

Популяционная биология бескильницы якутской (*Puccinellia jacutica* Bubnova)

Population biology of *Puccinellia jacutica* Bubnova

Алексеева Д. А., Кардашевская К. В., Кардашевская В. Е.

Alekseeva D. A., Kardashevskaya K. V., Kardashevskaya V. E.

Северо-Восточный федеральный университет им. М. К. Аммосова, г. Якутск, Россия.

E-mail: dianthuss98@mail.ru, kyunneykardash@mail.ru, kardashevskaya_v@inbox.ru

North-Eastern Federal University named after M. K. Ammosova, Yakutsk, Russia.

Реферат. Установлена динамика демографических признаков, типы ценопопуляций по «дельта-омега», виталитетная и онтогенетическая структура *Puccinellia jacutica* Bubnova. Проведено сравнение популяционных характеристик по административным районам в динамике. Исследования центрально-якутских ценопопуляций *Puccinellia jacutica* показали, что в Амгинском р-не более благоприятны условия для произрастания вида.

Ключевые слова. Виталитет, интегральные показатели, онтогенетическая структура, плотность, типы ценопопуляций по «дельта-омега».

Summary. The dynamics of demographic features, types of «delta-omega» coenopopulations, and the vital and ontogenetic structure of *Puccinellia jacutica* Bubnova are established. The comparison of population characteristics by administrative regions in dynamics is carried out. Studies of the Central Yakut coenopopulations of *Puccinellia jacutica* showed that the conditions for the growth of the species are more favorable in the Amginsky district.

Key words. Density, integral indicators, ontogenetic structure, types of coenopopulations according to “delta-omega”, vitality.

Антропогенное воздействие на пойменные и аласные луга Центральной Якутии ежегодно усиливается (Соломонов, 2000; Аласные ..., 2005). В связи с этим для поддержания и сохранения растительных ресурсов актуален вопрос реальной оценки современного состояния и отслеживание дальнейшего развития популяций луговых видов.

Бескильница якутская (*Puccinellia jacutica* Bubnova) – травянистый рыхлодерновинный галомезофитный поликарпик, эндемик Якутии, приуроченный к остепненным, пойменным, аласным и суходольным лугам с почвами в различной степени солонцеватых или солончаковатых. Этот ценный кормовой злак с высоким содержанием витамина С (62,4 мг%) участвует в сложении фитоценозов как доминант или содоминант (Кононов, 1982; Бубнова, 1988).

Цель работы – изучение демографических особенностей и виталитетного состояния природных центрально-якутских ценопопуляций (ЦП) *Puccinellia jacutica* в динамике. Исследования проводили в 2018–2019 гг. в Намском (бассейн р. Лены) и Амгинском (бассейн р. Амги) районах по общепринятым популяционно-онтогенетическим методам (Уранов, 1975; Ценопопуляции ..., 1976; Жукова, 1995; Глотов, 1998; Животовский, 2001). Как наиболее информативные показатели состояния ЦП использовали демографические индексы: восстановления (Iв), замещения (Iз), старения (Iс), возрастности (Iвоз.) и эффективности (Iэфф.). Для оценки жизнестойкости (виталитета) ЦП использовали методики Ю. А. Злобина (1989), А. Р. Ишбирдина и М. М. Ишмуратовой (2004). Классификация ЦП проведена по Л. А. Животовскому (2001). Показателя увлажнения ЦП выявили по гидротермическому коэффициенту увлажнения (ГТК), установленному по Г. Т. Селянину (Сиротенко, 2012).

Всего изучено 15 ЦП: 4 – в пойменных, 4 – в аласных и 7 в надпойменно-террасных лугах. В каждой ЦП проводили учет организменных признаков у 30 среднегенеративных особей. Набор включал 33 организменных признака: высота особи, число розеточных, полурозеточных и генеративных побе-

гов, число и размеры частей листьев (влагалище и листовая пластинка), длина соцветия, число узлов и колосков в соцветии, длина максимальной веточки соцветия, потенциальная и реальная семенная продуктивность.

