

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ КОНКУРЕНТНЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ  
МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ В СООБЩЕСТВАХ ОДНОЛЕТНИХ ЭУГАЛОФИТОВ  
СЕМЕЙСТВА CHENOPODIACEAE VENT

Жалдак С.Н.

Экспериментальное изучение конкурентных взаимоотношений между растениями в сообществах однолетних эугалофитов семейства Chenopodiaceae Vent. Аннотация: Изучена динамика конкурентных взаимодействий в сообществах однолетних эугалофитов. Интенсивность конкурентных взаимодействий в моноценозах однолетних эугалофитов носит динамический характер и связана с фазами фенологического развития растений.

Ключевые слова: внутривидовая конкуренция, *Salicornia europaea*, *Suaeda acuminata*.

### ВВЕДЕНИЕ

Неотъемлемой частью любого растительного сообщества является система сложных взаимоотношений между его компонентами [1 – 3]. Изучение взаимодействия растений друг с другом имеет достаточно длинную историю, но до сих пор остаются актуальными и нерешенными многие вопросы. Очень часто исследование механизмов конкуренции проводят в лабораторных условиях, в модельно созданных сообществах. Искусственная регуляция условий среды искажает полученные данные и вносит коррективу в сделанные выводы. Поэтому, наибольший интерес представляют изучение взаимодействий компонентов растительного сообщества в природных местообитаниях. Сообщества однолетних эугалофитов как нельзя лучше подходят для анализа особенностей конкурентных взаимодействий между растениями в естественных условиях произрастания. Особенно это касается внутривидовых взаимоотношений в популяции. Среди видов природной флоры однолетние эугалофиты являются специализированной группой растений. Они способны функционировать в условиях высокой засоленности грунта и образовывать моноценозы на достаточно большой площади [4]. Таким образом, на данных природных объектах появляется возможность в переменных условиях среды проанализировать динамику внутривидовых отношений между растениями.

Благодаря взаимодействию растений друг с другом, популяцию рассматривают как саморегулируемую систему. В качестве регулятора выступают зависящие от этого взаимодействия эффект группы и эффект плотности популяции. Изменяя функциональную активность или ход индивидуального развития особи, они оказывают противоположное по характеру на растение воздействие. Увеличение показателей жизнеспособности индивидуумов при низкой плотности (эффект группирования особей) и включение механизмов авторегуляции в виде элиминации части особей при достижении её порогового значения (эффект плотности), лежат в основе стабильного существования вида в фитоценозе [5 – 8]. Вообще, понятие эффект плотности и эффект группы, как регулятор популяционных систем, носит общий характер и больше применимо к популяции растений в целом, чем к каждому

---

растению. Действительно, в основе регуляторной функции лежит механизм внутривидовых связей между отдельными индивидуумами, образующими популяцию, т.е. "... материальное содержание обмена между растениями, безусловно, одинаково при любых плотностях сообщества – оно определяется потребностью растительного организма в необходимых для жизни элементах питания и воды» [9, с.118]. Результат взаимодействия растений друг с другом при совместном произрастании проявляется в варьировании их основных параметров жизненности.

