные группы листьев. Из почек старых побегов (в возрасте 4 лет и более) развиваются крупные листья, а также генеративные органы; из почек же, находящихся на более молодых побегах (не старше трех лет), развиваются мелкие листья, а генеративных зачатков эти почки не содержат.

Величина изменчивости в пределах групп листьев, развившихся из одной почки, колеблется в довольно широких пределах, но обычно меньше, чем величина изменчивости группы листьев в пределах одного корневища. Величина индивидуальной изменчивости заметно меньше,

Таблица I

Амплитуды эндогенной (в пределах особи) и индивидуальной (в пределах выборки) изменчивости признаков листьев кувшинковых (коэффициенты вариации, С, %)

Признаки	Эндогенная изменчивость		Индивидуальная изменчивость
	Границы амплитуд С	Средние значения С	
Кувшинка чистоцветная (Ургинское водохранилище)			
Длина листа	10,1-46,0	26,9	12,8
Ширина листа	10,5-48,2	27,6	11,9
Толщина черешка	8,3-56,2	27,9	14,3
Коэффициент изгиба внутренних сторон лопастей листа	16,8-36,5	24,9	9,4
Кубышка жёлтая (р. Калиновка)			
Длина листа	5,9-20,7	13,8	13,0
Ширина листа	5,6-18,9	12,8	11,7
Толщина черешка	10,6-21,0	15,3	10,4
Коэффициент изгиба внутренних сторон лопастей листа	10,3-33,6	18,0	11,1

чем различия между группами листьев в пределах корневища и близка величина изменчивости листьев в пределах одной такой группы или несколько меньше её.

## 2. Индивидуальная изменчивость морфологических признаков

Полученные нами данные показали, что значения коэффициентов вариации большинства морфологических признаков кувшинки и кубышки близки соответствующим показателям у наземных растений, как древесных, так и травянистых (для сравнения использованы данные С.А. Мамаева, З.Д. Зайцевой, 1974; Л.Ф. Семерикова, 1976; Г.И. Тарпис, 1980).

и др.). Относительно высокую степень изменчивости признаков водных растений, с одной стороны, можно объяснить тем, что, несмотря на слабое влияние в водной среде многих факторов, оказывающих сильное воздействие на растения в наземных местообитаниях (влагность, в определенной мере – температурный режим), в континентальных водоемах все же наблюдается достаточно большая гетерогенность среди (Риклес, 1979; Richerson et al., 1978 и др.). С другой стороны, довольно высокая изменчивость морфологических признаков, очевидно, связана с определенной степенью генетической гетерогенности природных популяций<sup>\*)</sup> кувшинковых.

Сопоставление амплитуд изменчивости признаков вегетативных и генеративных органов показало, что не наблюдается заметных различий в степени изменчивости вегетативной и генеративной сфер. Изменчивость мерных признаков в большинстве случаев заметно ниже, чем изменчивость счетных признаков, характеризующих количество одноименных органов (плавающих листьев и цветков), но почти не отличается от изменчивости счетных признаков, характеризующих количество одноименных частей цветка (лепестков, тычинок, плодолистиков).

Для кувшинковых в большинстве случаев характерная признакоспецифичность изменчивости; многие признаки варьируют примерно на одинаковых же уровнях у обоих изученных видов. Отдельные случаи видоспецифичности можно объяснить с точки зрения различной биологической значимости соответствующих признаков для растений этих видов, принадлежащих к двум разным родам.

### 3. Корреляционные структуры

Изучены особенности корреляционных плеяд признаков обоих видов. Отмечено, что плеяды признаков генеративных органов различаются, очевидно, в связи с биологической спецификой изученных видов.

<sup>\*)</sup> Популяцией в данной работе условно называется население одного водоема.

#### 4. Экологическая изменчивость морфологических признаков

Изучалось влияние на изменчивость морфологических признаков комплекса экологических факторов в водоеме в целом; отдельно исследовалось воздействие на вариацию признаков степени проточности водоема.

Работа проводилась в Зауралье, в подзоне предлесостепенных сосновых и березовых лесов. Выборки кувшинки взяты из 6 водоемов, кубышки - из 7 водоемов. Обследование водоемов в зависимости от их проточности разделено на три группы: непроточные - старицы, затопленный карьер; проточные - реки; промежуточный тип - пруды-юдохранилища.