В Намском районе проследили динамику развития ЦП разных луговых сообществ в течение двух лет. Следует отметить, что пойменные луга в отличие от аласных, расположенных на коренном берегу, подвергаются весенним паводкам (затопляются в отдельные годы) и интенсивному антропогенному влиянию (выпас, сенокос и рекреация). Режим использования аласных лугов, в основном, сенокос.

В табл. 1 представлена популяционная характеристика вида. Анализ данных показывает, что в 2018 г. физическая плотность особей в пойменных ЦП составляет 2,6–8,2 шт./м² (в среднем 4,9), в аласных – 3,0–6,0 шт./м² (в среднем 3,8). В 2019 г. соответственно 4,8–9,4 шт./м² (в среднем 7,3) и 5,8–13,0 шт./м² (в среднем 8,8). Однако более объективен показатель эффективной плотности – прямо пропорциональный числу взрослых генеративных особей, наиболее потребляющих энергию среды, т.е. оказывающих большую нагрузку на энергетические ресурсы среды. В 2018 г. эффективная плотность особей равна в пойме 2,1–5,5 шт./м² (в среднем 3,7), в 2019 г. – 2,5–5,9 шт./м² (4,4). В аласных ЦП в 2018 г. его значение колеблется в пределах 2,4–5,0 шт./м² (3,2), в 2019 г. – 0,9–5,1 шт./м² (3,3). Анализ показывает, что и в пойме, и в аласах в течение двух лет эффективная плотность ЦП меньше физической в 1,2–1,5 раза, тогда как в 2019 г. этот показатель существенно выше в аласных ЦП и составляет 2,1–3,9.

Таблица 1

Характеристика ценопопуляций *Puccinellia jасutica* по административным районам (2018–2019 гг.)

№ ЦП	Год	Плотность, шт./м ²		Тип спектра	Iв	Iз	I воз.	I эфф.	Доля генерат. особей	Тип ЦП по «дельта-омега»
		физ.	эфф.							
Пойменные ЦП Намского района										
1	2018	3,4	2,8	ПВ	0,00	0,00	0,66	0,82	1,00	Стареющая
	2019	6,8	3,3	БМ	0,86	0,67	0,42	0,48	0,41	Переходная
2	2018	5,4	4,5	ПВ	0,08	0,08	0,51	0,84	0,93	Стареющая
	2019	9,4	5,9	БМ	0,62	0,52	0,53	0,63	0,55	Переходная
3	2018	2,6	2,1	ПВ	0,08	0,08	0,61	0,82	0,92	Зрелая
	2019	8,2	5,7	ПВ	0,27	0,24	0,59	0,70	0,73	Стареющая
4	2018	8,2	5,5	БМ	0,60	0,58	0,48	0,67	0,61	Стареющая
	2019	4,8	2,5	ПВ	0,73	0,50	0,53	0,53	0,46	Переходная
Аласные ЦП Намского района										
5	2018	6,0	5,0	ПВ	0,00	0,00	0,63	0,84	1,00	Переходная
	2019	13,0	3,3	ЛВ	2,46	2,46	0,13	0,25	0,20	Молодая
6	2018	3,0	2,6	ПВ	0,00	0,00	0,64	0,87	1,00	Стареющая
	2019	6,2	3,8	ПВ	0,40	0,35	0,57	0,61	0,65	Стареющая
7	2018	3,0	2,4	ПВ	0,00	0,00	0,70	0,81	1,00	Стареющая
	2019	5,8	0,9	ЛВ	3,80	3,17	0,14	0,16	0,17	Молодая
8	2018	3,4	2,8	ПВ	0,00	0,00	0,69	0,82	1,00	Стареющая
	2019	10,2	5,1	БМ	1,40	1,22	0,34	0,50	0,39	Молодая
Надпойменные ЦП Амгинского района										
9	2019	43,8	14,5	ЛВ	4,78	3,66	0,22	0,33	0,16	Молодая
10		54,8	17,5	ЛВ	6,82	5,52	0,18	0,32	0,12	Молодая
11		17,8	5,9	ЛВ	4,86	3,24	0,25	0,33	0,16	Молодая
12		21,8	7,4	ЛВ	3,80	2,30	0,29	0,34	0,18	Молодая
13		27,0	14,9	ПВ	1,14	1,14	0,35	0,55	0,47	Переходная
14		23,6	13,2	ПВ	1,02	0,90	0,43	0,56	0,47	Переходная
15		25,4	13,7	ПВ	1,16	1,02	0,42	0,54	0,43	Переходная

