

Тактика и стратегия выживания *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link

Tactics and life strategies of cenopopulation *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link

Кардашевская К. В., Кардашевская В. Е., Хабытчарова А. Г.

Kardashevskaya K. V., Kardashevskaya V. E., Khabytcharova A. G.

Северо-Восточный федеральный университет им. М. К. Аммосова, г. Якутск, Россия
E-mails: kyunneykardash@mail.ru, kardashevskaya_v@inbox.ru, anna4khabytcharova@gmail.com
North-Eastern Federal University named after M. K. Ammosova, Yakutsk, Russia

Реферат. Изучены и выявлены тактики и стратегия выживания доминанта и содоминанта луговых фитоценозов *Hordeum brevisubulatum* Центральной Якутии. Признаки-индикаторы ежегодно меняют онтогенетическую тактику, кроме таксономического признака-индикатора. Установлены защитно-стрессовая и стрессово-защитная онтогенетические стратегии и конкурентно-стресс-толерантный (CS) тип эколого-ценотической стратегии.

Ключевые слова. Онтогенетические тактики, онтогенетические стратегии, ценопопуляция, эколого-ценотическая стратегия, ячмень короткоостый (*Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link).

Summary. Survival tactics and strategy of *Hordeum brevisubulatum* the dominant of meadow phytocenoses in Central Yakutia were studied. Traits-indicators annually change ontogenetic tactics, except for the taxonomic trait-indicator. Protective-stress and stress-protective ontogenetic strategy and CS type of ecological-coenotic strategin were established.

Key words. Cenopopulation, ecological-cenotic strategy, *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link, ontogenetic tactics, ontogenetic strategies.

Ячмень короткоостый (*Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link) – поликарпический, корневищно-рыхлокустовой сенокосный злак (Цвелев, 1976). Злак богат углеводами, белками и витаминами, а также является ценным солеустойчивым видом. В естественных условиях растения постоянно или периодически испытывают на себе действия неблагоприятных факторов внешней среды. В связи с этим в ходе онтогенеза вид вырабатывает универсальные защитные реакции – онтогенетические тактики и стратегии выживания.

Целью исследования является выявление онтогенетических тактик и стратегий выживания многолетнего злака *Hordeum brevisubulatum*.

Материал собран в 4 районах Центральной Якутии. Всего исследовано 29 ценопопуляций. В Намском районе в течение 3 лет проводили мониторинг 4 аласных и 8 пойменных ценопопуляций (ЦП); в Амгинском районе изучены 3 надпойменных ЦП; в Чурапчинском – 10 аласных, в Хангаласском – 4 пойменных ЦП. В каждой ЦП проведен учет данных 30 среднегенеративных особей.

При формировании признаков морфологической структуры виды растений проявляют разные типы тактик. Важно уделять внимание проявлениям тактик организменных признаков ценных злаков особенно в условиях усиления стресса (повышение засушливости, засоленности, продолжительные затопления пойменных участков, усиленный выпас скота и др.). Онтогенетические тактики являются приспособлениями для выживания вида и выражаются разными уровнями изменчивости морфологических (организменных) структур особей на экоклинe. Экоклин, по-другому градиент ухудшения комплекса условий, выстраивается по снижению показателей индекса виталитета ценопопуляций (IVC). Последний рассчитывается по методике А. М. Ишбирдина, М. М. Ишмуратовой (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004; Ишбирдин и др., 2005). Координация IVC от минимального до максимального составляет ряд, демонстрирующий улучшение условий среды произрастания ЦП. На этом экоклинe четко видно изменение коэффициента вариации организменных признаков (CV, %). По тенденции изменения варьирования организменных признаков на экоклинe выделяют 5 онтогенетических тактик: конвергенции, дивергенции,

стабилизации и 2 комбинированные тактики – конвергентно-дивергентную и дивергентно-конвергентную тактики (Злобин 1989; Ишбирдин, Ишмуратова, 2004; Ишбирдин и др., 2005; Злобин, 2009). В нашем исследовании по установлению онтогенетических тактик в каждой ЦП у 30 особей измеряли по 32 морфометрических признака. Перечень учитываемых признаков: высота максимального генеративного побега (признак 1, далее в скобках номера признаков), число генеративных, розеточных, полурозеточных и общее число побегов на особи (соответственно 2–5 признаки), число междоузлий и их длина на максимальном генеративном побеге (6–11), число листьев на этом побеге (12), длина влагалищ (13–17), листовых пластинок (18–22) и ширина 1–5-го листьев (23–27), длина соцветия (28), число узлов и колосков в соцветии (29–30), потенциальная (ПСП) (31) и реальная семенная продуктивность (РСП) (32).

