



УДК 581.522:582.542:633.23

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ И ТАКТИКИ ВЫЖИВАНИЯ ПОЛЕВИЦЫ ГИГАНТСКОЙ (*AGROSTIS GIGANTEA* ROTH) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

**В.Е. Кардашевская  
Н.Н. Егорова**

ФГАОУ «Северо-Восточный  
федеральный университет  
имени М.К. Аммосова»,  
677000, г. Якутск,  
ул. Беллинского, 58

e-mail:  
kardashevskaya\_v@inbox.ru,  
nurne@mail.ru

Исследована индивидуальная изменчивость морфологических признаков особей разных онтогенетических состояний дикорастущего злака *Agrostis gigantea* Roth в Центральной Якутии. Выявлена тенденция повышенной изменчивости младшей онтогенетической группы. Определены элементы структуры изменчивости вида. Установлено наличие конвергентной и дивергентной онтогенетических тактик.

Ключевые слова: онтогенетические состояния, изменчивость, структура изменчивости, коэффициент детерминации, онтогенетические тактики, индикаторы.

### Введение

Принцип гетерогенности – основа устойчивости и целостности любой биосистемы, в том числе особей и популяций растений [1]. Внутренняя гетерогенность популяций связана с неравноценностью особей растений. Одним из эффективных критериев оценки состояния особей растений в популяциях можно назвать изменчивость морфологической структуры и широту ее варьирования [2, 3]. Знание типов изменчивости позволяет определить таксономическую значимость разных признаков вида. Вместе с тем знание системы популяционной изменчивости является основой успешной интродукции растений [4]. Популяционные исследования имеют особую важность по отношению к растениям, играющим активную и доминирующую роль в сложении растительного покрова, имеющим первостепенное хозяйственное значение. Одним из таких видов в Центральной Якутии является полевица гигантская (*Agrostis gigantea* Roth) – многолетний поликарпический рыхлокустовой злак.

Луга с доминированием полевицы гигантской являются высокопродуктивными сенокосами в Центральной Якутии. Этот многолетний злак адаптирован к ограниченными почвенно-климатическим ресурсам криолитозоны и перспективен для введения в культуру. В связи с этим изучение изменчивости и тактики выживания *Agrostis gigantea* имеет большое значение, так как создает реальную возможность глубже и детальнее вникнуть в специфику биоморфологии вида, рассмотреть потенциальные способности вида на морфологическом, онтогенетическом, фенологическом, экологическом и других уровнях.

Цель исследования – на основе оценки общей и согласованной изменчивости морфологических признаков особей выделить группы морфометрических признаков (системных индикаторов) и выявить тактики выживания *Agrostis gigantea* в Центральной Якутии.

### Объекты и методы исследования

Ценопопуляции (ЦП) *Agrostis gigantea* изучали в 2007 и 2010 гг. на пойменных лугах средней Лены (14 ЦП) и надпойменной террасе среднего течения р. Вилюй (10 ЦП) по общепринятым ценопопуляционно-онтогенетическим методам [5-6]. При определении онтогенетических состояний полевицы гигантской руководствовались описаниями Е.И. Курченко [7]. За счетную единицу принимали особь. Оценку инди-



видуальной изменчивости признаков проводили в каждой ценопопуляции на 30 особях средневозрастного генеративного состояния. Исследовали 29 метрических и 5 аллометрических организменных признаков. Оценку изменчивости (вариабельности) особей в ценопопуляциях проводили по значению коэффициента вариации (CV, %) с учётом шкалы уровней изменчивости, предложенной С.А. Мамаевым [8]: очень низкий – меньше 7%; низкий – 7-15%; средний – 15–25%; повышенный – 26-35%; высокий – 36-50%; очень высокий – больше 50%.

При изучении изменчивости и тактики использовали методические подходы, разработанные Ю.А. Злобиным [1], А.Р. Ишбирдиным, М.М. Ишмуратовой [9]. Изучение структуры изменчивости морфологических признаков вегетативных и репродуктивных органов проведено в соответствии с классификацией Н.С. Ростовской [10]. По особенностям размаха варьирования исследованных признаков (общей изменчивости, оцениваемой коэффициентом вариации) и структуры связей между ними (согласованной изменчивости, оцениваемой коэффициентом детерминации) условно выделены 4 группы признаков: эколого-биологические, биологические, генотипические, экологические индикаторы.

### Результаты и их обсуждение

Изменчивость признаков изучали во всех онтогенетических состояниях. Сравнение уровня варьирования признаков особей разных онтогенетических состояний свидетельствует о различных возможностях проявления изменчивости по отдельным этапам онтогенеза (рис. 1, 2).