Примечания: физ. – физическая плотность, эфф. – эффективная плотность, ПВ – правосторонний тип, ЛВ – левосторонний тип, БМ – бимодальный тип онтогенетического спектра.

Сравнение онтогенетической структуры и демографических показателей по годам показывает следующее (табл. 1). Во всех ЦП особенно высока доля особей среднегенеративного состояния – 61,1–100,0 %, тогда как в 2019 г. этот показатель снижается до 17–73 % от общего числа особей. Это связано с тем, что в 2018 г. конец июня и первая половина июля отличались аномальной жарой и сильной засухой. Это повлекло массовую гибель особей прегенеративной группы и отразилось на интегральных показателях ЦП: низкие значения I_v (в среднем 9 %), высокие значения доли генеративных особей (особенно старых генеративных) и I воз. (0,48–0,70). Вследствие этого в 2018 г. большинство ЦП (75 %) характеризуются по «дельта-омега» как стареющие с правосторонним онтогенетическим спектром.

В 2019 г. провели исследование в тех же ЦП. Установили, что в каждой из восьми ЦП произошли изменения онтогенетической структуры в сторону омоложения. Здесь необходимо отметить, что вторая половина вегетационного периода 2018 г. (июль – сентябрь) отличалась повышенными осадками. Так, в августе дождливая погода сменялась периодически 2–3 теплыми днями. Это обеспечило массовое прорастание семян и благоприятные условия для роста и развития растений прегенеративного периода ($p-im$). После перезимовки к июлю 2019 г. эти растения достигли виргинильного состояния. Вследствие этого в 2019 г. в составе ЦП обнаружено больше прегенеративных особей (11,7–65,5 %) (табл. 1). Это повлекло повышение общей эффективности самоподдержания ЦП: I_v – число потомков ($j + im + v$), приходящихся на одну генеративную особь, достиг в пойменных ЦП 9–60 %, в аласных до 20 %. Тогда как I воз. снизился до 0,13–0,59. В связи с отсутствием особей постгенеративного периода (субсенильных и сенильных) во всех исследованных ЦП $I_c = 0$. Классификация по Л. А. Животовскому (2001) показала снижение доли стареющих ЦП до 25,0 %, против 75 % в 2018 г. Остальная часть ЦП в равных долях классифицируются критерием «дельта-омега» как молодые и переходные (по 37,5 %), так как основная часть их особей сосредоточена в онтогенетическом спектре левее g_2 .

Таким образом, физическая и эффективная плотности особей и демографические показатели исследованных ЦП по годам меняются. Анализ изменения онтогенетической структуры в 2018–2019 гг. позволяет связать это с показателями ГТК этих вегетационных периодов. Высоким ГТК (1,08) отличается более прохладный и с обильными осадками 2019 г. ГТК текущего вегетационного сезона вычисляли по показателям мая – июня текущего года и июля – сентября предыдущего года. Это связано с биологическими особенностями вида. *Puccinellia jacutica* характеризуется высокой семенной продуктивностью, семена могут прорасти без периода покоя и в течение всего вегетационного периода. Отличаются довольно быстрым ростом и развитием в прегенеративный период. Поэтому на демографические показатели существенно влияют не только условия текущего, но и вторая половина вегетационного периода предыдущего года.

В 2019 г. провели сравнение популяционных характеристик Намских и Амгинских ЦП. В левобережье средней Амги, где проводили исследования, пойма не выражена, представлена узкой песчано-галечной полосой до 15–20 м. Выше простирается надпойменная терраса. Из табл. 1 видно, что все Амгинские ЦП по всем популяционным параметрам имеют значительно высокие показатели по сравнению с Намскими ЦП.

