

УДК 631. 86: (581. 4: 633. 16)

**ВЛИЯНИЕ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ И КОРРЕЛЯЦИИ
МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ЯЧМЕНЯ КОРОТКООСТОГО
(*HORDEUM BREVISUBULATUM* (TRIN.) LINK)**

© 2015 А.И. Федорова, Н.В. Барашкова

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск

Поступила в редакцию 22.05.2015

В статье представлены результаты изучения структуры изменчивости морфологических признаков и корреляционных связей между признаками у растений *Hordeum brevisubulatum* в зависимости от уровня минерального питания. Анализ полученных результатов выявил, что во всех изученных вариантах признаки вегетативных органов варьируют на высоком и среднем уровне, а репродуктивные органы на среднем и низком, а сила коррелятивной связи различная, одни имеют между собой сильные связи, а другие средние, слабые или вовсе отсутствуют.

Ключевые слова: морфологическая изменчивость, корреляция, коэффициент вариации

Изучение основных закономерностей внутривидового разнообразия у злаков в разной эколого-фитоценотической обстановке позволяет выявить особенности их адаптации к меняющимся условиям среды, понять специфику и направление морфоадаптивных преобразований, а также установить наиболее ценные формы для хозяйственного использования. Естественные луга аласов Нюрбинского улуса, как и все луга Лено-Вилюйского междуречья, являются основными сенокосными и пастбищными угодьями. Луга с доминированием ячменя короткоостого представляет большую ценность для улучшения естественных и пойменных лугов, является наиболее продуктивным и самовозобновляемым видом, обладает высокой конкурентоспособностью, адаптирован к ограниченному почвенно-климатическим ресурсам криолитозоны и перспективен для введения в культуру. Одним из приемов повышения продуктивности и качества травостоев луговых экосистем является внесение минеральных удобрений. Однако внесение элементов минерального питания в почву ведет к изменению экологических взаимосвязей в системе растений, что может повлиять на проявление морфологических признаков и их изменчивости.

Основным методом оценки целостности популяции является изучение морфологической изменчивости признаков и корреляционной связи между ними. Корреляционная связь – это согласованное изменение двух признаков, отражающее тот факт, что изменчивость одного признака находится в соответствии с изменчивостью другого [1]. Корреляция тех или иных признаков

не является постоянной во времени и пространстве. Для одних пар признаков она устойчива, для других – может закономерно изменяться в зависимости от онтогенетического состояния растений, эколого-ценотической обстановки и действия стрессовых факторов. Поэтому оценка системы скоррелированности основных признаков является индикатором состояния растений [2].

Цель работы: сравнение общей и согласованной изменчивости морфологических признаков и корреляционных связей *Hordeum brevisubulatum* в зависимости от уровня минерального питания.

Объект и методы исследования. Объектом является *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link – многолетнее поликарпическое рыхлокустовое растение с невлагалищным и внутривлагалищным типами возобновления побегов. Вегетативные побеги розеточные генеративные полурозеточные ди-, трициклические. В молодом генеративном состоянии дерновина распадается, образуя клон. В дальнейшем дерновина развивается в форме клона, сначала компактного, затем из разобщенных партикул. Партикулы отличаются друг от друга по совокупности признаков, которые характеризуют их возрастное состояние. Особи вегетативного происхождения отличаются от семенных тем, что имеют одностороннее нарастание дерновины и несут следы связи с материнской особью или с другими партикулами [3]. Произрастает на солонцеватых и солончаковых лугах, галечниках, весьма широко распространено по долинным засоленным лугам, берегам соленых озер, болотам, иногда в луговых степях, зарослях степных кустарников [4].

Исследование было выполнено в 2008 г. на экспериментальном участке Нюрбинского научно-производственного стационара Института биологии СО РАН, расположенного в аласной зоне левобережья Вилюйского бассейна, в 6 км от г. Нюрба (61° 17' с.ш., в.д.). Почва под экспериментальным лугом – мерзлотная

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

Барашкова Наталья Владимировна, доктор сельскохозяйственных наук, ведущий специалист лаборатории биологии луговых растений. E-mail: BNW-07@yandex.ru

черноземно-луговая, слабозасоленная, средне-суглинистая.

