

БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

Экология

УДК 633.264:581.55(571.56-191.2)

<https://doi.org/10.31242/2618-9712-2025-30-2-238-249>



Оригинальная статья

Стратегии жизни плотнoderновинных злаков *Festuca lenensis* Drob. и *Koeleria cristata* (L.) Pers. в степных сообществах Центральной Якутии

С. Н. Андреева[✉]

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, Российская Федерация

[✉]Sandren_1601@mail.ru

Аннотация

Проведена оценка стратегий жизни плотнoderновинных злаков *Festuca lenensis* и *Koeleria cristata* в степных сообществах Центральной Якутии. В рамках наиболее распространенной на данное время концепции эколого-фитоценологических стратегий Л.Г. Раменского и Дж. Грайма выделяют три основных типа стратегий: конкуренты – competitors; стресс-толеранты – stress-tolerants; рудералы – ruderals (CSR-стратегии). Для каждого типа стратегии характерен свой комплекс адаптивных онтогенетических и популяционных признаков. Учитывался комплекс адаптивных популяционных показателей: плотность, индексы восстановления (I_B), старения (I_C), базовый спектр, типы регенеративной стратегии, виталитетная структура. Всего исследованы 21 ценопопуляция *Festuca lenensis* и 12 ценопопуляций *Koeleria cristata*. Проведена оценка экологических условий сообществ с использованием экологических шкал, учитывалось влияние следующих экологических факторов – увлажнение (У), богатство – засоленность почвы (БЗ) и пастбищная дигрессия (ПД). В долине среднего течения р. Лена *Festuca lenensis* произрастает при увлажнении 56,0–59,0 ступени, богатстве – засоленности почв 10,4–11,4 ступени и при пастбищной дигрессии от 3,8 до 4,5 ступени. Сообщества с участием *Koeleria cristata* приурочены к участкам с увлажнением 54,5–59,0 ступени, богатством – засоленностью почв 10,4–12,2 ступени и пастбищной дигрессией 4,2–4,5 ступени. Для *Festuca lenensis* и *Koeleria cristata* установлены различные типы жизненных стратегий. Эколого-фитоценологическая стратегия *Festuca lenensis* является типичной для мелких дерновинных злаков непродуктивных сообществ CSR стратегией. Для *Koeleria cristata* установлена S стратегия. Стратегии жизни *Festuca lenensis* и *Koeleria cristata*, обусловленные различными адаптивными реакциями популяционных показателей на одни и те же эколого-фитоценологические условия, обеспечивают их успешное совместное существование в трансформирующихся условиях реликтовых степных сообществ Центральной Якутии.

Ключевые слова: *Festuca lenensis*, *Koeleria cristata*, жизненная стратегия, виталитет, конкурент, стресс-толерант, рудерал

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства образования и науки РФ по проекту «Растительный покров криолитозоны таежной Якутии: биоразнообразие, средообразующие функции, охрана и рациональное использование» (код темы: FWRS-2021-0023; номер госрегистрации в ЕГИСУ: АААА-А21-121012190038) с применением оборудования ЦКП ФИЦ «ЯНЦ СО РАН» (грант № 13. ЦКП.21.0016).

Для цитирования: Андреева С.Н. Стратегии жизни плотнoderновинных злаков *Festuca lenensis* Drob. и *Koeleria cristata* (L.) Pers. в степных сообществах Центральной Якутии. *Природные ресурсы Арктики и Субарктики*. 2025;30(2):238–249. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2025-30-2-238-249>

The life strategies of firm-bunch grasses *Festuca lenensis* Drob. and *Koeleria cristata* (L.) Pers. in the steppe communities of Central Yakutia

Sakhaya N. Andreeva✉

Institute for Biological Problems of Cryolithozone,
Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russian Federation

✉Sandren_1601@mail.ru

Abstract

An evaluation of the life strategies of firm-bunch grasses, namely *Festuca lenensis* and *Koeleria cristata*, was conducted within the steppe ecosystems of Central Yakutia, using established ecological and phytocenotic strategies. These strategies classify plant species into three groups: competitors, stress-tolerants, and ruderals, commonly referred to as CSR strategies. Each group is defined by a distinct set of adaptive ontogenetic and population characteristics. A comprehensive assessment of various adaptive population indicators was performed, including density, recovery index, aging index, basic spectrum, types of regenerative strategy, and vitality structure. The study included 21 cenopopulations of *Festuca lenensis* and 12 cenopopulations of *Koeleria cristata*. Consequently, the ecological conditions of the communities were analyzed using ecological scales, considering the impact of several factors: moisture, soil salinity, and pasture degradation. In the valley of the middle reaches of the Lena River, *Festuca lenensis* was observed to thrive within the following ranges: at moisture levels of 56.0-59.0, soil salinity levels of 10.4-11.4, and pasture degradation levels of 3.8-4.5. Conversely, communities containing *Koeleria cristata* were associated with moisture levels of 54.5-59.0, soil salinity levels of 10.4-12.2, and pasture degradation levels of 4.2-4.5. Furthermore, distinct life strategies were identified for both *Festuca lenensis* and *Koeleria cristata*. The ecological and phytocenotic strategy of *Festuca lenensis* is representative of low-bunch grasses found in unproductive communities, aligning with the CSR strategies. In contrast, *Koeleria cristata* demonstrates an S strategy. In conclusion, the life strategies of both *Festuca lenensis* and *Koeleria cristata*, shaped by their distinct adaptive responses of population indicators to comparable ecological and phytocenotic conditions, enable their successful coexistence within the changing environments of the relict steppe communities in Central Yakutia.

Keywords: *Festuca lenensis*, *Koeleria cristata*, adaptive strategy, vitality, competitor, stress-tolerant, ruderal

Funding. This study was conducted within the framework of the state assignment from the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation under the project: “Vegetation cover of the permafrost zone of the taiga in Yakutia: biodiversity, habitat-forming functions, protection and rational use” (theme No. FWRS-2021-0023; registration No. AAAA-A21-121012190038), using the equipment provided by the Core Shared Research Facilities of the Federal Research Centre “The Yakut Scientific Centre SB RAS” (grant No. 13.CSRF.21.0016).