Физическая плотность особей ЦП Амги в 2019 г. варьирует от 17,8 до 54,8 шт./м² и превышает более, чем в 3 раза плотность Намских ЦП (30,6 против 8,1 шт./м²). Эффективная плотность особей ЦП Амгинского района равна 12,4 шт./м², что превышает эффективную плотность ЦП Намского района (3,8 шт./м²) в 4 раза. Тем не менее доля генеративных особей ЦП Амгинского района 12–47 % (в среднем 30 %), что меньше, чем в Намском районе – 17–73(40) %. В амгинских ЦП выше индекс восстановления (в среднем $I_v = 3,4$ против 1,3) и индекс замещения ($I_z = 2,5$ против $I_z = 1,1$); чуть ниже индекс возрастности (в среднем $I_{воз.} = 0,3$ против 0,4). Индекс эффективности Намских ЦП (в среднем 0,5) незначительно превышает $I_{эфф}$ Амги (0,4).

По классификации «дельта-омега» ЦП Амгинского р-на являются молодыми с левосторонним (57,1 %) и переходными с правосторонним (42,85 %) типами спектров (табл. 1). Преобладание левостороннего типа спектра в ЦП Амгинского района свидетельствует о благоприятном по влагообеспеченности территории (ГТК Амги = 1,39, когда как ГТК Намского р-на = 1,08) со слабой антропогенной нагрузкой (сенокос).

Виталитетная дифференциация особей является одним из показателей состояния популяции и отражает различные условия местообитания и устойчивость к воздействию стресса отдельных особей (Злобин, 1989). Градиент ухудшения условий роста (или усиления стресса) выстраивается как ряд по убыванию значения IVC (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). Виталитетная структура ЦП *Puccinellia jacutica* представлена в табл. 2. Сравнение индексов виталитета ЦП (IVC) Намского района по годам выявило, что в 2019 г. значения IVC повысились и у пойменных (0,92–1,02), и у аласных ЦП (1,02–1,06). В целом, у аласных ЦП IVC оказался больше (1,04), чем IVC пойменных лугов (0,97). Наибольшее значение индекса соответствует наилучшим условиям реализации ростовых потенциалов. Следовательно, аласные луга, в отличие от пойменных, находятся в более благоприятных условиях из-за слабого антропогенного пресса (отсутствия рекреации и массового выпаса) при равном ГТК.

Таблица 2

Виталитетная структура ЦП *Puccinellia jacutica* (2018–2019 гг.)

№ ЦП	Год	IVC	Доля особей по классам виталитета, %			Типы ЦП по Ю. А. Злобину
			a	b	c	
Пойменные ЦП Намского района						
1	2018	1,07	3,3	46,7	50,0	Депрессивный
	2019	1,18	0,0	16,7	83,3	Депрессивный
2	2018	0,84	0,0	0,0	100,0	Депрессивный
	2019	0,94	3,3	36,7	60,0	Депрессивный
3	2018	0,85	3,3	3,3	93,3	Депрессивный
	2019	0,98	0,0	6,7	93,3	Депрессивный
4	2018	0,90	0,0	16,7	83,3	Депрессивный
	2019	0,97	0,0	6,7	93,3	Депрессивный
Аласные ЦП Намского района						
5	2018	1,04	0,0	46,7	53,3	Депрессивный
	2019	0,96	16,7	63,3	20,0	Процветающий
6	2018	0,95	0,0	13,3	86,7	Депрессивный
	2019	0,97	3,3	30,0	66,7	Депрессивный
7	2018	0,96	0,0	16,7	83,3	Депрессивный
	2019	1,16	23,3	66,7	10,0	Процветающий
8	2018	1,14	13,3	53,3	33,3	Равновесный
	2019	1,16	16,7	56,7	26,7	Процветающий
Надпойменные ЦП Амгинского района						
9	2019	1,05	43,3	46,7	10,0	Процветающий
10		1,09	26,6	70,0	3,3	Процветающий
11		1,07	50,0	36,6	13,3	Процветающий
12		1,12	40,0	53,3	33,3	Процветающий
13		0,94	33,3	33,3	33,3	Равновесный
14		0,86	0,0	6,7	60,0	Депрессивный
15		0,86	0,0	0,0	100,0	Депрессивный

Примечания: IVC – индекс виталитета, «а» – доля особей высшего, «b» – среднего, с – низшего классов виталитета.

