

Структура изменчивости признаков *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link в долине средней Лены

The structure of the features variability of *Hordeum brevisubulatum* Trin. (Link) in the middle Lena valley

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

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

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

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

Northeastern Federal University named after M. K. Ammosova, Yakutsk, Russia

Реферат. Изучена структура изменчивости морфометрических признаков многолетнего злака *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link. Установлены биологические и экологические признаки-индикаторы, определяющие состояние особей и ценопопуляций вида. Биологическими индикаторами являются длина листового влагалища третьего и четвертого листьев генеративного побега и признаки генеративной сферы (длина соцветия, число узлов и колосков в соцветии и ПСП). Группа экологических индикаторов включает численность разных типов побегов в особи.

Ключевые слова. Биологические индикаторы, изменчивость, структура изменчивости, таксономические индикаторы, ценопопуляции, экологические, эколого-биологические индикаторы, *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link.

Summary. The structure of variability of morphological features of perennial grass *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link has been studied. The biological and ecological features-indicators defining the vitality state of individual and coenopopulations of species were determined. Biological indicators are the length of the leaf sheath of the third and fourth leaves of the generative shoot and the signs of the generative sphere (inflorescence length, number of nodes and spikelets in the inflorescence and potential seed productivity). The group of ecological features-indicators includes the number of different types of shoots in an individual.

Key words. Biological indicators, coenopopulation, ecological, ecological-biological indicators, *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link, structure of variability, taxonomic indicators, variability.

Hordeum brevisubulatum (Trin.) Link – многолетний, поликарпический, корневищно-рыхлокустовой злак, один из важных ресурсных компонентов пойменных и аласных лугов Якутии (Конспект флоры ..., 2012). Обладает высокой питательностью и отавностью. В связи с усилением эксплуатации луговой растительности все большее значение приобретает изучение состояний ценопопуляций кормовых видов в динамике. Изучение структуры изменчивости целого комплекса морфометрических признаков вегетативной и генеративной сферы *Hordeum brevisubulatum* создает предпосылки для выявления группы наиболее информативных признаков – индикаторов для оценки состояния и мониторинга ценопопуляций.

Материал собран в течение трех лет (2017–2019 гг.) в Намском р-не Республики Саха (Якутия). Учеты проводили в фазу начала плодоношения. Всего исследовано 30 ценопопуляций (ЦП), в динамике – 12 ЦП. В каждой ЦП провели измерения и подсчеты на 30 особях среднегенеративного онтогенетического состояния. У каждой особи провели учет 32 морфометрических признаков: высота побега (признак 1, далее в скобках номера признаков), число генеративных, розеточных, полурозеточных и общее число побегов (соответственно 2–5 признаки), число и длина междоузлий на максимальном по высоте генеративном побеге (6–11), число листьев на этом побеге (12), длина листовых влагалищ (13–

17), длина и ширина листовых пластинок (18–27), длина соцветия (28), число узлов и колосков в соцветии (29, 30), потенциальная семенная продуктивность (ПСП) (31) и реальная семенная продуктивность (РСП) (32).

Использовали шкалу уровней изменчивости, предложенную С. А. Мамаевым (1975), в которой разделение уровней осуществляется по размаху вариативности (коэффициента вариации CV, %) следующим образом: очень низкий – меньше 7 %; низкий 7–15 %; средний 15–25 %; повышенный 26–35 %; высокий 36–50 %; очень высокий – больше 50 %. Согласно методике Н. С. Ростовской (2002) по соотношению показателей общей и согласованной изменчивости признаков выделяются 4 группы системных индикаторов, или критериев: эколого-биологические, биологические, генотипические (таксономические) и экологические. Показателем общей изменчивости является коэффициент вариации (CV, %). Согласованная изменчивость – это уровень связи между признаками и определяется коэффициентом детерминации, являющимся квадратом коэффициента корреляции (R^2_{ch}). Результаты измерений и подсчетов обрабатывались с помощью пакетов программ «EXCEL» и «STATISTICA».

Общая изменчивость морфометрических показателей представлена на рис. 1. В группу с очень низким размахом варьирования включены: число междоузлий (6) и листьев (12) на максимальном генеративном побеге. Эти признаки относительно стабильны и не меняются от условий окружающей среды. Изменчивость генеративных признаков (28–32), высоты побега (1), длины листовых пластинок и листовых влагалищ, ширины четвертого и флагового листа колеблется в пределах низких и средних уровней. Повышенный уровень изменчивости наблюдается у числа генеративных (33,1–67,3 %), розеточных (65,5–31,5 %) и общего числа побегов (24,3–51,0 %), длины 1 междоузлия (26,6–61,9 %), листовой пластинки четвертого листа (25,3–50,2 %) и листового влагалища первого листа. В группу с высоким и очень высоким уровнем изменчивости вошли признаки с максимальным размахом варьирования: число полурозеточных побегов (34,0–81,9 %), длина третьего междоузлия (18,9–66,6 %), длина флагового листа (24,6–80,4 %), ширина листовой пластинки первого и третьего листьев и РСП (26,4–77,9 %). В целом, морфометрические признаки особей *Hordeum brevisubulatum* характеризуются разной амплитудой варьирования, но наиболее изменчивы вегетативные признаки. Особенно высок уровень изменчивости числа вегетативных побегов, как розеточных, так и полурозеточных. У генеративных признаков изменчивость низкая.

