

УДК 575. 85: 633. 39 (282. 256. 67)

## ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРАТЕГИЯ *BECKMANNIA SYZIGACHNE* (STEUD.) FERN – ВИДА ДОМИНАНТА ПРИБРЕЖНО-ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЛЕНО-ВИЛЮЙСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ

© 2012 А.И. Федорова, М.М. Черосов

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск

Поступила в редакцию 14.05.2012

Впервые проведены популяционные исследования ценопопуляций *Beckmannia syzigachne* в условиях Лено-Виллюйского междуречья. Изучены жизненные стратегии и изменчивость морфологических признаков, на основе которых получены первые сведения о поведении изучаемого вида.

Ключевые слова: онтогенетическая стратегия, морфологическая изменчивость, ценопопуляция

Существует ряд подходов к выявлению и описанию стратегий жизни растений. На данный момент наиболее популярной является система Раменского-Грайма, в которой выделяют три первичных типа стратегии: С – конкуренты (виоленты), S – стресс-толеранты (пациенты) и R – рудералы (эксплеренты) и четыре переходных вторичных типов стратегий – CS, CR, SR, CRS [1]. Для оценки стратегий жизни растений все чаще используют подход, включающий анализ характера реагирования на стресс на организменном и популяционном уровнях. В соответствии с этим подходом нами был изучен доминирующий вид прибрежно-водной растительности Лено-Виллюйского междуречья – *Beckmannia syzigachne*. *Beckmannia syzigachne* – многолетнее травянистое растение, корневищно-рыхлокустовое, гемикриптофит, мезогигрофит. Хорошо поедается в сене и на пастбищах всеми видами скота. Один из ценнейших кормовых злаков. В Якутии произрастает во всех районах на сырых и заболоченных лугах, по берегам рек и озер, на приречных песках и лугах повышенного увлажнения [2].

**Цель исследования:** на основе морфометрических параметров изучить онтогенетическую стратегию *Beckmannia syzigachne* в условиях Лено-Виллюйского междуречья.

Материал собран в окрестностях с. Сюльцы Нюрбинского улуса. Всего исследовано 5 ценопопуляций (ЦП), которые отличаются по увлажнению, видовому составу и по степени антропогенного воздействия. Распространение изучаемых ЦП по сообществам и оценка фитоценозов по экологическим шкалам представлено в таблице 1. По фактору увлажнения изученные сообщества встречаются от сухолугового (34,1% ЦП, 53-63 ступени) до влажнолугового (45,9% ЦП, 64-76 ступени) увлажнения, по фактору богатства засоленности

занимают местообитания с довольно богатыми почвами (56,9% ЦП, 10-13 ступени) [3]. Для сравнения исследуемых ЦП по морфометрическим параметрам от каждой из них случайным образом отбирали по 30 растений среднеговозрастного генеративного состояния (g2), у которых измерялись 16 морфологических параметров вегетативных и репродуктивных органов. Для каждого признака определяли среднее арифметическое значение, ошибку, среднее квадратичное отклонение, коэффициент вариации. Уровни варьирования признаков приняты по Г.Н. Зайцеву [4]: CV более 20% – высокий, 11-20% – средний, CV ниже 10% – низкий. Согласованную изменчивость и характер изменчивости признаков в зависимости от условий окружающей среды определена по Н.С. Ростовской [5]. Онтогенетические тактики развития органов изучены по Ю.А. Злобину [6], А.Р. Ишбирдину, М.М. Ишмуратовой [7, 8]. Определение онтогенетической стратегии выживания вида производилась по характеру изменения морфологической целостности растений, оцениваемого по коэффициенту детерминации признаков (как среднего значения квадратов коэффициентов по парной корреляции всех признаков –  $R^2_{ch}$ ) на экоклинне [8]. Полученные данные обработаны вариационно-статистическими методами с использованием пакета программ EXCEL и STATISTICA.

**Результаты исследования.** В исследованных ценопопуляциях амплитуда изменчивости средних значений морфологических показателей была довольно высокой по ряду размерных и количественных признаков. Наиболее варьирующими морфологическими параметрами являются такие признаки как длина и ширина 1-го листа CV (21,37-29,22; 20,30-40,32% соответственно), длина нижней веточки в соцветии CV (33,97-55,67%). Средним уровнем варьирования характеризуются такие признаки как число листьев CV (13,76-20,29%), длина влагалища 1-го листа CV (15,86-24,56%), длина и ширина 2-го листа CV (14-22,75%; 13,39-28,76%), длина и ширина 3-го листа CV (14,22-23,24%; 14,6-30%),

Федорова Александра Ивановна, младший научный сотрудник лаборатории биологии луговых растений. E-mail: nyrba\_nps@mail.ru

Черосов Михаил Михайлович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории биологии луговых растений. E-mail: cherosov@mail.ru

длина влагалища 3-го листа CV (17,87-33,74%), длина соцветия CV (17-28,66%). Низким уровнем варьирования характеризуются: высота

побега CV (10,1-13,83%) и количество узлов CV (10,7-17,62%).