Материал обрабатывался методом иерархического дисперсионного анализа. Оценивались, с одной стороны, различия между выборками из разных групп водоемов, обусловленные разной степенью проточности и связанными с ней гидрологическими и гидрохимическими особенностями водоемов (фактор В). С другой стороны, оценивались различия между выборками из водоемов, входящих в одну группу, связанные со спецификой экологической обстановки в отдельных водоемах (за исключением степени проточности), а также - с разным происхождением растений отдельных выборок (фактор С). Фактор Е связан с индивидуальной изменчивостью растений, а также с вариацией за счет ошибки измерений.

Как показали результаты анализа, подавляющему большинству признаков кувшинки чистобелой и кубышки желтой свойственна большая изменчивость под влиянием фактора С (у кувшинки таких признаков 23 из 27 изученных, у кубышки - 22), которая обусловлена экологической спецификой водоемов (а также различным происхождением их насаждений). В связи с этим, очевидно, можно предполагать большую пластичность морфологической организации кувшинковых по отно-

шении к комплексу экологических факторов водной среды.

Наряду с этим небольшое количество признаков (4 у кувшинки, 2 у кубышки) обнаружило достоверную зависимость от степени проточности водоема и связанных с ней параметров среды (фактор В). Наблюдается уменьшение значений почти всех этих признаков по мере увеличения степени проточности. При этом, по нашим и литературным данным (Heslop-Harrison, 1955; Pip, 1980 и др.), кувшинковые значительно реже встречаются в текучих водах, чем в непроточных и слабопроточных водоемах; это, в первую очередь, касается растений рода *Nymphaea* L. Таким образом, повышение степени проточности, очевидно, неблагоприятно для кувшинковых. Хотя в изученных популяциях сильных морфологических изменений при усилении проточности не обнаружено, включение в анализ выборок из водоемов с более высокими скоростями течения (более 8 см/сек. для кувшинки и 30 см/сек для кубышки), а также увеличение числа изучаемых выборок, очевидно, должно способствовать более заметному проявлению изменений морфологической организации.

Изучение структуры изменчивости показало, что вклад в общую вариацию факторов В и С, как правило, заметно ниже, чем вклад фактора Е. Таким образом, изменчивость в пределах выборки из одного водоема заметно больше, чем межпопуляционная изменчивость.

## 5. Географическая изменчивость морфологических признаков

Оценивались различия между популяциями из водоемов, расположенных в разных ботанико-географических и физико-географических районах: в Предуралье, на территории островной Красноуфимской лесостепи; в горной полосе Урала, в подзоне южной тайги; в Зауралье, в подзоне предлесостепенных сосновых и березовых лесов<sup>\*)</sup>. Эти раз-

<sup>\*)</sup> Ботанико-географическое районирование приводится по П.Л.Горчаковскому (1968).

личия обусловлены, в первую очередь, разницей в климатических условиях (фактор А), их можно рассматривать как проявление географической изменчивости внутри видов. Различия же между выборками из водоемов, расположенных в пределах одного района, связаны с разницей в экологической обстановке в конкретных водоемах, а также с различным происхождением населяющих их растений (фактор С). Фактор Е связан с индивидуальной изменчивостью, а также с вариацией за счет ошибки измерений.

Как показали результаты анализа (табл.2), подавляющее большинство признаков (у кувшинки 25 из 27 изученных, у кубышки - 23) обнаруживает заметную изменчивость под влиянием фактора С, связанную с разницей в условиях обитания, а также в происхождении населения различных водоемов. Эта закономерность отмечалась нами в разделе 4. В то же время географическая изменчивость (под действием фактора А) обнаружена только для 8 признаков у кувшинки и для 5 признаков у кубышки. Слабую выраженную географическую изменчивость, особенно по сравнению с экологической (под влиянием фактора С), очевидно, можно связать с особенностями гидрофитов как своеобразной группы растений. Влияние таких важных для наземных растений климатических факторов (в значительной степени обуславливающих географическую изменчивость), как температурный режим и влажность, в водной среде либо полностью отсутствует, либо сильно ослаблено. Первостепенное значение здесь приобретают факторы экологического плана - глубина, скорость течения, характер грунта, содержание в воде биогенных веществ и кислорода. Таким образом, варьирование абсолютных значений морфологических признаков водных растений, в частности кувшинковых, в большой степени должно быть обусловлено особенностями экологической обстановки в водоемах и выражаться в заметной экологической изменчивости признаков, наряду с ослаблением географической изменчивости их.