Схема опыта. Многолетний полевой эксперимент был заложен в 1974 г., в четырехкратной повторности. Опытный участок разделен на три блока и три яруса. Площадь делянки 330 м². Всего в опыте 144 делянки, площадь под опытом с учетом защитных полос – 4,0 га. По перек делянок наложен фон различного уровня питания растений с дозами (кг/га д.в.): 1 вариант (минимальная доза) – N₆₂P₆₀K₁₁; 2 вариант (средняя доза) – N₂₀₂P₁₇₅K₄₃; 3 вариант (максимальная доза) – N₃₁₈P₃₆₂K₁₃₉; 4 вариант (без удобрения) – контроль. На протяжении всех лет эксперимента удобрения ежегодно вносятся в два срока: весной (2/3 дозы) и после первого укоса (1/3 дозы). Внесение ручное, поделночное. Травостой опыта ежегодно использовались в двух укосном режиме: первый укос, приходящийся на 10 (±3) июля, убирали на сено, второй укос отава.

Для изучения структуры морфологической изменчивости применили методику Н.С. Ростовской [5]. Метод предполагает выявление соотношения общей и согласованной изменчивости признаков. Общая изменчивость измеряется как коэффициент вариации признака (CV). Согласованная изменчивость признака рассчитывается как усредненный показатель коэффициентов детерминации (R^2_m), исследуемого признака со всеми прочими, составляющими признаковое пространство. Для анализа общей и согласованной изменчивости были взяты такие морфологические признаки как: высота растения, количество генеративных и вегетативных побегов, число листьев на генеративном и вегетативном побегах, длина и ширина 1, 2, 3 листьев, длина влагалища 1, 2, 3, листьев, длина соцветия, количество колосков. Проанализировано в каждом варианте по 30 особей среднегенеративного состояния (g^2). Для каждого признака определяли среднее арифметическое значение, ошибку, среднее квадратичное отклонение, коэффициент вариации. Оценка степени варьирования признаков проводилась с помощью коэффициента вариации. Уровни варьирования признаков приняты по Г.Н. Зайцеву: V<10% – низкий, V=11-20% – средний, V> 20% – высокий [6]. Для выявления связей между морфологическими признаками использовали корреляционный анализ. Оценку силы коррелятивной связи проводили по Н.А. Плохинскому: r = 0,25-0,49 – слабая; r=0,50-0,74 – средняя; r=0,75-1,0 – сильная [7]. Жизненность вида изучали по методикам Ю.А. Злобина [1], А.Р. Ишбирдина и М.М. Ишмуратовой [8]. Первичный материал обрабатывали вариационно-статистическими методами (пакет программ STATISTICA 0,7).

Результаты исследования и их обсуждение. Изменчивость признаков изучали во всех вариантах отдельно. По результатам исследования в первом варианте, где минимальная доза

внесения минерального питания отмечено 4 группы признака-индикатора: эколого-биологические, биологические, генетические и экологические.

1) к эколого-биологическим индикаторам адаптивной изменчивости организма, отражающим согласованную изменчивость особи в неоднородной среде, относятся такие признаки как ширина и длина влагалища 3-го листа. Эти признаки характеризуются высокими показателями коэффициента вариации CV (41,27-45,53%) и коэффициента детерминации r^2 (0,09-0,11). Они наиболее изменчивы и зависят от условий среды и влекут за собой согласованные изменения всей морфологической системы организма.

2) ключевыми признаками, определяющими общее состояние системы и выступающими как биологические индикаторы, относятся такие признаки как длина и ширина 1-го листа, длина влагалища 1-го листа, длина и ширина 2-го листа, длина влагалища 2-го листа, длина соцветия, высота растения. Эти признаки характеризуются самыми высокими среди изученных признаков показателями коэффициентов детерминации r^2 (0,09-0,14) и относительно низкими значениями коэффициента вариации CV (13,94-31,45%).

3) с низкой общей и согласованной изменчивостью, отнесены такие признаки как количество генеративных побегов, количество метамеров, количество листьев на генеративном побеге, количество колосков CV (16,50-32,32%), r^2 (0,04-0,08). Эти признаки могут выступать как генетические (таксономические) индикаторы и определяются преимущественно структурными и адаптивными особенностями организма, и мало зависят от условий среды.

4) в качестве экологических индикаторов могут выступать такие признаки как количество вегетативных побегов и длина 3-го листа CV (48,81-63,93%), r^2 (0,04-0,08). Изменчивость этих признаков определяется преимущественно влиянием внешних факторов, изменения которых слабо согласованы с общей системой организма.

Во втором варианте где, средняя доза внесения минерального питания выявлено 3 признака-индикатора:

1) эколого-биологический: к нему относятся длина 3-го листа и длина влагалища 3-го листа CV (33,78-64,35%), r^2 (0,13-0,15).

2) биологический (ключевой) – высота растения, длина 1-го листа, длина, ширина и длина влагалища 2-го листа, длина соцветия и количество колосков в соцветии CV (15,31-36,49%), r^2 (0,11-0,16).