For citation: Andreeva S.N. The life strategies of firm-bunch grasses *Festuca lenensis* Drob. and *Koeleria cristata* (L.) Pers. in the steppe communities of Central Yakutia. *Arctic and Subarctic Natural Resources*. 2025;30(2):238–249. (In Russ.); <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2024-30-2-238-249>

Введение

В настоящее время уникальные реликтовые степные сообщества, сохранившиеся с плейстоценового геологического периода, наиболее крупные участки которых распространены в долине среднего течения р. Лена Центральной Якутии, подвергаются сильному антропогенному воздействию. В степных сообществах, занимавших в прошлые периоды большие территории, происходили самые различные процессы адаптации вида на различных биологических уровнях – организменном, популяционном, экосистемном. На фоне возрастающего антропоген-

ного пресса степи ведут себя динамично, и изучение адаптационных процессов представляет особую актуальность и значимость. Особенно это касается популяций доминирующих видов степных сообществ – плотнодерновинных злаков.

«Комплексный адаптивный ответ на воздействия факторов среды, формирующийся благодаря тесной взаимосвязи его адаптивных признаков и реакций и определяющий способ выживания, положение и функциональную роль в фитоценозе», рассматривают как жизненную стратегию вида растений [1]. В рамках наиболее распространенной на данное время концепции эколого-

фитоценологических стратегий Л.Г. Раменского [2] и Дж. Грайма [3] выделяют три основных типа стратегий: конкуренты – competitors; стресс-толеранты – stress-tolerants; рудералы – ruderals (CSR-стратегии). Для каждого типа стратегии характерен свой комплекс адаптивных онтогенетических и популяционных признаков: адаптивные онтогенетические тактики, онтогенетические и репродуктивные стратегии, характер изменчивости возрастной, виталитетной, пространственной и биоморфологической структур, плотности и численности, жизненного состояния ценопопуляций, ритмов фенологического развития [4].

Сведения по экологии и биологии популяций злаков многочисленны, при этом исследований эколого-фитоценологических стратегий недостаточно.

Мелкие злаки *Festuca ovina* L. и *Koeleria macrantha* (Ledeb.) Schult., произрастающие в пастбищах Британских островов, относятся к CSR-стратегам [3]. Такой же промежуточной стратегией характеризуются некоторые плотнoderновинные луговые злаки, в частности *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. и *Nardus stricta* L., которые, обладая набором разнообразных адаптационных возможностей, имеют возможность произрастать в различных эколого-фитоценологических условиях, где проявляют тот или иной тип стратегии – от конкурента и рудерала до стресс-толеранта [5]. Агропопуляции рыхлoderновинных злаков *Dactylis glomerata* L. s.l. и *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl на вскрышных отвалах Кузбасса проявляют виолентные и патиентные качества [6].

В Якутии популяционные исследования злаков проводились В.П. Ивановой [7], А.А. Скобелевой [8], К.В. Кардашевской, В.Е. Кардашевской, А.Г. Хабытчаровой [9, 10, 11], Н.Н. Егоровой [12], Федоровой А.И. [13] и др. По наблюдениям А.А. Скобелевой [8], плотнoderновинный злак *Psathyrostachys caespitosa* (Sukacz.) Peschkova в степях Центральной Якутии обладает смешанным типом жизненной стратегии – конкурентно-стресс-толерантным (CS).

Цель исследования – определение стратегий жизни плотнoderновинных злаков *Festuca lenensis* и *Koeleria cristata* в степных сообществах Центральной Якутии.

Материалы и методы

Объекты исследования – многолетние травянистые плотнoderновинные симподиально нарастающие поликарпики *Festuca lenensis* и *Koeleria*

cristata. *Festuca lenensis* – северо-восточно-азиатский лесостепной вид. *Koeleria cristata* имеет циркумполярный ареал и является обычным растением во всей степной области.

Исследования ценопопуляций проводились на территориях Хангаласского улуса (далее ХУ) в окр. с. Октемцы (ценопопуляции ХУ-1, ХУ-2), с. Тэхтюр (ХУ-3) и с. Улах-Ан (ХУ-4, ХУ-5), Намского улуса (НУ) в окр. с. Никольский (НУ-1, НУ-2) и городского округа г. Якутск: в окр. с. Старая Табага (Таб-1 – Таб-5), с. Кильдямцы (Ки-1 – Ки-7), с. Тулагино (Ту), п. Кангалассы (Канг-1, Канг-2), с. Марха (М-1–М-6) и г. Якутск (Я-1 – Я-4). Всего исследовано 21 ценопопуляция *Festuca lenensis* и 12 ценопопуляций *Koeleria cristata*.

Материал был собран на степных участках долин среднего течения р. Лена в Центральной Якутии. Проведена оценка экологических условий сообществ с использованием экологических шкал, учитывалось влияние следующих экологических факторов – увлажнение (У), богатство–засоленность почвы (БЗ) и пастбищная дигрессия (ПД) [14]. Анализ исследованных 32 сообществ по экологическим факторам показал, что по фактору увлажнения исследованные сообщества занимают амплитуду сухолугового увлажнения (55–63 ступени), по фактору богатства–засоленности почв занимают ступени от небогатых до довольно богатых почв (8,5–13 ступени) и по фактору пастбищной дигрессии относятся к сообществам, испытывающим слабое и умеренное влияние выпаса (3–4,5 ступени) [15].

Наиболее сухие места с довольно богатыми почвами занимают крупнoderновинно-злаковые (ломкоколосниковые, ковыльные, змеевковые) настоящие степи. Твердоватоосочковые степи с типчаковыми и тонконоговыми луговыми степями занимают среднее положение по оси увлажнения. Но твердоватоосочковые степи развиваются в отличие от типчаковых и тонконоговых луговых степей в более засоленных условиях. Менее засоленные места занимают богаторазнотравные луговые степи. Лесные сообщества развиваются в наиболее влажных условиях с небогатыми почвами.