Таблица 2

Структура изменчивости некоторых морфологических признаков кувшинковых под действием географических факторов (A) и экологических факторов и происхождения растений (C)  
(по данным иерархического дисперсионного анализа)

Признаки	Кувшинка чистобелая			Кувшинка желтая		
	Вклад фактора A, %	Вклад фактора C, %	Вклад фактора E, %	Вклад фактора A, %	Вклад фактора C, %	Вклад фактора E, %
Количество листьев, развившихся из одной почки	-	12,6 <sup>***</sup>	87,4	-	45,7 <sup>***</sup>	54,3
Количество цветков, развившихся из одной почки	25,8 <sup>***</sup>	3,0 <sup>**</sup>	71,2	-	8,9 <sup>***</sup>	91,1
Длина листа	-	30,0 <sup>***</sup>	70,0	-	21,3 <sup>***</sup>	78,7
Толщина черешка	-	8,1 <sup>***</sup>	91,9	-	14,9 <sup>***</sup>	85,1
Диаметр цветка	20,2 <sup>*</sup>	4,6 <sup>***</sup>	75,2	-	-	100,0
Количество лепестков	-	18,2 <sup>***</sup>	81,8	-	16,1 <sup>***</sup>	83,9
Длина наружного лепестка	-	6,6 <sup>***</sup>	93,4	-	4,7 <sup>*</sup>	95,3
Количество тычинок	-	16,3 <sup>***</sup>	83,7	-	35,3 <sup>***</sup>	64,7
Длина наружной тычинки	17,3 <sup>*</sup>	7,1 <sup>***</sup>	75,6	23,3 <sup>*</sup>	3,8 <sup>*</sup>	72,9
Количество плодо-листиков	-	23,1 <sup>***</sup>	76,9	22,2 <sup>*</sup>	4,5 <sup>*</sup>	73,3
Диаметр завязи	8,1 <sup>*</sup>	-	91,9	28,5 <sup>*</sup>	5,6 <sup>***</sup>	65,9

Изучение характера изменчивости признаков, обнаруженных зависимость от географических факторов, показало, что у обоих видов наблюдается уменьшение параметров цветка, а у кувшинки чистобелой также и размеров тычинок при переходе от предуральских популяций к Зауральским. Вероятно, это связано с более суровыми при-

ж.) Уровень значимости 5%.

и.) Уровень значимости 1%.

родно-климатическими условиями в Зауралье (более суровой малоснежной зимой с низкими температурами воздуха и почвы; менее благоприятным температурным режимом в водной среде в конце лета и осенью, в период закладки цветочных зачатков).

Исследование структуры изменчивости показало, что суммарный вклад факторов А и С, обуславливающих межпопуляционную изменчивость, в общую вариацию морфологических признаков в подавляющем большинстве случаев не превышает 30% (табл.2). Соответственно, доля фактора Е, связанного с индивидуальной вариацией, значительно больше – как правило, не ниже 70%. Эта закономерность уже отмечалась нами в разделе 4.

Обобщая изложенное в разделах I-5, отметим, что нами был изучен следующий ряд форм внутривидовой изменчивости морфологических признаков: эндогенная (в пределах особи) – индивидуальная (в пределах выборки из одной популяции) – экологическая и географическая (межпопуляционная). Изучение структуры изменчивости (табл.3), а также сопоставление уровней эндогенной, индивидуальной и межпопуляционной изменчивости (табл.1, 3) показало, что изменчивость в пределах особи превышает вариацию в пределах выборки из одной популяции, а та, в свою очередь, значительно больше, чем межпопуляционная изменчивость. Таким образом, наибольшее разнообразие значений морфологических признаков наблюдается на более низких уровнях внутривидовой организации.

## 6. Изменчивость биохимических признаков

Проводилось изучение качественного состава и содержания некоторых флавоноидных пигментов в плавающих листьях кувшинки чисто-белой в период цветения.

Между отдельными выборками не обнаружено различий в каче-

Таблица 3

Амплитуды индивидуальной и межпопуляционной изменчивости некоторых морфологических признаков кустинки чистобелой<sup>\*)</sup>  
(коэффициенты вариации, %)

Признаки	Индивидуальная изменчивость	Межпопуляционная изменчивость	
		экологическая	географическая
Количество листьев, вышедших из одной почки	35,0-72,9	20,8-26,3	16,7
Количество цветков, вышедших из одной почки	16,4-96,0	7,0-32,1	42,9
Длина листа	11,0-21,9	9,1-16,0	2,5
Диаметр цветка	13,2-26,6	2,5-23,3	11,9
Количество лепестков	8,2-17,3	1,9-11,6	6,8
Длина наружного лепестка	9,5-16,1	1,4-15,7	5,4
Количество тычинок	8,0-18,3	4,7-11,0	5,7
Длина наружной тычинки	9,9-15,6	4,0-13,2	6,6
Количество плодолистиков	11,5-19,5	3,6-13,0	11,4
Диаметр завязи	12,6-29,0	2,4-18,0	6,1

ственном составе флавоноидов. Однако, установлены достоверные межпопуляционные различия в содержании флавоноидов, обусловленные экологической спецификой водоемов, а также различным происхождением их населения. Влияние этих факторов существенно и для подавляющего большинства морфологических признаков. Однако, у изученных биохимических признаков вклад межпопуляционных различий в общую вариабельность высок и не уступает вкладу индивидуальной изменчивости, а порой и превышает его.