Определение онтогенетической стратегии выживания вида проведено по характеру изменения морфологической целостности или интегрированности растений, оцениваемой по коэффициенту детерминации признаков (R^2_m) на экотипе (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). Эколого-ценотическая стратегия – это способы выживания популяций растений в сообществах и экосистемах. Эколого-ценотическую стратегию определяли по системе Раменского-Грайма (Миркин, Наумова, 1998). Система типов стратегий показана в виде так называемого «треугольника Грайма», на вершинах которых стоят первичные типы стратегий: виолента (С), пациента (S) и эксплорента (R). Результаты измерений и подсчетов обрабатывались с помощью пакетов программ «EXCEL» и «STATISTICA».

Ранее нами были выделены признаки-индикаторы *Hordeum brevisubulatum* (Кардашевская и др., 2020). Комплекс ежегодно повторяющихся в течение трех лет (2017–2019 гг.) организменных признаков-индикаторов (критериев) представлен 11 признаками из 32 изученных (34,4 % из общего числа признаков), в том числе биологических (18,8 %), таксономических (3,2 %) и экологических (12,5 %), эколого-биологические критерии отсутствовали.

Таблица

Распределение морфологических признаков особей *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link по онтогенетическим тактикам

Районы исследования	Год	Онтогенетические тактики*			
		Конвергентная	Конвергентно-дивергентная	Дивергентно-конвергентная	Дивергентная
Намский	2017	нет	5, 16, 28, 29, 30, 31	15, 20	2, 3, 4
	2018	нет	3, 5, 15, 28, 29, 30, 31	4, 16, 20	2
	2019	нет	3, 5, 15, 16, 28, 29, 30, 31	14, 20	2
Амгинский	2019	нет	28	2, 3, 4, 5, 16, 20, 29, 30, 31	15
Чурапчинский	2020	2	3, 5, 15, 16	4, 20, 28, 29, 30, 31	нет
Хангаласский		2	3, 4, 5	15, 16, 20, 28, 29, 30, 31	нет
В целом по двум районам: Чурапчинский + Хангаласский	2020	2	3, 4, 5, 15, 16	28, 29, 30, 31	20

Примечание: * – номера организменных признаков-индикаторов, названия признаков даны в тексте.

В табл. и рис. 1 представлены тактики этих организменных признаков-индикаторы. На градиенте снижения IVC ключевые биологические признаки-индикаторы – генеративные признаки (признаки 28–31) и длина листовых влагалищ 3 и 4-го листьев (15, 16) в годы исследования не проявляют постоянную тактику. Так, длина соцветия (28 признак), число узлов (29), колосков (30) в соцветии, ПСП (31) меняют свои онтогенетические тактики с конвергентно-дивергентного в 2017–2019 г. в Намском районе (по ГТК это были сухой, засушливый и обеспеченно-увлажненный годы) на дивергентно-конвергентную в 2020 г. в Чурапчинском и Хангаласском районах (по ГТК очень сухой год). При конвергентно-дивергентной тактике с нарастанием стресса сначала происходит понижение уровня изменчивости генеративных призна-

ка, затем повышение. Следовательно, в благоприятных условиях растение не затрачивает энергию на изменение вариабельности признаков. Однако с ухудшением условий среды организм теряет стабильность и происходят поиски более оптимальных вариантов для выживания растения через повышение вариабельности признаков. Для дивергентно-конвергентной тактики характерно сначала повышение вариабельности признака на экотрассе, а при продолжительном стрессе её понижение. Вегетативные признаки (15, 16) биологического критерия также меняют онтогенетическую тактику ежегодно.

