



## СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫЕ НАУКИ

### АГРОНОМИЯ

УДК 582.542.11 (282.256.67)

А.И. Федорова, М.М. Черосов

#### ВИТАЛИТЕТНАЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛИСОХВОСТА ТРОСТНИКОВИДНОГО (*ALOPECURUS ARUNDINACEUS* (POIR.)) В УСЛОВИЯХ ЛЕНО-ВИЛЮЙСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ\*

*Впервые были изучены виталитетный состав и возрастная структура ценопопуляций *Alopecurus arundinaceus* в природных условиях Лено-Вилюйского междуречья. Выявлены 3 типа виталитета: процветающие, равновесные и депрессивные. Возрастной спектр нормальный, неполночленный, в основном левосторонний, преобладают молодые прегенеративные особи.*

**Ключевые слова:** виталитет, критерий виталитета Q, индекс виталитета IVC, возрастная структура, Лено-Вилюйское междуречье.

A.I. Fedorova, M.M. Cherosov

#### VITALITY AND AGE STRUCTURE OF ARUNDINACEOUS FOXTAIL (*ALOPECURUS ARUNDINACEUS* (POIR.)) COENOPULATIONS IN THE LENA-VILUY INTERFLUVE CONDITIONS

*For the first time the vitality composition and the age structure of the arundinaceous foxtail (*Alopecurus arundinaceus*) coenopopulations in the natural conditions of the Lena-Viluy interfluve are studied. 3 types of vitality are revealed: flourishing, equilibrium and depressive. The age spectrum is normal, non-complete, mostly left-handed, dominated by young pre-generative species.*

**Key words:** vitality, Q criterion of vitality, vitality index IVC, age structure, Lena-Viluy interfluve.

**Введение.** В настоящее время популяционные исследования ведутся в различных направлениях. Одним из них является жизненное (виталитетное) и возрастное состояние. Виталитетная и возрастная структуры являются основными показателями состояния ценопопуляций, реально отражающими жизненное состояние и устойчивость к воздействию стресса.

Жизненность (виталитет) – это усредненный уровень процветания или угнетения ценопопуляций растений в зависимости от условия обитания. Жизненность не всегда связана с массой ценопопуляций, так как есть виды, для которых оптимальным является доминирование, но есть виды, которые лучше себя чувствуют при рассеянном произрастании в сообществе [1].

Возрастная структура является интегральным показателем состояния ценопопуляций растений. Она определяется индивидуальными свойствами видов (характером и продолжительностью он-

\* 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».

тогенеза, особенностями возобновления), ценоотическими условиями и этапом большой волны развития ценопопуляции. Таким образом, возрастной состав ценопопуляции отражает ее состояние в данных ценоотических условиях в определенный период и определяет ее устойчивость [2].

**Цель исследования.** Изучение возрастной и виталитетной структуры ценопопуляций *Alopecurus arundinaceus* в условиях Лено-Вилкойского междуречья.

**Объект и методы исследований.** Лисохвост тростниковидный *Alopecurus arundinaceus* (Poir) – гемикриптофит, гигромезофит, галофит, евразийский, бореальный. Встречается в Якутии: Верхнеленском, Центрально-Якутском, Алданском районах [3]. Произрастает на пойменных приозерных засоленных, солонцеватых лугах, по берегам рек и водоемов [4]. Лисохвост тростниковидный является слабоизученным видом в отношении состояния его популяций в Вилкойской зоне Якутии.

Наши исследования проводились в Нюрбинском районе Вилкойской зоны Якутии. Изучено 7 ценопопуляций (далее ЦП) в природных условиях, которые отличаются по градиентам увлажнения, засоления, видовому составу и по степени антропогенного воздействия. Распространение изучаемых ЦП по сообществам и оценка фитоценозов по экологическим шкалам представлены в таблице 1 [5].