К неустойчивому (сильноварьирующему) относится прегенеративный период. Данные рис. 1 указывают на большую размерную дифференциацию проростков (*p*) (CV=36,8-74,1%), ювенильных (*j*) (23,3-71,8%) и имматурных (*im*) (20,6-77,1%) растений, причем наибольшей изменчивостью обладают проростки (рис. 1). У растений младшей онтогенетической группы (*p* и *j*) наиболее высокую вариабельность (в основном очень высокую) проявляют длина зародышевого корня (74,1%), колеоптиля (50,2-68,8%), 2-го листа (41,6-59,9%) и ширина 1-2-го листьев (63,7-81,8%). С переходом в имматурное состояние не отмечается сильного снижения показателей коэффициента вариации: длина листьев в пределах 34,0-43,2% (высокий уровень), а ширина листьев – 51,2-77,1% (очень высокий уровень).

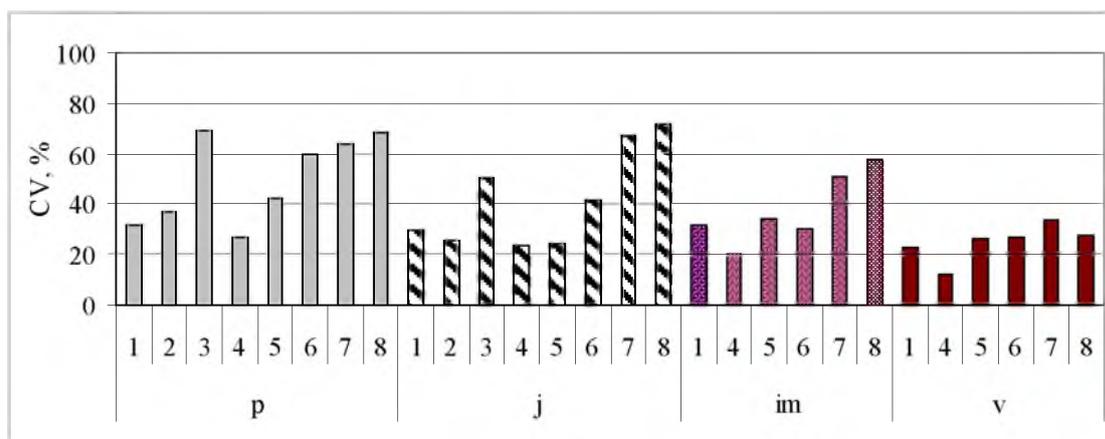


Рис. 1. Изменчивость морфологических признаков особей прегенеративного периода: 1 – высота растения, 2 – число придаточных корней, 3 – длина колеоптиля, 4 – число листьев, 5 и 7 – длина и ширина листовой пластинки 1-го листа, 6 и 8 – длина и ширина листовой пластинки 2-го листа.

Анализ изменчивости морфологических признаков ко времени перехода растений во взрослое виргинильное состояние (*v*) показал снижение изменчивости. Верхняя граница проявления изменчивости у виргинильных особей не превышает



35,2%, остальные значения коэффициента вариации варьируют от 21,0 до 26,7%.

Ко времени перехода в генеративный период развития отмечается некоторое нарастание уровня изменчивости признаков особей по сравнению с виргинильным состоянием (рис. 2). Вместе с тем сравнение изменчивости особей в пределах генеративного периода выявляет общую тенденцию снижения его уровня от молодых генеративных растений к старым. Наибольшую степень изменчивости признаков вегетативной и генеративной сферы имеют особи в молодом генеративном состоянии (*g1*), наименьшую – в старом генеративном состоянии (*g3*). Так, вариабельность высоты генеративных побегов снижается от 19,4% в *g1* до 9,3% в *g3*. Изменчивость длины листовой пластинки снижается от 25,1-46,8% (повышенный и высокий) у особей *g1* до 20,4-40,5% у особей в среднегенеративном возрастном состоянии (*g2*) и минимальна у *g3* особей – 22,3-30,7% (средний и повышенный). Изменчивость листовой пластинки самого верхнего листа («флага») генеративного побега уменьшается от 46,8% (*g1*) до 29,2% (*g3*).