Цель работы – проанализировать особенности конкурентных взаимодействий в ценопопуляциях однолетних эугалофитов семейства *Chenopodiaceae* Vent. и определить степень влияния данного ценогического фактора на морфометрические параметры растений.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объекта исследования были взяты *Salicornia europaea* L. и *Suaeda acuminata* (C.A.Mey.) Moq. произрастающие на берегу лимана, вдоль прибрежной зоны залива Сиваш (Северо-Восточный Крым). В моноценозах ассоциации *Salicornietum rugum* было выбрано 2 ценопопуляции *S. europaea* -1.1; 1.2. (проективное покрытие вида – 65 – 70 %). На пухлом солончаке в моноценозах ассоциации *Suaedetum (acuminatae) rugum* на расстоянии 50-150 м от водного зеркала залива Сиваш располагались ценопопуляции 2.1; 2.2. с доминантной ролью *S. acuminata* (проективное покрытие 40-60%). Период наблюдений включал в себя жизненный цикл данных видов с момента прорастания до обсеменения растений. Плотность популяции (особей/м<sup>2</sup>) определяли подсчитывая количество особей на постоянных площадках размером 50x50см с последующим пересчетом на 1 м<sup>2</sup>. Засоленные почвы отличаются по типу, степени засоления и уровню влажности. Для фиксации степени выраженности данных показателей в каждой ценопопуляции *S. europaea* и *S. acuminata*, с периодичностью раз в четыре недели отбирали образцы почв. В лаборатории образцы были проанализированы. Почва исследуемых участков имеет хлоридный тип засоления со значительным содержанием сульфатов. Уровень засоленности и увлажненности почвы находился в пределах диапазона толерантности данных видов. Для оценки силы воздействия конкуренции на особи *S. europaea* и *S. acuminata* был проведен эксперимент искусственного исключения в ценопопуляциях ценогического фактора [1]. В качестве критерия, характеризующего состояние особи в условиях конкуренции и в условиях искусственной изоляции от соседей конкурентов, были взяты показатели, отражающие морфологическую структуру растений и процессы его роста [10]. В течении всего периода вегетации *S. europaea* и *S. acuminata* с периодичностью раз в две недели у растений фиксировались относительная скорость роста ( $RGR_{\text{мгп.}}$ , г/г•неделю), воздушно-сухая масса  $m(r)$  и высота надземной части особи ( $h$ , м<sup>3</sup>) Материал обрабатывали общепринятыми методами математической статистики.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

---

Процесс конкурентных взаимоотношений между растениями динамичен, вариабелен и зависит от воздействия множества факторов окружающей среды. По своей природе, факторы условно делятся на три группы: абиотические (элементы неорганической природы), биотические (порождаемые жизнедеятельностью организмов) и антропогенные (связанные с влиянием человека). Биотические факторы обусловлены непосредственным контактом живых организмов друг с другом. Для растений, это конкуренция (ценотический фактор), влияние животных (паразиты, опылители), грибов (микоризные) и микроорганизмов (вирусы, азотофиксирующие бактерии). Одум [4], в качестве основных абиотических факторов, выделяет свет, тепло и воду. Все эти элементы внешней среды находятся в тесной взаимосвязи с живой системой и рассматриваются как ресурсы, за которые конкурируют растения. Каждый ресурс среды, обладает своими специфическими особенностями. Свет, определяет структурную организацию растительного организма и поступает в фитоценоз с солнечной радиацией. Не накапливаясь в среде и потребляясь растением по мере поступления, свет является ресурсом одноразового использования [11]. Режим водоснабжения растений, влияет на рост, развитие и физиологические функции растений. Поступление воды в почву происходит с атмосферными осадками, а так же с натечными водами. Доступная влага в почве, является важным компонентом среды, и её дефицит приводит к возникновению конкурентных взаимодействий между растениями. Очень часто бывает трудно провести границу между конкуренцией за воду и за элементы минерального питания у растений. Поглощение растительным организмом почвенной влаги тесно связано с потреблением элементов минерального питания. Необходимым и важным ресурсом среды среди элементов минерального питания, является азот. Проведенные ранее исследования в сообществах эугалофитов, показали наличие интенсивных конкурентных взаимодействий между растениями за элементы почвенного питания. Напряженность взаимодействий в популяциях галофитов носит динамический характер и наиболее интенсивна конкуренция за почвенные ресурсы в первую фазу жизненного цикла однолетних эугалофитов т.е. в период формирования вегетативной сферы. Потери по массе у конкурирующих особей, например в популяциях *S. еигораеа*, составляют до 55-60% от максимально возможной в данных условиях произрастания растения [1, 2, 6]. Полученные данные в ходе нашего исследования не противоречат ранее сделанным выводам. Действительно, в изучаемых ценопопуляциях *S. еигораеа* и *S. асuмiната* у растений растущих в отсутствии конкурентов (экспериментальные особи) в первые две недели после искусственного удаления ближайших соседей, отмечены самые высокие значения относительной скорости роста ( $RGR_{cp}(m)$ ) (табл. 1, рис. 1). Средняя величина относительной скорости роста у экспериментальных растений *S. еигораеа* ценопопуляции 1.1. достигает 0,4425 г/г•неделю и снижается почти в 1,5 раза в группе у конкурирующих особей ( $RGR_{cp}(m) = 0,3110$  г/г•неделю). У *S. асuмiната* зависимость аналогична: в первую фазу жизненного цикла различие в скорости роста между конкурирующими и экспериментальными растениями достигает 0,3332 г/г•неделю (ценопопуляция 2.2.) (табл.1).