Оценка виталитета особи рассчитывалась усреднением нормированных значений всех оцениваемых признаков растений по средним для всей выборки особей. Результаты ранжировались по трем классам: а – высокий виталитет, b – средний, с – низкий. Оценку виталитетного типа ценопопуляций проводили с использованием критерия Q:

- 1)  $Q = \frac{1}{2}(a + b) > c$  – процветающие ценопопуляции;
- 2)  $Q = \frac{1}{2}(a + b) = c$  – равновесные ценопопуляции;
- 3)  $Q = \frac{1}{2}(a + b) < c$  – депрессивные ценопопуляции [1].

Таблица 1

**Экологическая оценка ценопопуляций *Alopecurus arundinaceus* (Poir)**

Ценопопуляция	Экологические показатели				
	Увлажнение	Засоление	Роль в сообществе	Степень антропогенного воздействия	Состояние виталитета
1. Лисохвостно-ячменная	66,2	13,6	Доминант	Средняя	Депрессивное
2. Лисохвостно-ячменная	62,9	12,6	Доминант	Сильная	Депрессивное
3. Клеверо-мышиногоршковоя	59,8	12,7	Спутник	Средняя	Депрессивное
4. Осоково-лисохвостная	63,9	12,8	Содоминант	Средняя	Равновесное
5. Бекманиево-осоковая	67,3	12,9	Содоминант	Слабая	Процветающее
6. Лисохвостно-мышиногоршковоя	60,8	12,9	Доминант	Слабая	Процветающее
7. Бекманиево-осоковая	65,2	12,6	Содоминант	Отсутствует	Процветающее

Для оценки степени процветания или депрессивности ценопопуляции использовали отношение  $I_Q = (a + b) / 2c$ . В этом случае значения  $> 1$  будут соответствовать процветающему состоянию,  $< 1$  – депрессивному, а степень отклонения от 1, соответствующей равновесному состоянию, будут отражать степень процветания или депрессии. Для оценки жизненности ценопопуляций А.Р. Ишбирдиным, М.М. Ишмуратовой [6] был предложен популяционный индекс – индекс виталитета

ценопопуляций (IVC), рассчитываемый по размерным спектрам составляющих ценопопуляции особей генеративного состояния. Индекс рассчитывался с использованием выравнивания методом взвешивания средних

$$IVC = \frac{\sum_{i=1}^N x_i / \bar{x}_i}{N},$$

где  $x_i$  – среднее значение  $i$ -го признака в ценопопуляции;  $\bar{x}_i$  – среднее значение  $i$ -го признака для всех ценопопуляций;  $N$  – число признаков.

Для построения размерного спектра были взяты следующие признаки: высота побега, число листьев и побегов, длина соцветия, количество узлов, количество колосков в соцветии, длина и ширина листьев. В каждой ценопопуляции было проанализировано по 30 особей среднегенеративного состояния. Выбранные признаки хорошо раскрывают жизненные показатели растений и весьма удобны для измерения в полевых условиях, охватывают как вегетативные, так и репродуктивные признаки вида.

Для исследования возрастной структуры ценопопуляций вида в конкретных природных условиях использован метод учетных площадок. При определении возрастной структуры ценопопуляций, согласно стандартным критериям, учитывались следующие возрастные состояния: проростки (р), ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g1), средние генеративные (g2), старые генеративные (g3), субсенильные (ss).

Построение возрастных спектров проведено по методике, предложенной Т.А. Работновым [7] и получившей дальнейшее развитие в работах школы А.А. Уранова [8, 9], О.В. Смирновой и др. [10]. Индекс возрастности ценопопуляций определен по методике А.А. Уранова [11]. Индекс эффективности и тип ценопопуляций – по методике Л.А. Животовского [12], которая основана на совместном использовании индекса возрастности ( $\Delta$  – дельта) и индекса эффективности ( $\omega$  – омега). Для общей оценки самоподдержания ценопопуляции использованы индексы восстановления [13] и старения [14]. Все данные были обработаны статистически при помощи пакетов прикладных программ MS Excel и Statistica 7.0.