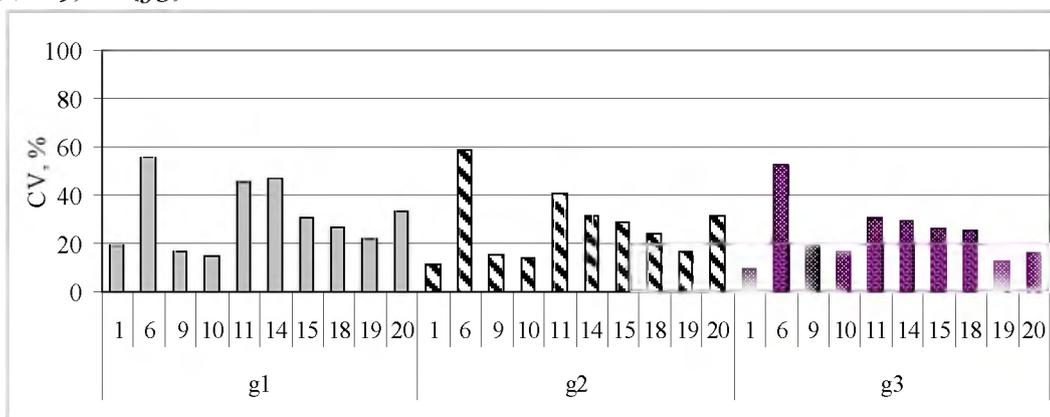


Рис. 2. Изменчивость морфологических признаков особей генеративного периода: 1 – высота растения, 6 – длина 1-го междоузлия, 9 – длина верхнего междоузлия (под соцветием), 10 – число листьев, 11 и 15 – длина и ширина листовой пластинки 1-го листа, 14 и 18 – длина и ширина листовой пластинки верхнего листа, 19 – длина соцветия, 20 – ПСП

Поэтому виргинильное состояние можно отнести к повышенно-средневарьирующему состоянию.

У генеративных растений менее вариабельны признаки репродуктивной сферы. Причем, общая тенденция неустойчивости (более высокого уровня изменчивости) особей *g1* сохраняется. Если изменчивость длины соцветия и числа колосков (цветков) в *g1* соответствует среднему (22,2%) и повышенному (33,4%) уровню, то к *g3* изменчивость этих признаков имеет низкий уровень – 13,0 и 15,7%.

Во всех онтогенетических состояниях самым стабильным (слабоварьирующим) признаком является число листьев, часто не превышающий 20%-ный уровень изменчивости. У взрослых растений (*v-g3*) степень изменчивости числа листьев составляет всего 12,1-16,8%.

Динамику изменчивости признаков в ходе онтогенеза Ю.А. Злобин [1] рассматривает как онтогенетическую тактику, обеспечивающую адаптивный морфогенез. Наименьшая изменчивость признаков в виргинильном состоянии указывает на максимальную стабилизацию органов в этом периоде, по сравнению с предыдущими состояниями прегенеративного периода. Необходимо отметить, что самая узкая зона изменчивости характерна для признаков виргинильных особей – 24,9-35,2%. Самая широкая зона изменчивости свойственна имматурным особям (20,6-77,1%).

Изучение структуры изменчивости морфологических признаков вегетативных и репродуктивных органов в соответствии с классификацией Н.С. Ростовской [10] провели на среднегенеративных особях. Приспосабливаясь к условиям обитания, растения полевицы гигантской вырабатывают определенный уровень изменчивости. Сравнение степени изменчивости по параметрам, как целой особи, так и признаков



генеративных побегов показывает, что у особей низкий уровень изменчивости имеют высота растения (11,9-14,1%) и число фитомеров (листьев) на генеративном побеге (10,7-12,9%). От повышенного до очень высокого уровня изменяется вариабельность числа побегов: генеративные варьируют в пределах 25,8-70,3%, удлинённые – 31,7-66,4%, укороченные – 51,4-64,3%. Среди параметров генеративного побега наиболее вариабельным признаком, характеризующимся очень высоким уровнем изменчивости, является длина первого междоузлия (60,2-60,9%). Высокий уровень изменчивости у всех признаков первого листа – длины влагалища, листовой пластинки и индекса листа (35,2-45,5%). Из признаков репродуктивной сферы наибольший размах изменчивости имеет семенная продуктивность: потенциальная (ПСП) (34,4-44,3%) и реальная (РСП) (36,2-48,3%). Более стабильны показатели длины соцветия, число узлов и веточек в соцветии, не превышающие 20% уровень.

Группировку признаков по характеру силы связей и размаху варьирования на группы индикаторов изучали в 2007 и 2010гг. В годы наблюдений более сухим и жарким был вегетационный период 2010г. Среднемесячная температура 3-х месяцев (май-июль) в 2007г. составляла 8,2-16,5 °С, в 2010г. – 9,4-21,7 °С. Сумма осадков за эти же месяцы в 2007г. достигла 110,6 мм, а в 2010г. – значительно ниже – 73,9 мм. Недостаточность увлажнения отразилась на уровне изменчивости растений.