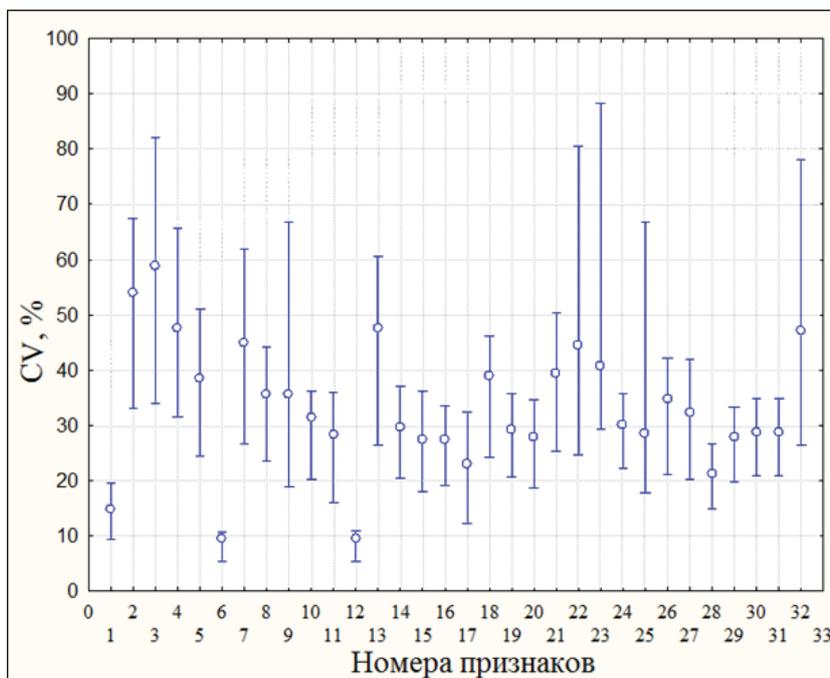


Рис. 1. Размах вариативности морфологических признаков *Hordeum brevisubulatum*.

Условные обозначения: по оси абсцисс – номера признаков; по оси ординат – коэффициент вариации (CV, %); о – среднее значение общей изменчивости; I – размах вариативности (min–max).

На рис. 2 представлены распределения изменчивости морфометрических признаков *Hordeum brevisubulatum* в 2017 и 2019 гг. Видно, во-первых, что в эти годы отсутствует группа эколого-биологических признаков (I группа), отличающихся сильной общей вариативностью и высоким уровнем детерминированности (согласованной изменчивостью). Вместе с тем в 2018 г. четыре признака попали в группу эколого-биологических критериев, но два из них были локализованы вблизи границы с биологическими, а два – почти на границе с экологическими критериями. Во-вторых, полного ежегодного совпадения признаков по уровню изменчивости, т. е. по группам индикаторов, не наблюдается.

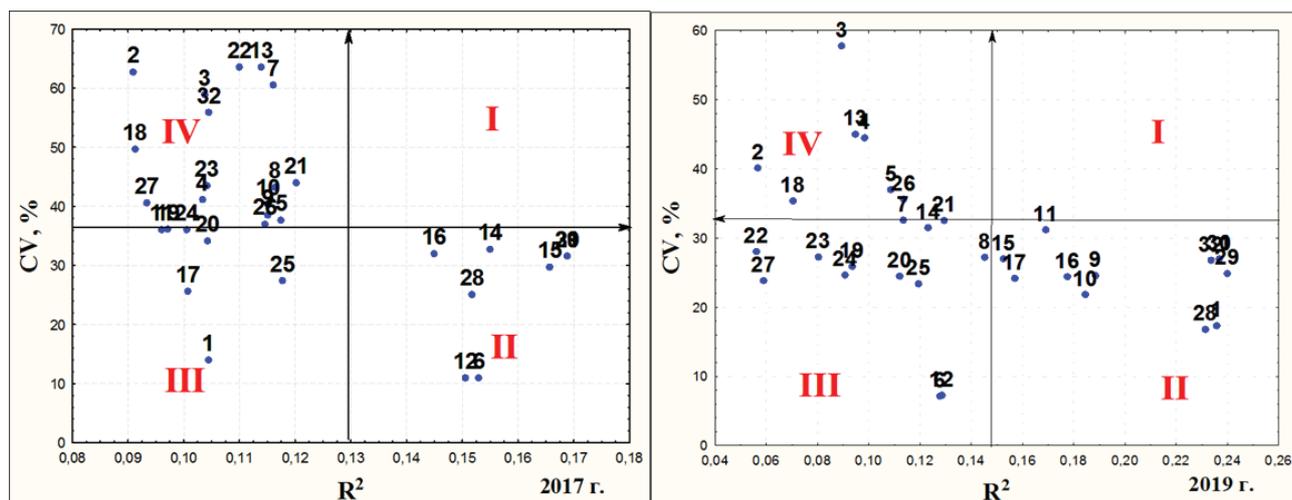


Рис. 2. Структура изменчивости морфометрических признаков особей *Hordeum brevisubulatum*: I – эколого-биологические индикаторы, II – биологические, III – генотипические, IV – экологические. 1,2,3 и т.д. – номера признаков, названия признаков даны в тексте.