Относительно шкалы пастбищной дигрессии можно отметить, что растительность исследованных сообществ подвержена влиянию слабого и умеренного выпаса. К сообществам, испытывающим умеренное влияние пастбищной дигрес-

сии, относятся дерновинно-злаковые и твердовато-осочковые степи, а также некоторые сообщества типчаковых луговых степей, в частности, холоднопопынно-типчаковое и вильчатопычатково-типчаковое сообщество. Остальные типчаковые и тонконоговые луговые степи характеризуются условиями слабого влияния выпаса. Наименее слабое влияние пастбищной дигрессии отмечено в сообществах богаторазнотравных крупнозлаковых луговых степей и светлехвойных лесов.

В долине среднего течения р. Лена *Festuca lenensis* часто произрастает при увлажнении 56,0–59,0 ступени, богатстве–засоленности почв 10,4–11,4 ступени и при пастбищной дигрессии от 3,8 до 4,5 ступени, что характерно для твердоватоосочковых степей, типчаковых и богаторазнотравных луговых степей.

Сообщества с участием *Koeleria cristata* приурочены к участкам с увлажнением 54,5–59,0 ступени, богатством–засоленностью почв 10,4–12,2 ступени и пастбищной дигрессией 4,2–4,5 ступени и являются сообществами крупнодерновинно-злаковых и твердоватоосочковых степей, типчаковых и тонконоговых луговых степей.

Популяционные исследования проведены с учетом эколого-фитоценологических характеристик на организменном и ценопопуляционном уровнях. Исследования на организменном уровне включали измерение метрических параметров растений, находящихся в генеративном состоянии.

На популяционном уровне при изучении плотности и онтогенетической структуры объектов исследования был использован метод случайно-регулярного способа отбора учетных площадок размером 0,0625–0,25 м². Размер учетных площадок выбран, исходя из размеров дерновин объектов исследования (диаметр дерновин в среднем 4–5 см).

На ценопопуляционном уровне исследований проведена оценка демографических характеристик ценопопуляций: плотности (D), индексов восстановления (I_B), старения (I_C) [16, 17], определены базовый спектр [18], тип онтогенеза [5], типы регенеративной стратегии [3].

Изучение виталитетной структуры ценопопуляций проведено на основе анализа 10–15 количественных морфологических признаков вегетативной и генеративной сферы особей. Проведено ранжирование ряда особей по индексу IVC (in-

dex of vitality of the coenopopulation) на три класса – a (высокий), b (средний), c (низкий) [19, 20].

Под онтогенетической стратегией понимали изменчивость морфологической целостности растений (I , %) [19] на экоклине с использованием индекса виталитета ценопопуляций IVC по размерному спектру особей [21].

Типы жизненных стратегий даются по классификации Раменского–Грайма [2, 3].

Оценка взаимосвязи популяционных и фитоценологических (экологических) показателей проведена с использованием непараметрического коэффициента корреляции Спирмена r_s . При расчетах использованы пакеты программ Statistica for Windows 8 (StatSoft) и Microsoft Office Excel 2010.

Названия растений приведены согласно С.К. Черепанову [22] и Определителю высших растений Якутии [23].

Результаты и обсуждение

Полный онтогенез *Festuca lenensis* и *Koeleria cristata* включает 4 периода и 10 онтогенетических состояний. Онтогенез исследованных видов относится к В типу II надтипу по классификации Л.А. Жуковой [5], при этом для каждого вида характерны свои особенности, касающиеся продолжительности пребывания особей в тех или иных онтогенетических состояниях. Так, для онтогенеза *Festuca lenensis* характерно длительное пребывание особей в v, g_1 – g_3 состояниях. Особенности онтогенеза *Koeleria cristata* являются партикуляция в ранних онтогенетических состояниях (молодых генеративных), продолжительный старогенеративный и субсенильный период. Онтогенетический спектр ценопопуляций исследованных видов характеризуется неполнотой, обусловленной как неравномерностью семенного возобновления, так и небольшой продолжительностью пребывания особей в p - im и ss - s состояниях (табл. 1, 2) [24].

Базовый спектр ценопопуляций *Festuca lenensis* – левосторонний, с абсолютным максимумом на виргинильных особях (см. табл. 1).

Для *Festuca lenensis* характерно только семенное возобновление. По наблюдениям К.И. Осипова [25], самоподдержание ценопопуляций *Festuca lenensis* осуществляется за счет сравнительно высокого урожая семян, повторяющегося через 3–5 лет, что является следствием чередования периодов обильного цветения и отдыха, определяемых не только погодными условиями, но и

биологией вида. При достаточном увлажнении семена массово прорастают в конце июля–начале августа сразу после осыпания в «окнах» растительности (свободных от подстилки участках растительности, выбоинах, трещинах), таким образом, регенеративная стратегия относится S-типу – сезонному восстановлению. По нашим данным, в конце июля было зафиксировано большое число проростков и ювенильных особей в ценопопуляциях Канг-1, Таб-1, НУ-2, Канг-2 и Ки-1.

Для ценопопуляций *Festuca lenensis* установлена флуктуационная динамика онтогенетической структуры, обусловленная пастбищной дигрессией. При слабом увеличении пастбищной нагрузки увеличиваются плотность и численность особей, преимущественно за счет семенного размножения, спектр изменяется от централизованного или бимодального на левосторонний. Затем при дальнейшем увеличении нагрузки происходят уменьшение плотности и изменение левостороннего спектра на централизованный, бимодальный или, в крайнем случае, правосторонний (рис. 1).

Базовый спектр ценопопуляций *Koeleria cristata* – левосторонний, с абсолютным максимумом на виргинильных и молодых генеративных особях (табл. 2).

Восстановление ценопопуляций *Koeleria cristata* осуществляется семенным способом за счет

банка семян, т. е. регенеративная стратегия относится к B_s -типу. Прорастание семян происходит весной или в начале лета.