Таблица 1.

Динамика конкурентных взаимодействий в ценопопуляциях *Suaeda acuminata*  
( $\bar{x} \pm S_x$ )

Параметр	Сроки отбора в ценопопуляции 2.1.					
	10.07.99	16.07.99	03.08.99	11.08.99	04.09.99	15.10.99
Плотность растений, особей/м <sup>2</sup>	967,2±31,1	1358,3±84,3	988,3±55,0	1458,0±95,7	----	1056,2±102,4
$\frac{h_{cp.}}{X} \pm S_x$ м <sup>-3</sup>	$\frac{30,41 \pm 2,18}{59,80 \pm 4,31}$	$\frac{47,83 \pm 4,56}{96,35 \pm 9,22}$	$\frac{119,01 \pm 2,90}{151,51 \pm 2,54}$	$\frac{129,2 \pm 4,4}{166,32 \pm 5,0}$	$\frac{120,7 \pm 2,5}{177,2 \pm 1,1}$	$\frac{125,7 \pm 6,2}{167,43 \pm 8,7}$
$\frac{m_{cp.}}{X} \pm S_x$ , г	$\frac{0,164 \pm 0,002}{0,33 \pm 0,01}$	$\frac{0,23 \pm 0,04}{0,58 \pm 0,01}$	$\frac{0,48 \pm 0,04}{1,27 \pm 0,18}$	$\frac{0,51 \pm 0,13}{1,29 \pm 0,04}$	$\frac{0,64 \pm 0,03}{1,43 \pm 0,10}$	$\frac{0,62 \pm 0,16}{1,48 \pm 0,18}$
RGR <sub>cp.</sub> (м) г/г ▪неделю	---	$\frac{0,3589}{0,5494}$	$\frac{0,2899}{0,3071}$	$\frac{0,0606}{0,0156}$	$\frac{0,0629}{0,0232}$	$\frac{-0,0069}{0,1292}$
Параметр	Сроки отбора в ценопопуляции 2.2.					
	10.07.99	16.07.99	03.08.99	11.08.99	04.09.99	15.10.99
Плотность растений, особей/м <sup>2</sup>	1092,41±87,42	998±12,03	1287±47,33	1351,77±135,9	1285,60±38,00	877,11±56,2
$\frac{h_{cp.}}{X} \pm S_x$ м <sup>-3</sup>	$\frac{86,21 \pm 5,22}{100,17 \pm 4,74}$	$\frac{139,25 \pm 2,7}{173,54 \pm 3,5}$	$\frac{151,94 \pm 6,0}{188,13 \pm 2,17}$	$\frac{167,30 \pm 4,5}{194,80 \pm 1,1}$	$\frac{160,44 \pm 8,3}{192,61 \pm 2,9}$	$\frac{162,09 \pm 6,4}{190,62 \pm 1,3}$
$\frac{m_{cp.}}{X} \pm S_x$ , г	$\frac{0,150 \pm 0,003}{0,24 \pm 0,02}$	$\frac{0,20 \pm 0,01}{0,41 \pm 0,07}$	$\frac{0,50 \pm 0,08}{0,88 \pm 0,13}$	$\frac{0,52 \pm 0,01}{0,96 \pm 0,03}$	$\frac{0,69 \pm 0,07}{1,23 \pm 0,02}$	$\frac{0,55 \pm 0,10}{1,18 \pm 0,05}$
RGR <sub>cp.</sub> (м) г/г ▪неделю	---	$\frac{0,3991}{0,7323}$	$\frac{0,5178}{0,7286}$	$\frac{0,0392}{0,0869}$	$\frac{0,0900}{0,0750}$	$\frac{-0,0760}{-0,0498}$