Биологические индикаторы (II) – это признаки, характеризующиеся низкой общей, но высокой согласованной изменчивостью. Они мало зависят от факторов среды, но имеют сильные связи между собой. У *Hordeum brevisubulatum* биологические признаки варьирует в пределах 10,2–36,2 % с согласованностью $R^2 = 0,110–0,260$. В разные годы в этой группе отмечены 25,0–37,5 % от общего числа признаков. Генотипические, или таксономические индикаторы отличаются довольно низкой общей изменчивостью ($CV = 24,5–34,2$ %), не зависят от факторов внешней среды и не связаны друг с другом ($R^2 = 0,088–0,112$), т.е. их изменения не вызывают согласованного изменения остальных признаков. У нашего злака это достаточно неопределенная группа, включающая в разные годы от 21,9 до 40,6 % признаков. Экологические критерии сильно зависят от условий среды, поэтому сильно изменчивы ($CV = 37,0–62,7$ %) и минимально детерминированы ($R^2 = 0,056–0,117$). В эту группу в течение трех лет вошли от 8 (25,0 %) до 16 (50,0 %) признаков.

Анализ структуры изменчивости выявил, что постоянно в течение трех лет исследований в группу биологических индикаторов включаются следующие 6 признаков: длина листовых влагалищ третьего (признак 15) и четвертого (16) листьев, длина соцветия (28), число узлов (29) и колосков (30) в соцветии и ПСП (31) (табл.). Таким образом, эти линейные и репродуктивные признаки, повторяющиеся ежегодно, составляют 18,8 % от общего числа признаков морфоструктуры и в целом, характеризуя общий габитус и семенную продуктивность, являются основными индикаторами жизнеспособности особей изучаемого вида в ЦП. В состав группы таксономических критериев стабильно в течение трех лет входит лишь один признак (3,2 %) – длина листовой пластинки третьего листа (табл.). Также часто включаются длина и ширина листьев. В комплекс ежегодно повторяющихся экологических критериев, в большей степени зависящих от влияния внешних факторов, входят 12,5 % признаков. Это количественные признаки: число генеративных (признак 2), розеточных (3), полурозеточных (4) и общее число побегов (5). Остальные признаки ежегодно меняют уровень изменчивости и не являются стабильными признаками-индикаторами.

Распределение признаков морфоструктуры *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link по критериям в годы исследования

Год	Показатели	Критерии*			
		Эколого-биологические	Биологические	Таксономические	Экологические
2017	1	отсутствуют	15, 16, 28, 29, 30, 31	20	2, 3, 4, 5
	2	отсутствуют	6, 12, 14	1, 17, 25	1, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 18, 19, 21, 22, 23, 24, 26, 27, 32
2018	1	отсутствуют	15, 16, 28, 29, 30, 31	20	2, 3, 4, 5
	2	7, 8, 9, 21	6, 10, 12, 14, 17, 24	1, 11, 18, 19, 26, 2	1, 22, 23, 25, 32
2019	1	отсутствуют	15, 16, 28, 29, 30, 31	20	2, 3, 4, 5
	2	13, 18, 26	1, 9, 10, 11, 17, 21, 32	6, 7, 8, 12, 14, 18, 19, 22, 23, 24, 25, 27	отсутствуют

Условные обозначения: * – номера признаков, названия даны в тексте. Показатели: 1 – признаки, которые ежегодно входят в данную группу; 2 – признаки, встречающиеся в отдельные годы.

Таким образом, изучение структуры изменчивости *Hordeum brevisubulatum* позволяет сделать следующие выводы. Амплитуда варьирования морфологических признаков разная, и общая изменчивость колеблется от очень низкого до очень высокого уровня. Высокий уровень изменчивости наблюдается у признаков, которые напрямую зависят от влияния факторов окружающей среды. Общее состояние особей и в целом ценопопуляции определяют биологические и экологические индикаторы, соответственно включающие 6 и 4 признака. Четкими биологическими индикаторами являются длина листового влагалища третьего и четвертого листьев генеративного побега и признаки генеративной сферы (длина соцветия, число узлов и колосков в соцветии и ПСП). Численность разных типов побегов в особи реагирует на изменение внешней среды и относится к экологическим признакам. Таксономический критерий включает в себе один показатель – длину листовой пластинки третьего листа. Остальные признаки особей вида ежегодно меняют уровень изменчивости.

ЛИТЕРАТУРА

Конспект флоры Якутии: Сосудистые растения / сост. Л. В. Кузнецова, В. И. Захарова. – Новосибирск: Наука, 2012. – 272 с.

Мамаев С. А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная эколого-географическая изменчивость растений. – Свердловск: УрНЦ АН СССР, 1975. – С. 3–14.

Ростова Н. С. Корреляции: структура и изменчивость. – СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2002. – 308 с.