**Таблица 1.** Экологическая оценка мест произрастания ценопопуляций *Beckmannia syzigachne* по экологическим шкалам (по [3])

Экологические показатели Название сообществ	Балл по увлажнению	Балл по богатству почв - засолению	Роль в сообществе	Состояние виталитета	Степень антропогенной нагрузки
1. Осоково-бекманниевый влажный луг (приозерный)	71,2	12,8	доминант	благопр	отсутств.
2. Лисохвостно-ячменный сухой луг (опушка листовенничного леса)	65,3	13,0	содомин.	неблагопр	средняя
3. Лисохвостно-пырейный сухой луг (алас)	63,5	12,7	спутник	неблагопр	сильная
4. Бекманниев-осоковый влажный луг (опушка елового леса)	71,2	12,7	содомин.	неблагопр	средняя
5. Пырейно-бескильницевый (песчаный берег)	64,3	13,1	спутник	неблагопр	средняя

В благоприятных условиях (ЦП 1) у *Beckmannia syzigachne* наблюдается рост и увеличение основных морфологических признаков таких как, число листьев, ширина листа, длина соцветия и число веточек в соцветии. Коэффициент вариации (CV) морфологических признаков *Beckmannia syzigachne* в ценопопуляциях изменяется от 11,45 до 36,49%. Коэффициент детерминации ( $R^2_{ch}$ ) колеблется от 0,05 до 0,23. Н.С. Ростовской [5] показано, что в характере варьирования определенных признаков в зависимости от условий окружающей среды существуют некоторые общие закономерности, что позволяет использовать их в качестве системных индикаторов, объединяя при этом в группы по особенностям общей и согласованной изменчивости. По результатам исследования у *Beckmannia syzigachne* выявлены 4 признака-индикатора:

1) Эколого-биологическими индикаторами адаптивной изменчивости организма, отражающим согласованную изменчивость особи в неоднородной среде, являются такие признаки как длина и ширина 1-го листа, длина нижней веточки в соцветии. Эти признаки характеризуются высокими показателями коэффициента вариации (CV) 36,49 % и коэффициента детерминации ( $R^2_{ch}$ ) 0,23, наиболее изменчивыми и зависят от внешних факторов.

2) Ключевыми признаками, определяющими общее состояние системы и выступающими как биологические индикаторы, являются высота побега, длина верхнего междоузлия, длина и ширина 2-го листа, длина влагалища 1-го и 2-го листьев, длина соцветия, которые характеризуются самыми высокими среди изученных признаков показателями коэффициентов детерминации ( $R^2_{ch}$  0,14-0,22) и относительно низкими значениями коэффициента вариации (CV 12,12-20,03%).

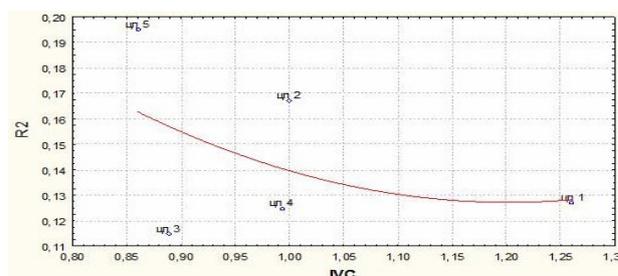
3) К третьей группе признаков с низкой общей и согласованной изменчивостью отнесены такие признаки, как количество узлов, число листьев и число веточек в соцветии. Эти признаки могут

выступать как генетические индикаторы и обладающие относительной автономностью и мало зависят от внешних условий.

4) В качестве экологических индикаторов могут выступать такие признаки как ширина и длина влагалища 3-го листа. Эти признаки наиболее изменчивы и характеризуются высокими коэффициентами вариации (CV 24-27%), при низких значениях коэффициентов детерминации ( $R^2_{ch}$  0,05-0,10).

С помощью показателя изменения морфологической целостности растений в природных ценопопуляциях определили онтогенетическую стратегию выживания вида. С ухудшением условий наблюдается повышение развития морфологических признаков и усиление морфологической интеграции от 0,11 – ЦП 3 до 0,19 – ЦП 5. По онтогенетической стратегии объект исследования характеризуется защитной стратегией, которая является формой проявления устойчивости и способности сохранять свое место в сообществах, и при неблагоприятных изменениях среды способствует выживанию.

Оценка жизненности ценопопуляции *Beckmannia syzigachne* по размерному спектру показала, что наиболее максимальные показатели IVC отмечены в ЦП 1 – 1,26, наименьшие показатели IVC отмечены в ЦП 5 – 0,85.