I_B ценопопуляций *Festuca lenensis* колеблется в достаточно широком диапазоне: от 0,2 до 0,8, а ценопопуляций *Koeleria cristata* – от 0–0,2 до 0,9, в зависимости от уровня семенного возобновления, в среднем I_B исследованных видов характеризуется значениями 0,4–0,6, преимущественно за счет накопления в ценопопуляциях особей *im*–*v* состояния.

Индекс старения I_C большинства ценопопуляций *Festuca lenensis* характеризуется низкими значениями – от 0 до 0,09, только у 2 ЦП *Festuca lenensis* значение I_C превышает 0,15. Данный показатель свидетельствует о низкой доле особей постгенеративных состояний, так как особи постгенеративных состояний, обладая низкой жизнеспособностью, быстро выбывают из ценопопуляции путем естественного отмирания. I_C ценопопуляций *Koeleria cristata* имеет средние значения от 0,02 до 0,32, что указывает на значительное участие особей постгенеративного периода.

Плотность особей ценопопуляций *Festuca lenensis* изменяется от 4 до 34 особей на 0,25 м². Влияние фитоценологических условий на демографические показатели ценопопуляций *Festuca lenensis* не выражено. Во всех типах сообществ встречаются ценопопуляции со средними значе-

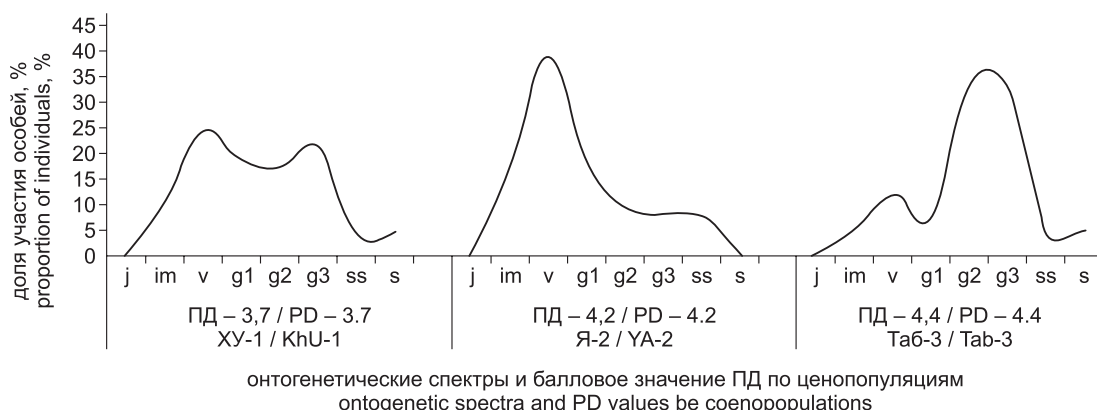


Рис. 1. Динамика онтогенетической структуры ценопопуляций *Festuca lenensis* в зависимости от пастбищной дигрессии ($Y = 57,2$ – $57,3$ и $B3 = 10,7$ – $10,9$).

Ценопопуляции: ХУ-1 – *Spiraea media* + *Stipa krylovii*; Я-2 – *Artemisia commutata* + *Festuca lenensis*; Таб-3 – *Festuca lenensis* + *Potentilla bifurca*

Fig. 1. The dynamics of the ontogenetic structure of *Festuca lenensis* coenopopulations depending on pasture degradation (PD) (M (moisture) = 57.2 – 57.3 and S (soil salinity) = 10.7 – 10.9).

The coenopopulations: KhU-1 – *Spiraea media* + *Stipa krylovii*; YA-2 – *Artemisia commutata* + *Festuca lenensis*; Tab-3 – *Festuca lenensis* + *Potentilla bifurca*

Таблица 1

Основные показатели ценопопуляций *Festuca lenensis*

Table 1

Key characteristics of coenopopulations of *Festuca lenensis*

ЦП CP	I_B I_{recovery}	I_C I_{aging}	D^*	Доля особей по онтогенетическим состояниям, %									IVC	I
	p	j		im	v	g_1	g_2	g_3	ss	s				
Твердоватоосочковые степи														
Я-4 YA-4	0,47	0,00	13	0	0	15	31	16	18	19	0	0	1,11	35,56
Канг-1 Kang-1	0,80	0,03	22	12	47	14	8	8	2	6	2	0	0,90	35,56
М-2 M-2	0,45	0,09	8	0	0	20	21	8	18	23	9	0	1,27	28,89
Таб-5 Tab-5	0,64	0,05	13	0	0	38	23	17	15	2	5	1	—**	—
Тонконоговые степи														
Ки-1 Ki-1	0,67	0,03	32	2	1	43	20	7	7	17	3	0	1,11	44,44
М-3 M-3	0,49	0,09	7	0	0	15	30	27	7	13	9	0	1,19	35,56
Типчаковые степи														
Я-2 YA-2	0,61	0,08	11	0	0	17	39	19	9	8	8	0	1,03	48,89
Таб-3 Tab-3	0,18	0,10	4	0	0	5	12	7	33	33	5	5	0,89	35,56
М-1 M-1	0,72	0,03	16	0	2	43	24	15	6	5	3	0	0,88	17,78
М-4 M-4	0,56	0,04	25	0	0	26	28	18	13	11	4	0	1,19	40,00
Я-3 YA-3	0,75	0,00	18	0	0	14	62	10	12	3	0	0	1,11	28,89
Богаторазнотравные луговые степи														
Я-1 YA-1	0,59	0,10	9	0	4	20	29	17	7	13	9	1	0,90	33,33
Канг-2 Kang-2	0,80	0,02	34	0	17	44	17	8	8	4	2	0	1,06	35,56
Таб-2 Tab-2	0,35	0,15	6	0	0	8	21	23	16	16	13	2	0,71	22,22
Таб-1 Tab-1	0,62	0,07	9	0	11	33	13	19	9	7	7	0	1,03	35,56
НУ-2 NU-2	0,69	0,02	18	0	24	31	13	16	9	6	2	0	0,91	31,11
Таб-4 Tab-4	0,24	0,18	6	0	0	4	16	25	22	15	16	2	—**	0
ХУ-1 KhU-1	0,38	0,09	7	0	0	10	24	19	17	21	4	4	0,89	20,00

ЦП СР	I_B	I_C	D^*	Доля особей по онтогенетическим состояниям, %									IVC	I
	I_{recovery}	I_{aging}		p	j	im	v	g_1	g_2	g_3	ss	s		
Лесные сообщества														
НУ-1 NU-1	0,65	0,07	12	0	9	23	29	13	13	7	7	0	0,98	35,56
ХУ-2 KhU-2	0,54	0,07	8	0	6	16	28	18	17	7	6	1	0,96	17,78
ХУ-3 KhU-3	0,51	0,16	7	0	1	16	25	22	10	10	16	0	0,88	37,78

Примечание. * D – плотность особей, шт./0,25 м²; ** – для ценопопуляций показатели IVC и I не рассчитаны

Note. * D – the density of individuals, pcs./0.25 m²; ** – The IVC and I indexes were not calculated for coenopopulations.