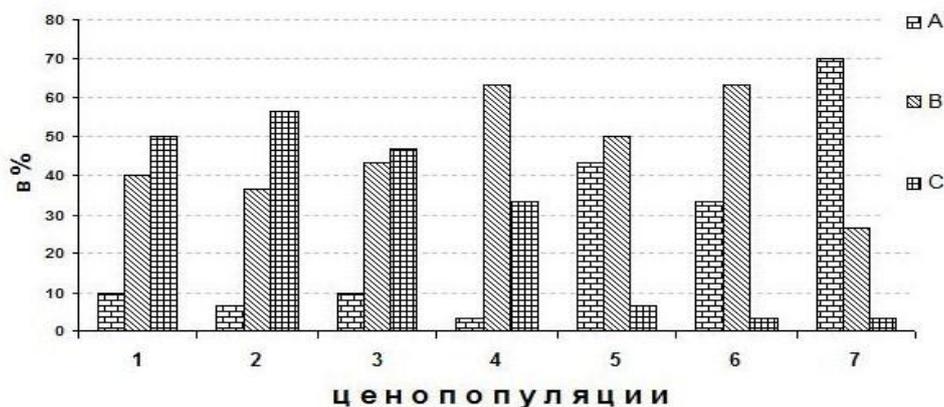
**Результаты исследований.** Анализ местообитаний по экологическим шкалам показал, что изученные ценопопуляции по фактору увлажнения почв располагаются от сухолугового (59,8–62,9 балла) – 34,1 % до влажнолугового (63,9–67,3 балла) – 45,9 %. В экологическом ряду по ступеням богатства-засоленности почв располагаются довольно богатые (12,6–13,6 баллов) – 56,9 %.

Оценка жизнестойкости ЦП *Alopecurus arundinaceus* по размерному спектру особей показала, что в наиболее благоприятных условиях находятся растения ЦП 5 и 7, IVC составляет 1,18 и 1,07 соответственно, в наименее благоприятных условиях находятся растения ЦП 2 и 3 – IVC составляет 0,89 и 0,83 соответственно.

На основе морфометрических параметров вычислен индекс виталитета для ранжирования каждой особи по классам виталитета. Для *Alopecurus arundinaceus* объем выборки составил 210 особей, минимальное значение индекса виталитета особи – 0,83; максимальное – 1,18; при этом получены следующие объемы классов виталитета: 53а – 97b – 60с.

Как видно из рисунка, наибольшая доля особей класса виталитета «а» отмечена в ценопопуляциях 5 и 7. Эти ценопопуляции имеют левосторонний спектр виталитетной гистограммы, обеспечивают воспроизводство и в наибольшей степени трансформируют среду обитания, а также имеют высокие показатели IVC и Q. Средний уровень жизнестойкости отмечен в ЦП 4 и ЦП 6, связан с высокой представленностью среднего класса виталитета «b», и небольшим числом представлены особи высшего «а» и низшего «с» классов. Эти ценопопуляции имеют центрированный спектр виталитетной гистограммы, обеспечивают устойчивость популяции и контроль за размерами реализованной экологической ниши.

**Виталитетный спектр  
*Alopecurus arundinaceus* (Poir.)**



Виталитетный спектр ценопопуляций *Alopecurus arundinaceus* в процентных соотношениях (классы: а – высший, b – средний, с – низший)

Низший уровень жизненности отмечен в ценопопуляциях 1, 2 и 3, имеющих правосторонний виталитетный спектр, с высокой представленностью особей низшего класса «с», небольшим числом особи среднего класса «b» и высшего класса «а».