\*)

Аналогичное соотношение амплитуд индивидуальной и межпопуляционной изменчивости морфологических признаков наблюдается у кустинки желтой.

В целом, наблюдается определенное сходство закономерностей внутривидовой изменчивости биохимических и морфологических признаков.

### 7. Некоторые особенности дифференциации популяций кувшинковых в пределах изученной территории

Дифференциация популяций кувшинковых изучалась с помощью канонического анализа, по совокупности следующих морфологических признаков: количество плавающих листьев и количество цветков, развившихся из одной почки корневища к моменту наблюдения, длина пластинки плавающего листа, диаметр цветка, количество лепестков, тычинок, плодолистиков, длина наружного лепестка, длина внутренней тычинки, диаметр завязи. У кубышки желтой в анализ включались те же признаки, кроме количества цветков. Обработаны выборки из 15 популяций кувшинки и 14 популяций кубышки.

Для обоих видов показана четкая дифференциация их популяций в зависимости от степени проточности водоема. При этом у кувшинки выборки распадаются на три группы, соответствующие озерам, водохранилищам, рекам. У кубышки выделяются две группы: выборки из озер и выборки из водохранилищ и рек.

В географическом плане дифференциация популяций выражена довольно ясно. Выделяются группы предуральских и зауральских популяций; особенно хорошо обособлены популяции из горной полосы.

Изоляция водоемов, связанная с принадлежностью их к различным речным системам, практически не влияет на дифференциацию популяций.

## ГЛАВА 5. СПЕЦИФИКА РАЗВИТИЯ КУВШИКОВЫХ В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ

Нами были поставлены опыты по выращиванию кувшинки чистобелой и кубышки желтой из семян и отрезков корневищ.

При вегетативном размножении с помощью отрезков корневищ в I-й год после посадки цветут не все растения, развившиеся из черенков; наблюдается также некоторое запаздывание массового развития плавающих листьев и начала цветения, по сравнению с растениями, находившимися в естественных условиях, а также по сравнению с особями, пересаженными в водоем целиком. Однако, в последующие годы эти различия стираются.

Изучение специфики семенного размножения показало, что у кувшинки чистобелой всхожесть семян после стратификации значительно больше, чем у кубышки желтой (соответственно 80-100 и 35-65%). Оптимальной является стратификация при температуре от 0 до +5<sup>0</sup>С, причем, как правило, для стратификации достаточно 3-4 недель.

Наблюдения за развитием проростков показали, что плавающие листья у кувшинки в условиях культуры в закрытом грунте начинают появляться через 5-8 месяцев после прорастания семени; цветение у ряда особей начинается уже в возрасте 1,5 лет. Растения дают полноценные семена со всхожестью до 90%.

В целом, семенное размножение кувшинковых более длительно и трудоемко, чем выращивание их из отрезков корневищ. Однако, оно позволяет получить большее количество новых растений и является более приемлемым с точки зрения охраны природных популяций.

### ВЫВОДЫ

Основные результаты проведенных исследований заключаются в следующем:

1. Кувшинковые на территории Среднего Урала представлены следующими видами: *Nymphaea candida* J. et C.Presl. - Кувшинка чистобелая, *Nymphaea tetragona* Georgi - Кувшинка четырехгранная (малая), *Nuphar lutea* (L.) Smith. - Кубышка жалтая, *Nuphar pumila* (Timm.) DC - Кубышка малая. Возможно также наличие вида *Nuphar x intermedia* Ledeb. - Кубышка средняя. Уточнен характер современного распространения этих видов.

2. Экология и биология кувшинковых на Урале и в других природно-географических районах нашей страны во многом сходна, что, очевидно, связано с азональным характером водной флоры. Между видами разных родов нет резких различий в требованиях к среде обитания; отмечено, что кубышка, по сравнению с кувшинкой, способна переносить более высокие скорости течения. Разработана классификация экотопов кувшинковых на Среднем Урале (на основе степени проточности водоемов).

3. Выделен ряд водоемов, которые могут служить природными резерватами изученных видов. Особого внимания заслуживают также старые заводские пруды-водохранилища, которые характеризуются крупными скоплениями кувшинковых и испытывают в то же время сильное антропогенное воздействие.