В 2007г. пределы изменчивости коэффициента вариации изученных признаков колеблются от 7,5 до 60,9%, а коэффициенты детерминации – от 0,052 до 0,232. В 2010г. соответственно в пределах 10,8-70,3% и 0,047-0,216.

В структуре изменчивости в 2007г. в группе эколого-биологических признаков, характеризующихся одновременно высоким уровнем общей и согласованной изменчивости, выявлен только один признак – РСП. В 2010г. в эту группу, кроме РСП, добавилась ПСП. Эти признаки зависят от условий среды и влекут за собой согласованные изменения всей морфоструктуры растений.

К ключевым признакам с высоким уровнем согласованной изменчивости при низкой общей изменчивости в 2007 и 2010гг. относятся высота генеративного побега, длина влагалища 2-го листа и признаки генеративной сферы: длина соцветия, число и максимальная длина паракладий в соцветии. Эти признаки составляют 20,6-23,3% от общего числа морфологических параметров и выступают в качестве биологических индикаторов. Они определяют морфологическую структуру и общее состояние (жизненность) растения и в небольшой степени зависят от условий среды.

В структуре изменчивости к группе таксономических индикаторов (с относительно низкой общей и согласованной изменчивостью) как в 2007 г., так и в 2010 г., можно отнести число листьев на побеге, длину верхнего и 3-го междоузлий генеративного побега, число узлов в соцветии и индекс побега.

В качестве экологического индикатора (с высокой общей и низкой согласованной изменчивостью) у полевицы гигантской выступают длина первого междоузлия генеративного побега и число вегетативных побегов в особи. Они имеют очень высокий уровень (выше 50%) общей изменчивости и определяются преимущественно влиянием внешних факторов.

Таким образом, закономерность распределения морфологических признаков по группам критериев, выявленная в 2007г., подтверждается исследованиями 2010г.

Онтогенетические тактики развития разных структурных частей особей полевицы гигантской устанавливали по Ю.А. Злобину [1, 3]. Проявление общих закономерностей в характере изменчивости морфологических параметров в период онтогенеза является проявлением онтогенетических тактик. Приспосабливаясь к условиям жизни, растения вырабатывают определенный уровень изменчивости признаков как форму тактики, которая может им обеспечить наиболее полную реализацию онтогенетической программы. Изменение уровня варьирования признака в ряду ухудшения условий обитания (на градиенте) устанавливался по индексу виталитета ценопопуляции по размерному спектру особей (IVC) [9].

Анализ закономерностей морфологической структуры *Agrostis gigantea* выявил два типа онтогенетических тактик признаков: конвергентную и дивергентную. В ходе



тактики конвергенции уровень варьирования признака при ухудшении условий снижается, тактика дивергенции, напротив, состоит в увеличении варьирования параметра. В более благоприятный для вегетации 2007г. конвергентную онтогенетическую тактику проявляют большинство признаков (88,6% от общего числа морфологических параметров), в сухой 2010г. эта тактика характерна для меньшего числа признаков (61,8%). В 2007 и 2010гг. конвергентная тактика была установлена как для органов вегетативной, так и генеративной сферы: для числа листьев на побеге, длины листовой пластинки 1 и 2-го листьев, индексов 1-3-го листьев и параметров соцветия (длины соцветия, числа и максимальной длины паракладий соцветия, ПСП и РСП).

Дивергентная тактика выявлена в более оптимальный для вегетации 2007г. только у 4 признаков (11,4%). В неблагоприятный для полевицы гигантской 2010г. усиливается внутрипопуляционное разнообразие и увеличение варьирования отмечено уже у 13 морфологических параметров (38,2%). Нужно отметить, что в годы исследования дивергентную тактику проявляли разные признаки, совпадений по годам не обнаружено. Если в 2007г. дивергентная тактика характерна только для структур вегетативной сферы – числа удлинённых вегетативных побегов и длины влагалища 1-2-го листьев, то в 2010г. увеличивается расхождение между особями как в вегетативной, так и в генеративной сфере. Увеличивается вариация числа укороченных, генеративных и общего числа побегов на особи, длины нижнего междоузлия соломины, длины влагалищ и листовых пластинок 3-4-го листьев, число узлов в соцветии и др.

Таким образом, преобладающая часть морфологических признаков *Agrostis gigantea* для оптимизации условий жизнедеятельности имеет конвергентную тактику. Как правило, в полевицевых луговых сообществах *Agrostis gigantea* образует основную массу травостоя (с проективным покрытием 50-80%), участие других видов в сложении травостоя небольшое (чаще всего 12-18 видов). Можно думать, что отсутствие жесткой межвидовой конкуренции при усилении эколого-фитоценотического стресса обуславливает направление ресурсов на стабилизацию морфологических признаков, выравнивание разноразмерных растений.