3) генетический (таксономический) – ширина 1-го и 3-го листьев, длина влагалища 3-го листа, количество вегетативных и генеративных побегов, количество листьев на генеративном побеге, количество метамеров CV (24,52 – 36,75 %), r^2 (0,04-0,09).

В третьем варианте, где максимальная доза внесения минерального питания выявлено 4 признака-индикатора:

1) эколого-биологический: длина и ширина и длина влагалища 3-го листа, эти признаки характеризуются высокими показателями коэффициента вариации CV (33,95-57,46%) и коэффициента детерминации r^2 (0,10-0,14).

2) биологический: длина 1-го и 2-го листьев, длина влагалища 1-го и 2-го листьев, количество

колосков, длина соцветия. Эти признаки характеризуются самыми высокими среди изученных признаков показателями коэффициентов детерминации r^2 (0,10-0,16) и относительно низкими значениями коэффициента вариации CV (19,84-32,48%).

Таблица 1. Биометрические параметры и их вариабельность
Hordeum brevisubulatum в исследованных вариантах

Признаки		Варианты опыта			
		1 вариант N ₂₀₂ P ₁₇₅ K ₄₃	2 вариант N ₂₀₂ P ₁₇₅ K ₄₃	3 вариант N ₃₁₈ P ₃₆₂ K ₁₃₉	4 вариант (контроль)
высота растения		<u>88,9±1,83</u> 13,94	<u>93±2,52</u> 15,31	<u>97,7±2,04</u> 11,46	<u>84,4±1,57</u> 13,31
кол-во генеративных побегов		<u>1,06±0,04</u> 27,55	<u>1,13±0,07</u> 24,02	<u>1,23±0,09</u> 42,65	<u>1,13±0,06</u> 31,34
кол-во вегетативных побегов		<u>2,96±0,33</u> 48,81	<u>3,4±0,22</u> 35,25	<u>3,16±0,21</u> 31,64	<u>1,93±0,09</u> 37,67
кол-во листьев на генер. побеге		<u>3,44±0,21</u> 32,32	<u>3,7±0,19</u> 24,52	<u>3,53±0,14</u> 21,61	<u>3,1±0,05</u> 24,90
кол-во метамеров на генер. побеге		<u>3,58±0,12</u> 16,50	<u>3,5±0,11</u> 24,58	<u>3,36±0,11</u> 19,08	<u>3,1±0,05</u> 19,27
1 лист	длина	<u>6,57±0,35</u> 31,08	<u>8,23±0,41</u> 33,70	<u>7,74±0,31</u> 32,48	<u>7,21±0,46</u> 32,66
	ширина	<u>0,49±0,02</u> 31,33	<u>0,56±0,01</u> 28,24	<u>0,56±0,01</u> 29,96	<u>0,28±0,02</u> 30,68
	длина влагалища	<u>5,44±0,30</u> 31,10	<u>7,47±0,71</u> 41,58	<u>6,4±0,19</u> 31,79	<u>5,14±0,22</u> 34,01
2 лист	длина	<u>4,90±0,30</u> 29,86	<u>5,95±0,44</u> 36,49	<u>5,73±0,39</u> 31,84	<u>5,35±0,30</u> 32,63
	ширина	<u>0,48±0,02</u> 23,11	<u>0,51±0,02</u> 26,40	<u>0,51±0,02</u> 24,19	<u>0,36±0,01</u> 24,83
	длина влагалища	<u>7,58±0,48</u> 31,45	<u>9,2±0,70</u> 33,74	<u>8,86±0,44</u> 27,11	<u>7,18±0,26</u> 29,97
3 лист	длина	<u>2,36±0,27</u> 63,93	<u>3,84±0,37</u> 64,35	<u>3,37±0,41</u> 57,46	<u>2,27±0,19</u> 60,85
	ширина	<u>0,32±0,02</u> 45,53	<u>0,39±0,02</u> 36,75	<u>0,35±0,02</u> 42,64	<u>0,23±0,01</u> 41,97
	длина влагалища	<u>10,13±0,83</u> 41,27	<u>12,7±0,64</u> 33,78	<u>12,44±0,80</u> 33,95	<u>10,61±0,37</u> 35,04
длина соцветия		<u>6,31±0,31</u> 23,23	<u>6,98±0,22</u> 20,63	<u>7,3±0,26</u> 19,84	<u>3,48±0,20</u> 22,04
кол-во колосков в соцветии		<u>39,72±1,85</u> 21,22	<u>38,76±1,22</u> 21,45	<u>40,43±1,55</u> 19,86	<u>53,8±2,34</u> 21,08

Примечание: в числителе – средние значения и ошибки от среднего; в знаменателе – коэффициент вариации

3) генетический: высота растения, количество листьев на генеративном побеге, количество метамеров CV (11,46-21,61%), r^2 (0,05-0,08).