ниями плотности 6–13 шт./0,25 м², I_B – 0,45–0,70. Плотность изменяется в зависимости от рельефа сообществ. На более пологих участках надпойменных террас и вершин склонов плотность выше, чем на средних частях склона, где имеется уклон. На плотность слабое влияние оказывают экологические факторы – увлажнение ($r_s = -0,22$) и пастбищная дигрессия ($r_s = 0,28$) (рис. 2). Плотность по градиенту фактора поддерживается на среднем уровне, при этом на средних значениях фактора наблюдается увеличение плотности.

Плотность в ценопопуляциях *Koeleria cristata* изменяется от 1 до 38 шт. на 0,25 м². Эколого-фитоценоотические условия влияют на показатели плотности ценопопуляций *Koeleria cristata*. Плотность имеет более высокие значения в тонконоговых и типчаковых степях, чем в крупнoderновинно-злаковых и разнотравно-луговых степях. Также имеется зависимость от рельефа местообитания. В наиболее сухих местообитаниях, расположенных на крутых склонах (ломко-колосниковые степи), наблюдаются наименьшая плотность особей и низкое семенное возобновление. Из экологических факторов наиболее заметное влияние на плотность ценопопуляций *Koeleria cristata* оказывает увлажнение ($r_s = 0,64$) (рис. 3).

При оценке виталитетного типа ценопопуляций *Festuca lenensis* по размерному спектру с использованием I_Q выявлены 11 процветающих и 8 депрессивных ценопопуляций. На виталитет ценопопуляций *Festuca lenensis* значительное влияние оказывают фактор богатства-засоленности почв и плотность особей. IVC *Festuca lenensis* положительно коррелирует с фактором богатства-засоленности почв – $r_s = 0,49$ (значение корреляции статистически значимо при $p > 0,05$), т. е. при увеличении фактора увеличи-

вается IVC , соответственно, увеличивается габитус особей (рис. 4). Плотность особей также положительно коррелирует с IVC *Festuca lenensis* ($r_s = 0,38$), но при наиболее высоких значениях плотности характерны средние значения IVC 1,05–1,2.

В результате анализа виталитетного типа 12 ценопопуляций *Koeleria cristata* выявлены 7 процветающих, 1 равновесная и 4 депрессивных ценопопуляций. Значение IVC *Koeleria cristata* имеет отрицательную зависимость от экологических факторов: увлажнения и плотности особей (рис. 5). Данные факторы имеют положительную корреляцию между собой ($r_s = 0,64$) (см. рис. 3) и взаимно влияют на виталитет особей *Koeleria cristata*.

Стратегии жизни объектов исследования.

Популяционные показатели *Festuca lenensis* и *Koeleria cristata* как комплекс адаптивных реакций на условия фитоценоотических факторов свидетельствуют, что исследованные виды обладают различными типами стратегий.

Эколого-фитоценоотическая стратегия *Festuca lenensis* определена нами как смешанная конкурентно-рудерально-стресс-толерантная (CSR) стратегия, что соответствует описанной ранее стратегии мелких дерновинных злаков непродуктивных пастбищ [3].

Конкурентные свойства (С) проявляются: в доминировании в типчаковых степях, травяно-кустарничковом ярусе гемибореальных лесов; в укрупнении габитуса в благоприятных условиях (при увеличении богатства-засоленности почв); в поддержании плотности на среднем уровне по градиенту экологических факторов; в чередовании защитного и стрессового компонентов в онтогенетической стратегии в благоприятные

Таблица 2

Основные показатели ценопопуляций *Koeleria cristata*

Table 2

Key characteristics of coenopopulations of *Koeleria cristata*

ЦП СР	I_B	I_C	D^*	Доля особей по онтогенетическим состояниям, %								IVC	I
	I_{recovery}	I_{aging}		j	im	v	g_1	g_2	g_3	ss	s		
Крупнотравнозлаковые степи													
Ки-4 Ки-4	0	0	1	0	0	0	37	63	0	0	0	1,23	32,14
Ки-6 Ки-6	0,89	0,07	18	2	24	57	4	3	2	4	2	0,80	—**
Ки-7 Ки-7	0,69	0,03	8	0	13	54	13	13	4	3	0	1,05	—
ХУ-1 KhU-1	0,77	0,24	6	0	12	47	12	0	6	18	6	—	—
Тонконоговые степи													
Ки-2 Ки-2	0,60	0,05	12	20	18	19	33	4	1	5	0	1,04	17,86
М-5 М-5	0,65	0,02	36	0	14	49	27	3	4	2	0	0,89	39,29
Ки-1 Ки-1	0,55	0	28	18	28	9	37	1	6	0	0	1,00	17,86
Типчаковые степи													
Ки-3 Ки-3	0,18	0,10	4	0	5	12	42	20	12	10	0	1,00	35,71
М-6 М-6	0,76	0,08	13	21	28	22	7	8	7	7	1	1,05	21,43
Тул Tul	0,51	0,05	38	31	14	3	39	8	0	5	0	1,00	25,00
Богатотравнолуговые степи													
Ки-5 Ки-5	0,22	0	2	13	0	9	57	13	8	0	0	0,95	42,86
ХУ-5 KhU-5	0,74	0,32	7	0	2	48	7	5	5	27	5	1,00	—

Примечание. * D – плотность особей, шт./0,25 м²; ** – для ценопопуляций с малой выборкой генеративных особей показатели IVC и I не рассчитаны.