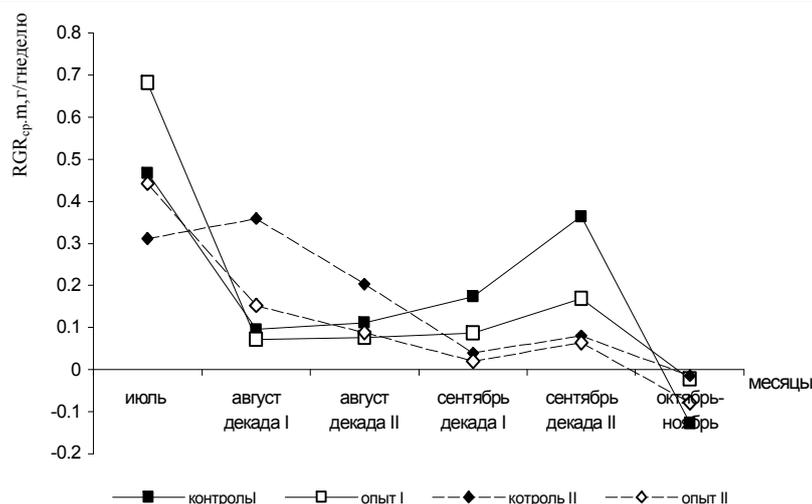


Рис. 1. Динамика RGR<sub>cp.m</sub> растений за период вегетации *Salicornia europaea* в ценопопуляциях 1.1.(I); 1.2.(II).

---

Интенсивный рост однолетних эуалофитов в первую фазу жизненного цикла вполне закономерен и согласуется с их жизненной стратегией на засоленных экотопах. Активная аккумуляция питательных веществ в период интенсивного роста однолетника необходима для последующего формирования генеративных органов. При переходе растений к репродукции (вторая декада августа) наблюдается невысокая по значениям относительная скорость роста конкурирующих и экспериментальных растений обоих видов. Примерно равная скорость роста особей независимо от их размера является показателем относительно невысокой напряженности конкуренции. Таким образом, в ценопопуляциях *S. euoraea* и *S. acuminata* конкуренция оказывает влияние на рост растений именно в первую фазу жизненного цикла однолетников, в период вегетативного роста. Дальнейший анализ динамики относительной скорости роста растений ценопопуляций *S. euoraea* и *S. acuminata* обнаруживает тенденцию к снижению  $RGR_{cp}(m)$  у экспериментальных особей, по сравнению с конкурирующими т.е. последние, во вторую фазу своего индивидуального развития, отличаются более высокой скоростью роста (табл. 1, рис. 1). В популяциях однолетних эуалофитов очень часто наблюдают появление второй волны всходов, что связано с более поздним прорастанием семян. Появившиеся всходы почти сразу вступают в период репродукции, при этом сокращая вегетативную фазу развития [12]. Появление второй когорты всходов в исследуемых ценопопуляциях *S. euoraea* и *S. acuminata* мы не наблюдали. Поэтому, связывать высокие значения  $RGR_{cp}(m)$  у контрольных особей к концу сезона за счет прорастания поздних всходов *S. euoraea* и *S. acuminata* мы не можем. Значит на контрольных участках, во вторую фазу жизненного цикла данных видов происходит элиминация части особей. Оставшиеся экземпляры начинают интенсивно расти, в полной мере удовлетворяя свои потребности в элементах минерального питания, что приводит к увеличению значений  $RGR_{cp}(m)$ . Ранее, было установлено, что среди факторов, влияющих на интенсивность смертности в популяциях *S. euoraea*, являются влажность и начальная плотность растений. Уровень засоленности экотопа при этом не должен достигать летальных значений для вида [1, 2, 6, 13]. *S. euoraea* и *S. acuminata* мало толерантны к сухости экотопа. Основные морфометрические показатели у растений повышаются вдоль градиента влажности почвы [6, 13]. Данные ценопопуляции занимают участки с оптимальной для нормальной жизнедеятельности растений увлажненностью экотопа (например:  $ПВ_{cp} = 16,81 \pm 1,48$  % (ценопопуляция 1.1.) и  $ПВ_{cp} = 23,04 \pm 1,41$  % (ценопопуляция 2.1.). Поэтому гибель растений в связи с засушливостью местообитания возможно исключить. Причина, вызывающая отмирание отдельных особей до завершения ими жизненного цикла, может быть в плотностно-зависимой смертности (density-dependent mortality). По мере роста загущения популяции, вступает в силу отрицательный эффект взаимодействия между растениями (эффект плотности), который проявляется в резком угнетении и элиминации части особей [6]. Мнения авторов о существовании плотностно-зависимой смертности в популяциях однолетних эуалофитов расходятся. В некоторых работах подтверждается в популяциях *S. euoraea* её наличие [8], в других опровергается [6]. Противоречивость сведений в литературе, можно