### Заключение

Таким образом, анализ всей совокупности данных дал обобщенную оценку тенденциям изменчивости в ходе онтогенеза полевицы гигантской. Неустойчивыми (сильноварьирующими) являются прегенеративные особи. Наиболее изменчивы проростки. В целом в процессе прегенеративного периода от проростков до виргинильного состояния происходит снижение изменчивости структурных частей особей. С переходом в генеративный период наблюдается второй максимум морфологической изменчивости особей. В дальнейшем проявляется тенденция снижения уровня изменчивости от молодых к старым генеративным растениям. В ценопопуляциях *Agrostis gigantea* особей постгенеративного периода (субсенильных) очень мало или они отсутствуют, сенильные особи не обнаружены.

Изучение уровня изменчивости морфологических признаков в природе (у среднегенеративных особей) продемонстрировало, что различные морфологические признаки имеют характерные для них границы изменчивости. Самыми вариабельными признаками с очень высоким уровнем изменчивости оказались длина 1-го междоузлия ( $CV=60,2-60,9\%$ ), 1-го (нижнего) и самого верхнего листа («флага») генеративного побега, ПСП. Наименее вариабельными из изученных признаков являются число листьев (фитомеров) на генеративном побеге ( $CV=10,7-12,9\%$ ) и показатели репродуктивной сферы – длина соцветия, числа узлов и паракладий в соцветии, не превышающие 20% уровень.

Изучение изменчивости исследованных признаков и структуры связей между ними выявляет следующие закономерности. Наиболее изменчивых, сильно коррелирующих друг с другом и зависящих от внешних факторов, т.е. эколого-биологических системных индикаторов у полевицы гигантской мало (ПСП и РСП). К биологическим



индикаторам, определяющим общее состояние особей, относятся 20,6-23,3% морфологических признаков и «ключевыми» являются признаки, определяющие габитус растения (высота побега, мощность соцветия – длина соцветия, число и длина паракладий). К группе таксономических индикаторов относятся отмеченные выше устойчивые признаки – число листьев на побеге и узлов в соцветии. Четкими экологическими индикаторами у злака могут служить длина первого междоузлия генеративного побега и число вегетативных побегов в особи.

Оценка онтогенетических тактик показала, что для более полной реализации онтогенетических программ для структурных частей *Agrostis gigantea* в большей степени характерно проявление конвергентной тактики (снижение изменчивости признака при возрастании стресса). Тактика стабилизации у полевицы гигантской является проявлением стрессово-защитного механизма.

### Список литературы

1. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений: – Казань, 1989. – 142 с.
2. Злобин Ю.А. Биоразнообразие фитопопуляций – основа устойчивого существования видов растений и растительных сообществ // Вісник СНАУ. – 2010. – Выпуск 4(19). – С. 3-10.
3. Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. – Сумы: Унив. книга, 2009. – 263 с.
4. Агаев М.Г. Экспериментальная эволюция (на примере модельных популяций автотамных растений). – Л., 1978. – 271 с.
5. Ценопопуляции растений (основные понятия и структуры). – М.: Наука, 1976. – 217 с.
6. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.
7. Курченко Е.И. Полевица гигантская // Диагнозы и ключи возрастных состояний злаков. – М.: Прометей, 1997. – С. 88-91.
8. Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. – Свердловск: УрНЦ АН СССР, 1975. – С. 3-14.
9. Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Методы популяционной биологии // Материалы докладов VII Всероссийского популяционного семинара (часть 2), Сыктывкар, 2004. – С. 113-120.
10. Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. – СПб., 2002. – 308 с.

## VARIABILITY OF MORPHOLOGICAL FEATURES IN ONTOGENY AND SURVIVAL TACTICS OF SPEAR GRASS (*AGROSTIS GIGANTEA* ROTH) IN CENTRAL YAKUTIA

**V.E. Kardashevskaya**  
**N.N. Egorova**

North-Eastern federal university  
named after M.K. Ammosov,  
677000, Yakutsk, street  
of the Belinski, 58

e-mail: kardashevskaya\_v@inbox.ru,  
nurne@mail.ru

Investigation of individual variability of morphological features of wild grass *Agrostis gigantea* Roth in Central Yakutia is conducted. We revealed high variability of the younger age-group. The elements of species variability structure are identified. We determined the existence of convergent and divergent ontogenetic tactics.

Key word: age-groups, variability, structure of variability, coefficient of determination, ontogenetic tactics, indicators.