Note. * D – the density of individuals, pcs./0, 25 m²; ** – The IVC and I indexes were not calculated for coenopopulations with small sample of generative individuals.

годы. Черты стресс-толерантности (S) *Festuca lenensis* проявляются: в жизненной форме; в длительности онтогенеза; в неполноценности онтогенетического спектра; в неежегодном цветении и плодоношении особей; в осуществлении вегетации до и после периода летней засухи; в способности длительно существовать на территориях, подверженных нарушениям (при выпасе и рекреации). Рудеральные (R) свойства *Festuca lenensis* проявляются: в только семенном раз-

множении; в S-типе регенеративной стратегии – обильное осеннее семенное восстановление в «окнах» растительности; в увеличении плотности при благоприятных условиях (наличие «окон» растительности и достаточное увлажнение), за счет осуществления S-регенеративной стратегии; в преобладании стрессового компонента в онтогенетической стратегии.

В условиях степей Средней Лены, где наблюдается преобладание молодых ценопопуляций

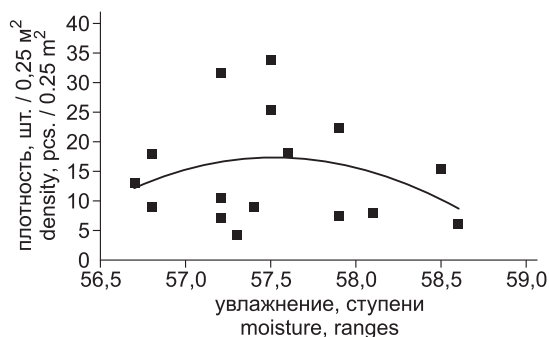


Рис. 2. Зависимость плотности ценопопуляций *Festuca lenensis* от фактора увлажнения

Fig. 2. The correlation between the density of *Festuca lenensis* coenopopulations and the moisture factor

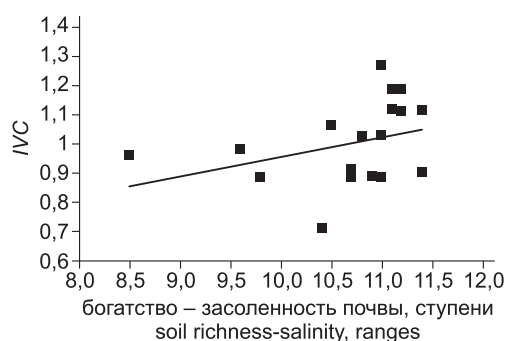


Рис. 4. Зависимость значений IVC *Festuca lenensis* от фактора богатства – засоленности почв

Fig. 4. The correlation between the IVC values of *Festuca lenensis* and the soil richness-salinity factor

и левостороннего базового спектра, в стратегии *Festuca lenensis* более выражены эксплерентные черты.

Эколого-фитоценотическая стратегия *Koeleria cristata* определена нами как стресс-толерантная (S). Пациентность *Koeleria cristata* проявляется: в произрастании в местообитаниях, отличающихся широкой экологической амплитудой: в условиях стресса и нарушений (ломко-колосниковые и ковыльные степи) – экотопическая пациентность; в условиях конкуренции (луговые степи, остепненные луга) – фитоценотическая пациентность; в подчиненном положении в сообществах; в жизненной форме; в длительном онтогенезе; в выживании в виде партикул в условиях нарушения; в прохождении вегетации до и после периода засухи; в смешанной форме размножения (наличие почвенного банка семян – V_s -регенеративная стратегия и партикуляция); в относительно низком уровне морфологической изменчивости; в зависимости

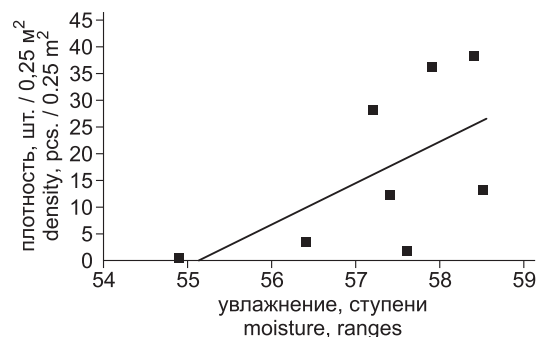


Рис. 3. Зависимость плотности ценопопуляций *Koeleria cristata* от фактора увлажнения

Fig. 3. The correlation between the density of *Koeleria cristata* coenopopulations and the moisture factor

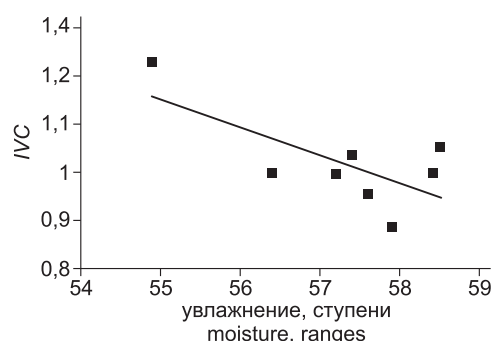


Рис. 5. Зависимость значений IVC *Koeleria cristata* от фактора увлажнения ($r_s = -0,14$)

Fig. 5. The correlation between the IVC values of *Koeleria cristata* and the moisture factor with $R_s = -0,14$

плотности от экологических факторов – плотность увеличивается при повышении увлажнения; в зависимости виталитета от экологических факторов; в чередовании стрессового и защитного компонентов в онтогенетической стратегии.

Оба вида играют большую роль в сохранившихся с плейстоценового геологического периода степных сообществах Центральной Якутии в частности и Якутии в целом. Постепенно в ходе реализации своих жизненных стратегий виды адаптировались и смогли занять свою фитоценотическую роль, находятся в нормальном экологическом состоянии и определяют облик современных центральнаякутских степей.