4. Изучение специфики внутривидовой изменчивости кувшинковых показало принципиальную общность основных закономерностей изменчивости высших водных растений, представителями которых являются кувшинковые, и цветковых растений, населяющих наземную среду. Отмечено проявление у водных растений тех же форм изменчивости (эндогенной, индивидуальной, экологической, географической), одинаковые уровни изменчивости соответствующих морфологических признаков, аналогичная структура изменчивости (соотношение различных ее форм).

5. Для морфологических признаков изученных видов характерна

высокая эндогенная изменчивость (в пределах особи); особенно велики различия между группами листьев, развившимися из разных почек одного корневища. Эти различия носят закономерный характер и связаны, главным образом, с возрастом соответствующих подземных побегов (частей корневища), несущих почки, из которых развились даннные группы листьев.

Величина изменчивости в пределах группы листьев, развившихся из одной почки, колеблется в довольно широких пределах, но обычно меньше, чем различия между группами листьев в пределах одного корневища.

6. В отношении индивидуальной изменчивости отмечено отсутствие резких различий в вариабельности признаков вегетативных и генеративных органов; повышение вариабельности некоторых счетных признаков (количество одноклеточных органов растения) по сравнению с мерными; наличие в большинстве случаев признакоспецифичности изменчивости.

7. Исследование межпопуляционной изменчивости показало, что различия между водоемами, расположенными в одном и том же ботанико-географическом районе, оказывают значительное влияние на подавляющее большинство морфологических и на биохимические признаки кувшинковых. Эти различия, очевидно, обусловлены экологическими особенностями водоемов, а также разницей в происхождении их населения.

8. Географическая изменчивость морфологических признаков кувшинковых проявляется в небольшой степени, что, вероятно, связано с особенностями гидрофитов как своеобразной в экологическом отношении группы растений. Показано уменьшение значений ряда признаков аланцея и гинцея при переходе от предуральских популяций к зауральским.

9. По мере перехода от эндогенной изменчивости (в пределах особи) к индивидуальной (между особями в пределах популяции) и далее к межпопуляционной (экологической и географической) наблюдается уменьшение изменчивости морфологических признаков. Для эндогенной формы характерны, главным образом, средний, повышенный, высокий уровень изменчивости, для индивидуальной - низкий, средний, повышенный, для межпопуляционной - низкий и средний.

10. Дифференциация популяций кувшинковых по комплексу морфологических признаков в пределах изученной территории обусловлена степенью проточности водоемов, которые они населяют, а также принадлежностью водоемов к определенным ботанико-географическим и ландшафтным регионам. Принадлежность водоемов к различным речным системам не сказывается на дифференциации популяций.

II. В ходе изучения особенностей культивирования уральских кувшинковых показано, что их можно размножать как вегетативно (отрезками корневищ), так и семенным путем. При этом первый способ менее трудоемок и позволяет быстрее получить результаты, но второй предпочтительнее с точки зрения увеличения численности потомства и сохранения природных популяций.

#### Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Озерская Е.С. Изменчивость морфологических признаков в популяциях двух видов семейства Кувшинковые на Среднем Урале.- В кн.: Исследование форм внутривидовой изменчивости растений. Свердловск, 1981, с.110-116.

2. Васильева Е.С. О введении в культуру Кувшинковых Урала.- В кн.: Интродукция и акклиматизация декоративных растений. Свердловск, 1982, с.122-128.

3. Васылова Е.С. Экологические особенности кувшинковых и некоторые вопросы их охраны.- В кн.: Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. Куйбышев, 1982, с.131-137.

4. Васылова Е.С. Особенности внутривидовой морфологической изменчивости высших водных растений (на примере видов сем.Кувшинковых).- В кн.: Тезисы докл. Второго совещания гидробиологов Урала, ч. I. Пермь, 1983, с.17-19.

5. Мамаев С.А. , Васылова Е.С. Морфологическая изменчивость видов семейства *Nymphaeaceae* на Среднем Урале.- Ботан. журнал, 1983, т.68, №8, с.1089-1094.

*E. Vasyl'eva*

НС 19239 ПОДПИСАНО К ПЕЧАТИ 22/1Х 1983 г. ФОРМАТ 60x84 1/16  
ОБЪЕМ 1,0 ЛЕЧ.Л. ТИРАЖ 100 ЗАКАЗ 1800  
ЦЕХ № 4 ОБЪЕДИНЕНИЯ "ПОЛИГРАФИСТ",  
СВЕРДЛОВСК, ТУРГЕНЕВА, 20