---

объяснить адаптацией *S. euoraea* к загущению. Оно осуществляется за счет изменчивости растений по размеру и высоте, т.е. проявляется эффект "аккомодации роста" особи. Такая адаптационная реакция особи на высокую плотность популяции встречается у некоторых видов растений (например, у *Taraxacum kok-saghyz* Rodin., *Suaeda prostrata* Pall., *Salicornia maritima* L. и др.) [7, 9]. В ряду увеличения плотности популяций *S. euoraea* "кустистую" (bushy) форму роста замещает "типичная" (typical), а при сверх загущении растения перестают ветвиться и принимают вид одиночного побега, без боковых ветвей [15]. В связи с этим, интенсивные процессы самоизреживания в популяциях *S. euoraea*, наблюдаются при высокой плотности, достигающей 6-7 тысяч растений на м<sup>2</sup> [6]. Расстояние между двумя ближайшими друг к другу растениями в ценопопуляциях 1.1.; 1.2. к моменту завершения вегетативного роста составляет 3-4 мм, что в три раза меньше радиуса фитогенного поля *S. euoraea*. Наложение фитогенных полей приводит к возрастанию напряженности конкурентных взаимодействий между особями. В результате, в этих ценопопуляциях на первых этапах жизненного цикла, можно ожидать гибель части растений, под влиянием плотностно-зависимой смертности. Снижение интенсивности конкуренции за счет отмирания части особей, приводит к созданию "эффекта группы", проявляющегося в устойчивости и активном функционировании оставшихся растений [5, 9]. При такой плотности популяции еще нет заметного негативного влияния растений друг на друга, а процессы стабилизации преобладают над процессами дифференциации. Увеличивающийся дополнительный приток питательных веществ вызывает активацию ростовых процессов у оставшихся растений в данных ценопопуляциях, что соответственно проявляясь в возрастающих значениях относительной скорости роста у конкурирующих особей.

#### ВЫВОДЫ

1. Интенсивность конкурентных взаимодействий в ценопопуляциях *Salicornia euoraea* и *Suaeda acuminata* носит динамический характер и зависит от фазы фенологического развития особей;
2. В ценопопуляциях *Salicornia euoraea* и *Suaeda acuminata* конкуренция ограничивает скорость роста растений примерно в 1,5 раза от максимально возможной в данных условиях местообитания;
3. При оптимальном для развития растений эдафическом режиме, в условиях исключаяющих обостренную конкуренцию между растениями возможно проявления «эффекта группы» в ценопопуляциях однолетних эугалофитов;