Закключение

В ходе выполненных работ для плотнoderновинных злаков *Festuca lenensis* и *Koeleria cristata* установлены различные типы жизненных стратегий. Эколого-фитоценотическая стратегия *Festuca lenensis* является типичной для мелких дер-

новинных злаков непродуктивных сообществ CSR-стратегией. Для *Koeleria cristata* установлена S-стратегия. Стратегии жизни *Festuca lenensis* и *Koeleria cristata*, обусловленные различными адаптивными реакциями популяционных показателей на одни и те же эколого-фитоценотические условия, обеспечивают их успешное совместное существование в реликтовых степных сообществах региона.

Список литературы / References

1. Чадаева В.А., Шхагапсоев С.Х. Теоретические аспекты стратегий жизни дикорастущих видов растений. *Юг России: экология, развитие*. 2016;11(4):93–109. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2016-4-93-109>
- Chadaeva V.A., Shkhagapsoev S.H. Theoretical aspects of life strategies of wild plant species. *South of Russia: ecology, development*. 2016;11(4):93–109. (In Russ.) <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2016-4-93-109>
2. Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель. *Советская ботаника*. 1935;(4):25–42.
- Ramenskii L.G. About fundamental directions, basic concepts and terms of land production typology. *Sovetskaya Botanika*. 1935;(4):25–44. (In Russ.)
3. Grime J.P. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester: J. Wiley Publ.; 1979. 222 p.
4. Чадаева В. А., Шхагапсоев С. Х. Анализ стратегий выживания видов рода *Allium* L. Российской части Кавказа. *Юг России: экология, развитие*. 2016; 11(1):104–118. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2016-1-104-118>
- Chadaeva V.A., Shkhagapsoev S.H. Analysis of survival strategies of the species *Allium* L. in the Russian Caucasus. *South of Russia: Ecology, Development*. 2016; 11(1):104–118. (In Russ.) <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2016-1-104-118>
5. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар»; 1995. 224 с.
- Zhukova L.A. *Population life of meadow plants*. Yoshkar-Ola: RIIC 'Lanar'; 1995. 224 p. (In Russ.)
6. Ламанова Т.Г., Шеремет Н.В., Доронькин В.Н. Эколого-ценотические стратегии рыхлодерновинных злаков в агрофитоценозах на отвалах лесостепной зоны Кузбасса. *Растительный мир Азиатской России*. 2022;15(3):218–229. <https://doi.org/10.15372/RMAR20220304>
- Lamanova T.G., Sheremet N.V., Doronkin V.M. Ecological-coenotic strategies of laxicaespitose grasses in agrophytocoenoses on spoil dumps in the forest-steppe zone of Kuzbass. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoy Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 2022;15(3):218–229. (In Russ.) <https://doi.org/10.15372/RMAR20220304>
7. Иванова В.П. Типчаковые степи – один из этапов пастбищной дигрессии растительности в долине р. Лены. В кн.: Андреев В.Н. (ред.) *Растительность Якутии и ее охрана*. Якутск: ЯФ СО АН СССР; 1981. С. 37–56.
- Ivanova V.P. Fescue steppes – one of the stages of pasture vegetation digression in the Lena River valley. In: Andreev V.N. (ed.) *Vegetation of Yakutia and its protection*. Yakutsk: YaF SB AS USSR; 1981, pp. 37 - 56. (In Russ.)
8. Скобелева А.А. Онтогенез ломкоколосника дернистого (*Psathyrostachys caespitosa* (Sukaczew) Peschkova). В кн.: Жукова Л.А. (ред.) *Онтогенетический атлас растений: научное издание. Том VII*. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т; 2013. С. 251–260.
- Skobeleva A.A. Ontogenesis of *Psathyrostachys caespitosa* (Sukaczew) Peschkova. In: Zhukova L.A. (ed.) *Ontogenetic atlas of plants. Volume VII*. Yoshkar-Ola: Mari State University; 2013, pp. 251–260. (In Russ.)
9. Кардашевская К.В., Кардашевская В.Е., Хабытcharова А.Г. Тактика и стратегия выживания *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link. *Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии*. 2021;(20-1):225–228. <https://doi.org/10.14258/pbssm.2021042>
- Kardashevskaya K.V., Kardashevskaya V.E., Khabytcharova A.G. Tactics and life strategies of *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link. *Problemy botaniki Yuzhnoj Sibiri i Mongolii*. 2021;(20-1):225–228. (In Russ.) <https://doi.org/10.14258/pbssm.2021042>
10. Kardashevskaya, V.E., Egorova N.N. Populations of *Agrostis diluta* Kurcz. and *Psathyrostachys caespitosa* (Sukaczew) Peschkova in Yakutia: dynamics of vitality. *Acta Biologica Sibirica*. 2021;7:491–503. <https://doi.org/10.3897/abs.7.e78452>
11. Кардашевская, В.Е. Модульное строение степных злаков. *Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии*. 2018;(17):200–203.
- Kardashevskaya, V.E. Modular structure of steppe grasses. *Problemy botaniki Yuzhnoj Sibiri i Mongolii*. 2018;(17):200–203.
12. Егорова Н.Н. Биоморфология и популяционная характеристика полевицы светлой (*Agrostis diluta* Kurcz.) в Центральной Якутии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа. 2014. 18 с.
- Egorova N.N. Biomorphology and population characteristics of *Agrostis diluta* Kurcz. in Central Yakutia: Abstr. ...Diss. Cand. Sci. Ufa. 2014. 18 s.
13. Федорова А.И. Динамика онтогенетической стратегии и тактики ценопопуляций *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link в условиях Вилуйской зоны Центральной Якутии. В кн.: *Перспективы развития и проблемы современной ботаники: Материалы V Международной молодежной конференции, г. Новосибирск, 18–20 сентября 2024 г.* Новосибирск: ООО “Академиздат”; 2024. С. 29–30.
- Fedorova A.I. Dynamics of ontogenetic strategy and tactics of *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link coenopopulations in the Viluy zone of Central Yakutia. In: *Prospects of development and challenges of modern botany:*

Proceedings of the 5th International Youth Conference, Novosibirsk, 18-20 September 2024. Novosibirsk: Akademizdat; 2024, pp. 29–30. (In Russ.)