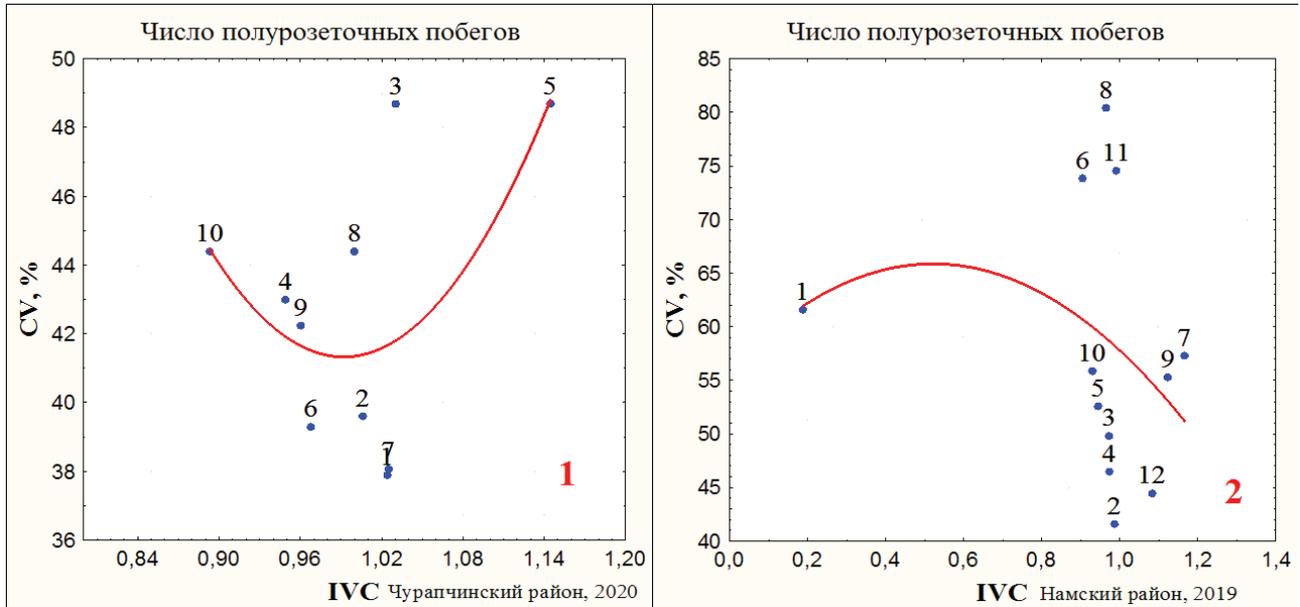


Рис. 1. Типы онтогенетических тактик признаков морфологических структур *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link: 1 – конвергентно-дивергентная, 2 – дивергентно-конвергентная онтогенетическая тактика; 1, 2...12 – номера ЦП 1 и 2.

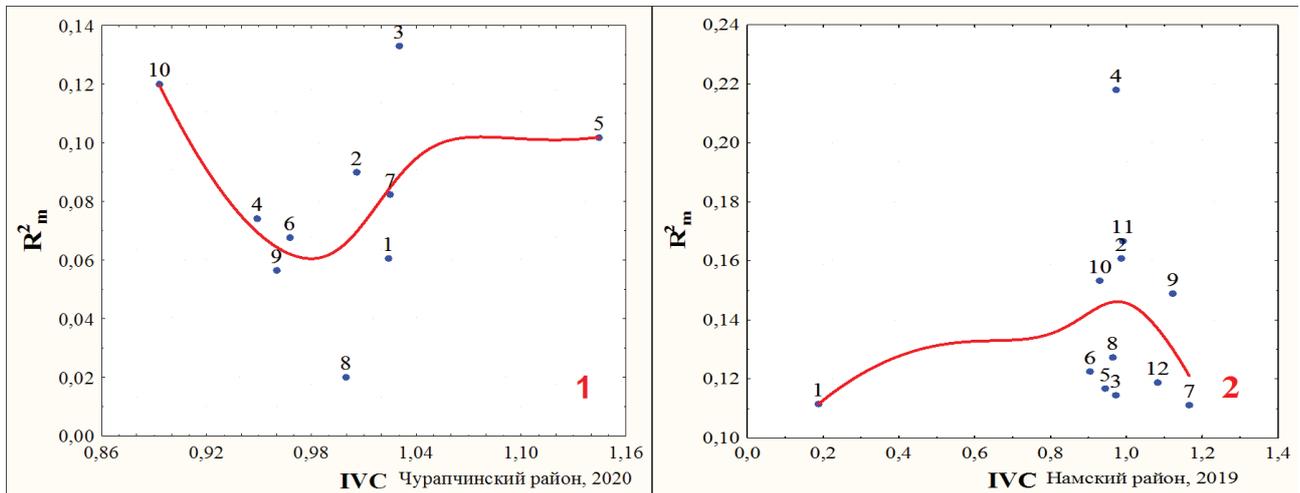


Рис. 2. Тренды онтогенетических стратегий ценопопуляций *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link: 1 – защитно-стрессовая онтогенетическая стратегия; 2 – стрессово-защитная онтогенетическая стратегия.