4) экологический: количество вегетативных и генеративных побегов, ширина 1-го листа CV (32,48-42,65%), r^2 (0,03-0,06).

В четвертом варианте (контроль) выявлено 3 признака-индикатора:

1) эколого-биологический – длина и ширина 3-го листа CV (60,85-41,97%), r^2 (0,09-0,10).

2) биологический (ключевой) – высота растения, длина влагалища 1-го, 2-го и 3-го листьев, длина соцветия и количество колосков в соцветии CV (13,31-33,95%), r^2 (0,09-0,14).

3) генетический (таксономический) – длина и ширина 1-го листа, длина и ширина 2-го листа, количество вегетативных и генеративных побегов,

количество листьев на генеративном и вегетативном побегах CV (24,90-37,67%), r^2 (0,02-0,08).

В табл. 1 приведены биометрические показатели и их вариабельность *Hordeum brevisubulatum* в исследованных нами экспериментальных площадках. По характеру и степени варьирования морфологических признаков во всех изученных вариантах у *Hordeum brevisubulatum* установлено следующее: морфологические признаки вегетативной, так и репродуктивной сферы данного вида характеризуются широким спектром варьирования, хотя в целом более пластичной является вегетативная сфера.

Самые высокие показатели параметров репродуктивных органов, таких, как длина соцветия, отмечено в третьем варианте, количество колосков в соцветии отмечено в четвертом варианте. Высокие показатели параметров фотосинтетического аппарата: в ней максимальные

показатели длина, ширина и длина влагалища 1-го, 2-го, 3-го листьев отмечены во втором варианте. Во всех вариантах самыми вариабельными с высоким уровнем изменчивости характеризуются длина и ширина 3-го листа (CV 57,4-64,3%; 36,7-45,5% соответственно), количество генеративных и вегетативных побегов (CV 24-42,6%; 31,6-48,8% соответственно). С низкой вариабельностью характеризуется высота растения (CV 11,4-15,3%). Анализ корреляционных связей в исследованных вариантах показал, что число корреляций у *Hordeum brevisubulatum* колеблется от 25 до 41. Так, например, по комплексу организменных признаков во втором варианте доля достоверных реализованных коррелятивных связей между морфологическими признаками составляет 45%. В четвертом варианте реализовано 27% достоверных коррелятивных связей (табл. 2).

Таблица 2. Число разных по силе корреляционных связей между морфологическими признаками вегетативных и репродуктивных органов *Hordeum brevisubulatum*

Вариант	Число разных по силе корреляционных связей					R, %
	всего связей	сильные r 0,75-1,0	средние r 0,5-0,74	слабые r 0,25-0,49	отриц.	
1	32	6	14	12	-	35,16
2	41	2	14	20	5	45,05
3	30	1	15	11	3	33,96
контроль	25	3	6	7	9	27,47

Во всех изученных вариантах у *Hordeum brevisubulatum* сила коррелятивной связи различная, одни имеют между собой сильные связи, а другие средние, слабые или вовсе отсутствуют, последнее отмечены в первом варианте (количество генеративных и вегетативных побегов), и в третьем варианте (количество генеративных побегов) эти признаки не коррелируют ни с одними признаками. В основном преобладают слабые связи. Число сильных связей между признаками

колеблется от 1 до 6, причем больше всего их в первом варианте, где минимальная доза внесения. Средние по силе корреляционные связи наблюдаются во всех вариантах. Отрицательные корреляционные связи между признаками колеблется от 3 до 9, в первом варианте эти связи отсутствуют. Наибольшее количество слабых связей отмечено во втором варианте.