14. Троева Е.И., Зверев А.А., Королюк А.Ю., Черосов М.М. Экологические шкалы флоры и микобиоты Якутии. В кн.: *Флора Якутии: географические и экологические аспекты*. Новосибирск: Наука; 2010. С. 114–150.

Troeva E.I., Zverev A.A., Korolyuk A.Yu., Cherosov M.M. Ecological scales of flora and mycobiota of Yakutia. In: *Flora of Yakutia: geographical and ecological aspects*. Novosibirsk: Nauka; 2010, pp. 114–150. (In Russ.)

15. Андреева С.Н. Эколого-фитоценотическая характеристика местообитаний *Festuca lenensis* Drob. и *Koeleria cristata* (L.) Pers. в степных сообществах долин среднего течения р. Лена. *Известия Самарского научного центра РАН*. 2012;14(1):1431–1433.

Andreyeva S.N. Ecological-phytocoenotic evaluation of habitats of *Festuca lenensis* and *Koeleria cristata* has been made in steppe communities of the middle reaches of the Lena river. *Izvestiya of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2012;14(1):1431–1433. (In Russ.)

16. Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах. В кн.: *Динамика ценопопуляций травянистых растений*. Киев: Наукова думка; 1987. С. 9–19.

Zhukova L.A. Dynamics of meadow plant populations in natural phytocenoses. In: *Dynamics of plant populations of herbaceous plants*. Kiev: Naukova Dumka; 1987, pp. 9–19. (In Russ.)

17. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений. В кн.: *Жизнь популяций в гетерогенной среде: сборник научных материалов II Всероссийского популяционного семинара, Йошкар-Ола, 16–20 февраля 1998 года. Часть 1*. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл; 1998. С. 146–149.

Glotov N.V. On estimation of parameters of the age structure of plant populations. In: *Life of populations in heterogeneous environment: Collection of scientific materials of the 2nd All-Russian Population Seminar, Yoshkar-Ola, February 16–20, 1998. Part 1*. Yoshkar-Ola: Periodica Mari El Publ. 1998, pp. 146–149. (In Russ.)

18. Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.; 1994. 70 с.

Zaugolnova L.B. Structure of populations of seed plants and problems of their monitoring: Abstr. ...Diss. Doct. Sci, St. Petersburg.; 1994. 70 p. (In Russ.)

19. Злобин Ю.А. Принципы и методы ценологических популяций растений. Казань: Казанский университет; 1989. 145 с.

Zlobin Yu.A. Principles and methods of cenotic populations of plants. Kazan: Kazan University; 1989. 145 p. (In Russ.)

20. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника. *Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия: Биология*. 2005;9(1):85–98.

Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M., Zhirnova T.V. The life strategies of the *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. cenopopulation within the Bashkir State Reserve. *Vestnik Nizhny Novgorod. Biology*. 2005;(1):85–98. (In Russ.)

21. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Об онтогенетических тактиках *Rhodiola iremelica*. В кн.: *Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Сборник тезисов докладов VI Всероссийского популяционного семинара, г. Нижний Тагил, 2–6 декабря 2002 года*. Нижний Тагил: Нижнетагильский государственный педагогический институт; 2002. С. 76–78.

Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M. On ontogenetic tactics of *Rhodiola iremelica*. In: *Fundamental and applied problems of population biology: Collection of abstracts of the 6th All-Russian Population Seminar, Nizhny Tagil, 2–6 December 2002*. Nizhny Tagil: Nizhny Tagil State Pedagogical Institute; 2002. pp. 76–78. (In Russ.)

22. Черепанов С.К. *Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР)*. СПб.: Мир и семья; 1995. 992 с.

Cherepanov S.K. *Vascular plants of Russia and neighbouring countries (within the former USSR)*. St. Petersburg.: Mir i Familia Publ.; 1995. 992 p.

23. Афанасьева Е.А., Байков К.С., Бобров А.А. и др. *Определитель высших растений Якутии*. М.: Товарищество научных изданий КМК; Новосибирск: Наука; 2020. 895 с.

Afanaseva E.A., Baikov K.S., Bobrov A.A., et al. *Key to the higher plants in Yakutia*. Moscow: KMK Scientific Press; Novosibirsk: Nauka; 2020. 895 p. (In Russ.)

24. Андреева С.Н. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Festuca lenensis* Drob. в степных сообществах долин среднего течения р. Лена. *Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки*. 2011; 14-1(98):203–206.

Andreeva S.N. Ontogenetic structure of *Festuca lenensis* Drob. coenopopulations in steppe communities of the valleys of the middle reaches of the Lena River. *Belgorod State University Scientific Bulletin. Natural Sciences Series*. 2011;14-1(98):203–206.

25. Осипов К.И. Семенная продуктивность и семенное возобновление растений типчаковых степей Западного Забайкалья. В кн.: *Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии*. Новосибирск: Наука; 1982. С. 73–94.

Osipov K.I. Seed productivity and seed renewal of plants of fescue steppes of the Western Transbaikalia. In: *Steppe vegetation of Siberia and some features of its ecology*. Novosibirsk: Nauka; 1982, pp. 73–94. (In Russ.)

Об авторе

АНДРЕЕВА Сахая Николаевна, младший научный сотрудник, <https://orcid.org/0000-0002-5003-8037>, ResearcherID: GZG-8254-2022, Scopus Author ID: 682968, SPIN: 1080-3830, e-mail: Sandren_1601@mail.ru

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

About the author

ANDREEVA, Sakhaya Nikolaevna, Junior Researcher, <https://orcid.org/0000-0002-5003-8037>, ResearcherID: GZG-8254-2022, Scopus Author ID: 682968, SPIN: 1080-3830, e-mail: Sandren_1601@mail.ru

Conflict of interest

The author declares no conflict of interest.

Поступила в редакцию / Submitted 21.11.2024

Поступила после рецензирования / Revised 23.01.2025

Принята к публикации / Accepted 05.02.2025