Виталитетная структура ЦП Намского района (табл. 2) по годам однообразна. Во всех ЦП в 2018 г. господствуют особи низшего (с) класса – 72,9 %, доля особей среднего (b) и высшего (a) классов виталитета составляют соответственно 24,6 % и 2,5 %. В 2019 г. так же господствуют особи класса «с» – 56,6 %, далее расположились особи класса «b» – 35,4 % и «а» – 7,9 %. Эта картина отразилась в типологии ЦП: в 2018–2019 гг. большинство ЦП оказались в депрессивном состоянии соответственно 87,5–75 %. Вместе с тем, в 2019 г. наблюдаются незначительные изменения виталитетной структуры

в сторону увеличения особей класса «b», особенно в аласных ЦП. Это отразилось на переход аласных ЦП 5,7 и 8 из депрессивного и равновесного состояния в процветающие. Преобладание особей низшего класса виталитета в годы исследования в Намском районе указывает на недостаток увлажнения и сильную жару в первой половине вегетационного периода и выпас скота. Это обусловило снижение интенсивности роста и развития побегов, прорастание заложенных почек возобновления и переход конуса нарастания побегов в генеративное состояние.

В отличие от Намского р-на виталитетная структура амгинских ЦП представлена более высоким содержанием особей класса «a» или «b»: доля особей класса «b» и «c» составляют по 36,2 %, доля особей класса «a» равна 27,6 %. Индексы виталитета амгинских и намских ЦП существенно не отличаются (0,99–1,04). Большинство (57,1 %) амгинских ЦП определились как процветающие, депрессивные составили 28,6 %, равновесные – 14,3 %. Причинами такого состояния является достаточное увлажнение территории местообитания изученных ЦП, расположенной в ежегодно затопляемой надпойменной террасе и вблизи озера.

Таким образом, изучение природных центрально-якутских ценопопуляций эндемичного вида *Ruscinellia jacutica* показало, что в Амгинском р-не более благоприятны условия для произрастания и самоподдержания вида.

ЛИТЕРАТУРА

- Аласные экосистемы: Структура, функционирование, динамика* / Саввинов Д. Д., Миронова С. И., Босиков Н. П. и др. – Новосибирск: Наука, 2005. – 64 с.
- Бубнова С. В.** О полиморфном виде *Ruscinellia jacutica* (Poaceae) // Бот. журн., 1988. – Т. 73, № 9. – С. 1330–1338.
- Готов Н. В.** Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Часть 1. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – С. 146–149.
- Жукова Л. А.** Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.
- Животовский Л. А.** Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяция растений. – М., 2001. – С. 7–204.
- Злобин Ю. А.** Принципы и методы изучения ценологических популяций растений: Учебно-метод. пособие. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. – 142 с.
- Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М.** Методы популяционной биологии // Материалы докладов VII Всероссийского популяционного семинара (часть 2). – Сыктывкар, 2004. – С. 113–120.
- Кононов К. Е.** Луга поймы р. Лены. – Якутск: Кн. изд-во, 1982. – 214 с.
- Сиротенко О. Д.** Основы сельскохозяйственной метеорологии. // Методы расчетов и прогнозов в агрометеорологии. Математические модели в агрометеорологии. Т. II. – Обнинск: ФГБУ «ВНИИГМИ-МЦД», 2012. – 136 с.
- Ценопопуляции растений (основные понятия)* / Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М. и др. – М.: Наука, 1976. – 216 с.
- Соломонов Н. Г.** Проблемы сохранения биоразнообразия в Республике Саха (Якутия) // Наука и образование, 2000. – № 1. – С. 135–139.
- Уранов А. А.** Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки, 1975. – № 2. – С. 7–33.