Жизненность изученных ценопопуляций *Alopecurus arundinaceus*: несмотря на сходство возрастного состава на различных ступенях градиента, виталитетный тип варьирует от процветающего до депрессивного. Ценопопуляции процветающего типа с высоким индексом качества приурочены в ЦП 5, 6 и 7, равновесного типа – в ЦП 4, депрессивного типа – в ЦП 1, 2 и 3. Можно отметить, что максимальным значениям виталитета соответствует максимальная выраженность цветения, а минимальным значениям виталитета соответствуют минимально выраженные депрессивные состояния (табл.2).

Таблица 2

**Оценка жизненности ценопопуляций *Alopecurus arundinaceus* по критерию виталитета и размерного спектра**

Номер ЦП	(a+b)/2c	Q	Индекс виталитета (IVC)	Особи по классам виталитета, %			Виталитетный тип ценопопуляции
				a	b	c	
1	7,5	0,35	0,93	10	40	50	Депрессивная
2	6,5	0,38	0,89	6,6	36,6	56,6	Депрессивная
3	8	0,57	0,83	10	43,3	46,6	Депрессивная
4	10	1	0,93	3,3	63,3	33,3	Равновесная
5	14	7	1,07	43,3	50	6,6	Процветающая
6	14,5	14,5	1,03	33,3	63,3	3,3	Процветающая
7	14,5	14,5	1,18	70	26,6	3,3	Процветающая

Средняя плотность ценопопуляций *Alopecurus arundinaceus* варьирует от 55,3 до 146,6 шт/ 1 м<sup>2</sup>. Максимальная плотность выявлена в ЦП 5 – (146,6 шт/ 1 м<sup>2</sup>), средняя – в ЦП 4 (118 шт/ 1 м<sup>2</sup>), минимальная – в ЦП 2 (55,3 шт/ 1 м<sup>2</sup>). Высокие показатели индексов восстановления и замещения наблюдаются в ЦП 4 и 5. Индекс восстановления изменяется от 1,0 до 2,87, индекс замещения от 0,71 до 2,54. Низкие показатели индекса восстановления и замещения отмечены в ЦП 1 и 2. Высокая доля генера-

тивных особей от суммы взрослых особей и от суммы общего числа особей отмечена в ЦП 1 и 2, а доля молодых особей – в ЦП 5 и 7 (табл. 3).

Все исследованные ценопопуляции *Alopecurus arundinaceus* по критерию абсолютного максимума и по классификации «дельта–омега» относятся к молодым и переходным, так как большинство особей находятся в имматурных и виргинильных онтогенетических состояниях.

Все изученные ЦП *Alopecurus arundinaceus* являются нормальными неполночленными, возрастные спектры в основном левосторонние, по характеру с различными максимумами – одновершинные, двухвершинные и многовершинные.

Таблица 3

### Некоторые демографические показатели ценопопуляций *Alopecurus arundinaceus*

Показатель	Ценопопуляции						
	1	2	3	4	5	6	7
Средняя плотность, экз/м <sup>2</sup>	72,6	55,3	61,6	118	146,6	129	136,6
Индекс восстановления – I <sub>v</sub>	1,04	1	1,57	2,87	2,72	2,03	2,1
Индекс замещения – I <sub>з</sub>	0,71	0,80	1,28	2,54	2,33	1,7	1,75
Индекс старения – I <sub>с</sub>	0,18	0,12	0,08	0,04	0,05	0,07	0,07
Доля генеративных особей от суммы взрослых особей (g/ v+g)	0,68	0,82	0,64	0,42	0,58	0,49	0,68
Доля генеративных особей от суммы общего числа особей (g/p+j+im+v+g)	0,48	0,48	0,38	0,25	0,25	0,32	0,31
Доля молодых особей (j+im), %	17	18,6	22,3	43,6	72	39,6	65,3
Доля взрослых особей (v+g), %	42,3	28,6	34,3	66	62	77,6	58,6
Индекс возрастности – Δ	0,39	0,32	0,28	0,20	0,20	0,24	0,22
Индекс эффективности – ω	0,53	0,48	0,47	0,41	0,38	0,45	0,41