**Рис. 1.** Тренд онтогенетической стратегии ценопопуляции *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern (по оси абсцисс – IVC индекс виталитета, по оси ординат  $R^2_{ch}$  коэффициент детерминации)

Как известно, приспосабливаясь к различным условиям обитания, ценопопуляции растений вырабатывают определенный уровень изменчивости признаков особей как форму тактики, которая им может обеспечить, наиболее полную реализацию онтогенетической программы. По уровню варьирования на эколого-ценотическом градиенте у *Beckmannia syzigachne* выявлены 3 типа онтогенетических тактик: дивергентная, конвергентная и тактика стабилизации. С нарастанием стресса уменьшаются такие параметры как высота генеративного побега, длина верхней междоузлия, длина и ширина 2-го листа, длина влагалища 2-го листа, ширина и длина влагалища 3-го листа (конвергентная тактика), а такие признаки как длина соцветия и длина нижней веточки наоборот увеличиваются (дивергентная тактика). Остальные признаки относятся к тактике стабилизации.

#### Выводы:

1. У *Beckmannia syzigachne* выявлено 4 группы признаков-индикаторов: эколого-биологические, биологические, генетические и экологические. Наиболее изменчивыми признаками являются длина и ширина 1-го листа, длина нижней веточки, наименее изменчивыми признаками количество узлов, число листьев, число веточек, длина 3-го листа.

2. По индексу виталитета наиболее благоприятным для роста и развития у *Beckmannia syzigachne* был отмечен приозерный участок ЦП 1 (IVC – 1,26), наименее благоприятным – песчаный берег ЦП 5 (0,85). Можно сказать, что *Beckmannia syzigachne* очень пластичный вид, предпочитает влажнолуговые условия, но может произрастать и в сухолуговых условиях.

3. Установлена защитная онтогенетическая стратегия *Beckmannia syzigachne*, которая на данный момент может быть определена как R-тип, виды в изученных ЦП присущи черты эксплерентности.

4. Выявлены 3 типа онтогенетических тактик: дивергентная, конвергентная и тактика стабилизации. В результате этих тактик в условиях нарастания стресса *Beckmannia syzigachne* уменьшает свою вегетативную сферу и стабилизирует генеративные параметры.

Все выводы являются предварительными, так как при увеличении количества ценопопуляций в различных иных условиях выводы могут измениться. Но в целом ценопопуляции вида вполне закономерно ведут себя как организмы, адаптированные в условиях увлажнения и антропогенной нагрузки.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Миркин, Б.М. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций) / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова. – Уфа, 1998. 413 с.
2. Определитель высших растений Якутии. – Новосибирск, 1974. С. 68.
3. Троева, Е.И. Экологические шкалы флоры и микобиоты Якутии / Е.И. Троева, А.А. Зверев, А.Ю. Королук, М.М. Черосов // Флора Якутии: Географический и экологический аспекты. – Новосибирск: Наука, 2010. С. 114-150.
4. Зайцев, Г.Н. Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1973. 256 с.
5. Ростова, Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. – СПб., 2002. 303 с.
6. Злобин, Ю.А. Принципы и методы ценотических популяций растений. – Казань. 1989. 146 с.
7. Ишбирдин, А.П. Об онтогенетических тактиках *Rhodiola iremelica* / А.П. Ишбирдин, М.М. Ишмуратова // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Сб. тез. докл. VI Всерос. популяц. семинара (2-6 декабря 2002). – Нижний Тагил, 2002. С. 76-78.
8. Ишбирдин, А.П. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений / А.П. Ишбирдин, М.М. Ишмуратова // Методы популяционной биологии. Сборник материалов VII Всерос. популяц. семинара (16-21 февраля 2004). – Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 113-120.

## ONTOGENETIC STRATEGY OF *BECKMANNIA SYZIGACHNE* (STEUD.) FERN – DOMINANT SPECIES OF COASTAL-WATER VEGETATION AT LENA-VILYUY INTERFLUVE

© 2012 A.I. Fedorova, M. M. Cherosov

Institute of Cryolithozone Biological Problems SB RAS, Yakutsk

For the first time population researches of *Beckmannia syzigachne* cenopopulations in the conditions of Leno-Vilyuy Interfluvium are carried out. Biotic strategy and variability of morphological parameters, on the basis of which the first data on behavior of studied species are received, are studied.

Key words: *ontogenetic strategy, morphological variability, cenopopulation*

Alexandra Fedorova, Minor Research Fellow at the Laboratory of Meadow Plants Biology. E-mail: nyrba\_nps@mail.ru

Mikhail Cherosov, Doctor of Biology, Leading Research Fellow at the Laboratory of Meadow Plants Biology. E-mail: cherosov@mail.ru