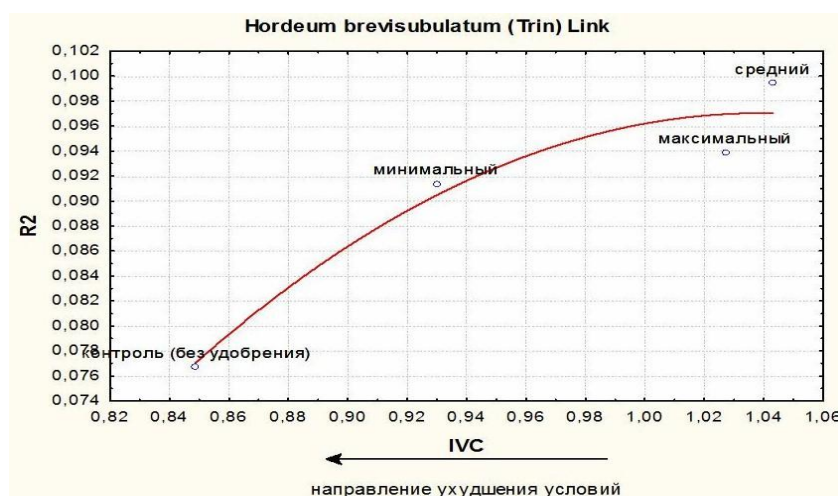


Рис. 1. Оценка жизнестойкости *Hordeum brevisubulatum* (по оси абсцисс – IVC индекс виталитета, по оси ординат R^2 – коэффициент детерминации)

В первом варианте сильно коррелирующими признаками являются длина 1-го листа с длиной 2-го листа (0,88) и с шириной 2-го листа (0,76); ширина 1 листа с длиной влагалища 1-го листа (0,78) и с шириной 2-го листа (0,78); длина влагалища 1-го листа с длиной влагалища 2-го листа (0,84); длина 3-го листа с шириной 3-го листа (0,76). Во втором варианте: длина 1-го листа с длиной 2-го листа (0,78); ширина 1-го листа с длиной влагалища 2-го листа (0,78). В третьем варианте: длина 1-го листа с длиной 2-го листа (0,75). В четвертом варианте: высота побега с длиной влагалища 2-го листа (0,75); длина влагалища 2-го листа с длиной влагалища 3-го листа (0,75); длина соцветия с количеством колосков (0,81).

Оценка жизненности по размерному спектру особей показала, что в наиболее благоприятных условиях находятся растения со средним и максимальным дозами внесения минерального удобрения, где IVC составляет 1,04 и 1,02 (соответственно), в наименее благоприятных условиях находятся растения произрастающие без удобрения, где IVC составляет (0,84) (рис.1).

Выводы: анализ полученных результатов выявил, что во всех изученных вариантах признаки вегетативных органов варьируют на высоком и среднем уровне, а репродуктивные органы на среднем и низком. Ключевыми признаками, определяющими общее состояние растения и выступающими как биологические индикаторы, предлагается рассматривать такие признаки как длина и ширина 1-го и 2-го листьев, длина влагалища 1-го и 2-го листьев, длина соцветия, высота растения. Для анализа благоприятности среды можно использовать количество вегетативных и генеративных побегов, ширина 1-го листа и длина

3-го листа. Внесение минерального питания изменяет средние значения признаков и достаточно влияет на жизненность растений, однако не влияет на степень их варьирования и на корреляционную связь. Сила корреляционной связи зависит от вариабельности. Чем высокая вариабельность, тем сильнее корреляционная связь.

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН ИБПК СО РАН по проекту № 0376 – 2014 – 002 тема 52.1.11. «Разнообразие растительного мира таежной зоны Якутии: структура, динамика, сохранение» Направление 52. «Биологическое разнообразие программы фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2013 – 2020 годы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Злобин, Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Монография. – Сумы, 2009. С. 41-43.
2. Злобин, Ю.А. Принципы и методы ценологических популяций растений. – Казань, 1989. 146 с.
3. Бардонова, Л.К. Большой жизненный цикл ячменя короткоостого // Биол. Науки. 1975. №10. С 61-69.
4. Цвелев, Н.Н. Злаки СССР. – Л.: Наука, 1976. 788 с.
5. Ростова, Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. – СПб., 2002. 303 с.
6. Зайцев, Г.Н. Методика биометрических расчетов. – М.: Наука, 1984. 256 с.
7. Плохинский, Н.А. Биометрия. – М., 1970. 369 с.
8. Ишибирдин, А.Р. Адаптивный морфогенез и эколого-ценологические стратегии выживания травянистых растений / А.Р. Ишибирдин, М.М. Ишмуратова / Методы популяционной биологии. Сборник мат-лов VII Всеросс. популяц. семинара (16-21 февраля 2004). – Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 113-120.

EFFECT OF MINERAL NUTRITION ON VARIABILITY AND MORPHOLOGICAL PARAMETERS CORRELATION OF *HORDEUM BREVISUBULATUM* (TRIN.) LINK

© 2015 A.I. Fedorova, N.V. Barashkova

Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, Yakutsk

The article represents the results of the study of variability structure of morphological parameters and correlation relationship between the parameters of *Hordeum brevisubulatum* in terms of the levels of mineral nutrition. The results state medium and high level of variability of vegetative organs for all studied variants, while the reproductive organs showed medium and low variability level. The correlation relationship ranges from strong to weak or total absence.

Key words: *morphological variability, correlation, variability index*