Единственный таксономический признак-индикатор (признак 20 – длина листовая пластинки 3 листа), отличающийся низкой вариабельностью и низким коэффициентом детерминации, в годы исследования проявлял постоянно дивергентно-конвергентную онтогенетическую тактику.

Количественные признаки 2–5 – число побегов разного типа являются экологическими индикаторами. Число генеративных побегов (2) в Намском районе в течение трех лет (2017–2019 гг.) имел постоян-

но дивергентную онтогенетическую тактику с повышением вариабельности до 55,3 %. В Чурапчинском районе в 2020 г. этот же признак имеет уже слабо выраженную конвергентную тактику (CV снижается от 33,3 до 20,1 %). Конвергентная тактика при наличии факторов стресса проявляется понижением уровня изменчивости признаков. В то же время признак 5 – число всех побегов из группы экологических критериев почти каждый год и независимо от района исследования проявляет при ухудшении условий конвергентно-дивергентную тактику. Отдельно стоит упомянуть тактику стабилизации, при котором уровень изменчивости не меняется на экотипе. Данную тактику не проявил ни один признак-индикатор.

Благодаря изучению онтогенетической стратегии, становится возможным оценить изменение координированности (целостности) развития растений в изменяющихся условиях. Исследованные в 2017 г. пойменные и аласные ЦП Намского района и в 2020 г. аласные ЦП Чурапчинского района имеют стрессово-защитную онтогенетическую стратегию, при которой наблюдается понижение интегрированности морфоструктуры растения, затем, наоборот, происходит повышение коэффициента детерминации, целостности растения (рис. 2). В остальные годы ЦП *Hordeum brevisubulatum* имеют защитно-стрессовую онтогенетическую стратегию, т.е. при наступлении неблагоприятных условий, сначала происходит повышение морфологической интеграции признаков (защитная компонента), потом при продолжительном стрессе понижение морфологической целостности (стрессовая).

Эколого-ценотическая стратегия представляет собой иерархию приоритетов, проявляющихся в комплексе адаптаций организма и позволяет объяснить реакцию на стресс. *Hordeum brevisubulatum* в зависимости от условий среды проявляет черты виолентности или пациентности. В благоприятных условиях проявляет черты виолентности и как виолент доминирует в луговых фитоценозах аласов и пойм, достигает организменного и популяционного оптимумов. При наступлении более экстремальных условий вид проявляет уже черты пациентности, обеспечивающие выживаемость и достижение организменного и популяционного оптимумов. Черты пациентности, характерные для *Hordeum brevisubulatum* следующие: устойчив к резко континентальному климату Центральной Якутии, засолению, засухе, временным затоплениям, т.е. имеет более широкую экологическую амплитуду для выживания. Такие биологические особенности, как развитие двух типов вегетативных побегов – розеточных и полурозеточных, увеличивающих его фотосинтезирующую активность, высокая всхожесть и энергия прорастания семян, активное вегетативное размножение, неявнополицентрическая биоморфа, поливариантность жизненной формы (рыхлокустовая, короткокорневищная, рыхлокустово-корневищная), разнообразные типы тактик и онтогенетических стратегий также являются обоснованием наличия пациентной компоненты в эколого-ценотической стратегии вида. Таким образом, вид имеет комбинированный (вторичный), сочетающий в себе черты пациентности и виолентности, конкурентно-стресс-толерантный тип (CS) эколого-ценотической стратегии.

Итак, *Hordeum brevisubulatum*, для выживания выработал разные типы тактик и стратегий, приспособлений против факторов стресса, порождающих внутривидовое разнообразие и обеспечивающих более полное использование ресурсов среды.

ЛИТЕРАТУРА

Злобин Ю. А. Принципы и методы ценологических популяций растений. – Казань: Изд-во Казанского университета, 1989 – 146 с.

Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. – Сумы: Универ. кн., 2009. – 263 с.

Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сборник материалов VII Всероссийского популяционного семинара – Сыктывкар: Коми науч. центр Урал. отд. – ния РАН, 2004. – Ч. 2. – С. 113–120.

Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М., Журнова Т. В. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanther rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника VIII Всероссийский популяционный семинар // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского, 2005 г. – № 1. – С. 85–98.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). – Уфа, 1998. – 413 с.

Кардашевская К. В., Кардашевская В. Е., Алексева Д. А. Структура изменчивости признаков *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link в долине средней Лены // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2020. – Т. 19, № 2. – С. 207–210. DOI: 10.14258/pbssm.2021104

Цвелев Н. Н. Злаки СССР. – М.: Наука, 1976. – 778 с.