К одновершинным относятся: ЦП 3, 4, 5, 6, 7. В ЦП 3 максимум в спектре приходился на имматурные (im) особи (23,7). В ЦП 4 максимум в спектре приходился на виргинильные (v) особи (31,9). В ЦП 5 и 7 максимумы приходились на имматурные (im) особи (34,3 – 36). В ЦП 6 максимум в спектре приходился на виргинильные (v) особи (30,2). К двухвершинным относится ЦП 2, абсолютные максимумы наблюдаются на ювенильных (j) (22,8) и молодых (g1) генеративных (20,4) особях. К многовершинным относится ЦП 1, в этой ценопопуляции наблюдается три пика на виргинильном (v) (18,3), среднегенеративном (g2) (15,1) и субсеньном (ss) (18,3). Число растений каждого возрастного состояния выражено в процентах от общего числа особей (табл.4).

Таблица 4

### Возрастные спектры ценопопуляций *Alopecurus arundinaceus*

Номер ЦП	Доля особей онтогенетических состояний, %							
	p	j	im	v	g1	g2	g3	ss
1	0	11	12,3	18,3	11,9	15,1	12,8	18,3
2	1,8	22,8	10,8	9	20,4	11,4	10,8	12,6
3	0	12,4	23,7	20	10,8	13,5	11,3	8,1
4	2,8	13,8	23,1	31,9	9	8,4	6,4	4,2
5	3,1	14,7	34,3	17,7	9	8,4	7	5,4
6	2	12,4	18,3	30,2	11,8	10,5	7,4	6,9
7	2,1	11,7	36	13,6	12,4	11,2	5,6	7

**Заключение.** Влияние увлажненности почв на качество ценопопуляций неодинаково: высокий Q зарегистрирован и в увлажненных, и в сухих местообитаниях. Из наших данных видно, что реакция виталитетного состава ценопопуляций зависит от антропогенного воздействия (сенокос, выпас, тебеневка и т.д.) и от видового состава.

Анализ виталитетных спектров показывает, что высокое качество популяций может достигаться по-разному: а) на увлажненных почвах главным образом за счет особей высшего класса виталитета; б) на сухих почвах благодаря высокой частоте особей как среднего, так и высшего классов. Это свидетельствует о различной виталитетной структуре процветающих популяций на разных типах почв. Чем благоприятнее экологический режим, тем больше в ней оказывается особей высшего и промежуточного классов виталитета, а антропогенные воздействия ведут к увеличению в ценопопуляциях доли угнетенных особей, превращая их в депрессивные с выраженной правосторонней асимметрией.

Анализ возрастного спектра показал, что все исследованные ценопопуляции можно отнести к зрелым нормальным неполночленным, имеющим выраженную левосторонность. Характерным является наличие большой доли растений прегенеративного периода, представленного в основном имматурными и виргинильными растениями, небольшое участие генеративных растений и незначительная доля субсенильных особей. Высокий процент участия имматурных и виргинильных растений свидетельствует о молодости ценопопуляции за счет нормальной партикуляции и преимущественно вегетативного способа возобновления.

Наиболее оптимальными условиями во всех исследованных ценопопуляциях являются влажнолуговые сообщества на достаточно засоленных почвах при минимальных антропогенных нагрузках.

### Литература

1. Злобин Ю.А. Принципы и методы ценологических популяций растений. – Казань, 1989. – 146 с.
2. Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1993. – Т. 98, Вып. 5. – С. 100–108.
3. Гоголева П.А. Конспект флоры высших сосудистых растений Центральной Якутии: справ. пособие. – Якутск, 2003. – 64 с.
4. Определитель высших растений Якутии. – Новосибирск, 1974. – С. 56–57.
5. Королюк А.Ю., Троева Е.И., Черосов М.М. Экологическая оценка флоры и растительности Центральной Якутии. – Якутск, 2005. – 108 с.
6. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценологические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии: мат-лы докл. VII Всерос. популяционного семинара (16–21 февраля 2004). – Сыктывкар, 2004. – Ч. 2. – С. 113–120.
7. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – Вып. 6. – С. 7–204.
8. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. – М.: Наука, 1967. – С. 3–8.
9. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. – 1975. – № 2. – С. 7–33.
10. Ценопопуляции растений: основные понятия и структура / О.В. Смирнова [и др.]; отв. ред. Т.И. Серебрякова. – М.: Наука, 1976.
11. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т. 79, Вып. 1. – С. 119–134.
12. Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.
13. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИИ «Ланар», 1995. – 224 с.

14. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. – Йошкар-Ола, 1998. – Ч. 1. – С. 146–149.



УДК 581.46:582.675.1(571.56)

Л.А. Приходько, О.А. Сорокопудова

### ХАРАКТЕРИСТИКА И ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ЦВЕТКОВ ВИДОВ РОДА *AQUILEGIA* (L.) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ\*

В статье приведены данные морфологического изучения и оценки variability 14 признаков цветков 11 видов рода *Aquilegia*, интродуцированных в Центральной Якутии. Установлено, что количественные признаки варьировали в слабой и средней степени. Выявлены виды с наиболее высоким и низким варьированием комплекса признаков.

**Ключевые слова:** *Aquilegia*, morphology, flower, variability.

L.A. Prikhodko, O.A. Sorokopudova

### THE QUANTITATIVE INDICATOR CHARACTERISTICS AND THE VARIABILITY OF THE FLOWER SPECIES OF THE GENUS *AQUILEGIA* (L.) IN CENTRAL YAKUTIA

The data on the morphological study and the variability assessment of 14 flower indicators of 11 species of the genus *Aquilegia* introduced in Central Yakutia are given in the article. It is established that quantitative indicators varied from weak to moderate degree. The species with the highest and the lowest variability of the indicator complex are revealed.

**Key words:** *Aquilegia*, morphology, flower, variability.

**Введение.** Виды рода водосбор, или аквилегия (*Aquilegia* L.), – декоративные многолетние травы, одни из самых распространенных в культуре. Растения отличаются разнообразием оттенков и формы листьев, окраской и формы цветков и всего растения в целом. Описано около 120 видов *Aquilegia*, распространенных в умеренных широтах и горных областях Северного полушария. В культуре используется около 35 видов и множество гибридных форм и сортов.

В Якутском ботаническом саду ИБПК СО РАН собрана значительная коллекция видов рода *Aquilegia*, насчитывающая до 20 видов, подвидов и форм растений, большинство из которых введены в культуру впервые – *A. alpina* L., *A. atrata* W. D. J. Koch, *A. canadensis* L., *A. einseleana* F. W. Schultz, *A. flabellata* Siebold et Zucc. var. *pumila* Kudo f. *yezoense*, *A. formosa* var. *truncata* (Fisch. et C.A. Mey.) Baker, *A. kitaibelii* Schott, *A. oxysepala* Trautv. et C.A. Mey., *A. viridiflora* Pall., *A. viscosa* ssp. *hirsutissima* (Timb.-Lagr.) Breistr. и др. Некоторые виды, интродуцированные ранее, но позже выпавшие, восстановлены – *A. flabellata* Siebold et Zucc., *A. glandulosa* Fisch. ex Link., *A. vulgaris* L.

В условиях культуры в Якутии морфологические признаки цветков и их изменчивость у видов рода *Aquilegia* не изучены, за исключением *A. glandulosa* [1].

**Цель работы.** Выявление морфологических особенностей и variability количественных признаков видов рода *Aquilegia* в интродукционных ценопопуляциях на территории Якутского ботанического сада ИБПК СО РАН.

\* Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИБПК СО РАН на 2014–2017 гг. по теме (проект) №0376-2014-002 «Тема №52.1.11. Разнообразие растительного мира таежной зоны Якутии: структура, динамика, сохранение. № гос. регистрации 01201282190»