#### Список литературы

1. Котов С.Ф. Количественный подход к оценке конкурентных взаимодействий на уровне сообщества. 1. Моноценозы однолетников // *Экологія та ноосферологія*. - 1996. - Т.2, №3-4. - С.134-139
2. Котов С.Ф. Количественный подход к оценке конкурентных взаимодействий на уровне сообщества. 2. Двухвидовые сообщества однолетников // *учен.зап.ТНУ*. - 2000.-Т.2,№13.- С.3-8
3. Работнов Т.А. Экспериментальная фитоценология. - М.: МГУ, 1987. - 160 с.

4. Григора І.М., Соломаха В.А. Рослинність України (еколого-ценотичний, флористичний та географічний нарис).- Київ:Фітосоціоцентр, 2005.-452 с.
5. Марков М.В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. - Казань: КГУ, 1990. - 185 с.
6. Репецкая А.И. Некоторые аспекты популяционной биологии однолетних видов Chenopodiaceae в галофитных сообществах Крыма // Ботан. журн. - 1999. - Т. 84, №1. - С. 75-81.
7. Harper J.L., Gajic D. Experimental studies of the mortality and plasticity of a weed // New Phytologist. - 1961. - Vol. 61, №1. - P. 63-74.
8. Watkinson A.R., Davy A.J. Population biology of salt march and sand dune annuals// Ecology of coastal vegetation. - Dordrecht, Boston, Lancaster: Dr. W. Junk Publishers. - 1985. - P. 487-497.
9. Титов Ю.В. Эффект группы у растений. - Л.: Наука, 1978. - 151 с.
10. Карманова И.В. Математические методы изучения роста и продуктивности растений. - М.: Наука, 1976. - 223 с.
11. Одум Ю. Экология: В 2 т. / М.: Мир, 1986. - 326 с.
12. Репецкая А.И. Регуляция плотности в популяциях *Salicornia europaea* L. (Chenopodiaceae) // Укр. ботан. журн. - 2000. - Т. 57, №4. - С. 399-404.
13. Шахов А.А. Солеустойчивость растений. - М.: АН СССР, 1956. - 552 с.
14. Beeftink W.G. Population dynamics of annual *Salicornia* species in the tidal salt marshes of the Oosterschelde, The Netherlands// Vegetatio.-1985.-61, №1-3.-P.127-136
15. Wilkon-Michalska J. Structure and dynamics of the inland populations of *Salicornia patula* // Vegetatio. - 1985. - Vol. 61. - P. 145-154.

Жалдак С.Н. Експериментальне вивчення конкурентних взаємодій між рослинами в об'єднаннях однорічних зугалофітов сімейства Chenopodiaceae Vent // Вчені записки Таврійського національного університету ім. В.І. Вернадського. Серія „Біологія, хімія”. – 2008. – Т. 21 (60). – № 2. – С. 28-34.

Вивчена динаміка конкурентних взаємодій в об'єднаннях однорічних зугалофітов. Інтенсивність конкурентних взаємодій в моноценозах однорічних зугалофітов носить динамічний характер і пов'язана з фазами фенологічного розвитку рослин.

Ключові слова: внутрішньовидова конкуренція, *Salicornia europaea*, *Suaeda acuminata*.

Galdak S.N. Experimental study of competition *vzaimootnosheniy* between the plants in associations of one-year the eugalofitov families Chenopodiaceae Vent // *Uchenye zapiski Tavricheskogo Natsionalnogo Universiteta im. V. I. Vernadskogo. Series «Biology, chemistry»*. – 2008. – V.21 (60). – № 2. – P. 28-34.

The dynamics of competition in associations of one-year eugalofitov is studied. Intensity of competition in monotsenozah one-year eugalofitov carries a dynamic character and is related to the phases of fenologicheskogo development of plants.

Keywords: competition, *Salicornia europaea*, *Suaeda asuminata*.

Пост упила в редакцію 15.05.2008 г.

---