

УДК 581.524.12

## ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ *SALICORNIA PERENNANS* WILLD СООТНОШЕНИЕ КОНКУРЕНЦИИ И БЛАГОПРИЯТСТВОВАНИЯ

Котов С.Ф.

Ведущим фактором, влияющим на жизненность и рост *S. perennans*, является влажность почвы. Внутривидовая конкуренция снижает жизненность растений, влияет на форму роста и развитие. В системе биотических факторов конкуренция является доминирующей формой взаимодействий в ценопопуляциях *S. perennans* на континентальных солончаках; благоприятствование возможно лишь на ранних этапах вегетации.

**Ключевые слова:** континентальные солончаки, влажность, конкуренция, благоприятствование, *Salicornia perennans*.

### ВВЕДЕНИЕ

Взаимодействия между растениями вносят значительный вклад в распространение, состав, структуру и продуктивность растительных сообществ. Значимость биотических факторов в жизни растительных сообществ, в том числе и сообществ экстремальных мест обитания, в настоящий момент является неоспоримым фактом, подтвержденным многочисленными экспериментальными исследованиями [1, 2]. В системе межвидовых и внутривидовых взаимоотношений в фитоценозах засоленных мест обитания, обычно, примат отдается конкурентным взаимодействиям. Вместе с тем в ряде работ, выполненных в сообществах соляных маршей, помимо конкуренции отмечено наличие положительных взаимодействий, которые в итоге влияют на распределение популяций галофитов [3 – 9]. Исследования баланса отрицательных конкурентных и положительных взаимодействий в сообществах континентальных солончаков не проводились.

Подобные работы необходимы в плане разработки комплекса мер по фитомелиорации засоленных земель, площадь которых неуклонно увеличивается, как в Крыму, так и во всем мире [10].

Цель данного исследования заключалась в экспериментальном изучении системы взаимодействий в ценопопуляциях *Salicornia perennans* Willd., произрастающих в сообществах континентальных солончаков, на предмет определения соотношения конкуренции и благоприятствования.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в моноценозах ас. *Salicornietum purum* на побережье соленого озера Сасык, в течение вегетационного периода *S. perennans* (июль-октябрь), в 2001-2002 г.г. Сообщества занимают участки мокрых солончаков, относительно выровненные по рельефу, с рыхлыми песчаными, слабо

гумусированными, серого цвета почвами. Засоленность почвы избыточная, характерен хлоридный тип засоления – содержание Cl<sup>-</sup> в поверхностном корнеобитаемом почвенном горизонте колеблется в диапазоне от 0,16 до 3,48%, содержание SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> – от 0,03 до 1,82%.

Были выделены четыре ценопопуляции *S. perennans*, в которых с периодичностью один раз в две недели отбирались растения для оценки показателей жизнестойкости (высота надземной части – h, диаметр стебля – d, воздушно-сухая масса – m). При отборе использовался метод ближайшего соседа [11], основанный на измерении расстояний между ближайшими растениями-соседями. Объем разовой выборки составлял 50 пар соседствующих растений.

Для оценки интенсивности конкурентных взаимодействий проводился эксперимент с удалением растений в границах фитогенного поля *S. perennans* [12]. Интенсивность взаимодействий регулировали путем удаления соседствующих особей в радиусе 2, 3 ...9 см от экспериментального растения. Вторая часть эксперимента проводилась также с удалением всех особей в границах фитогенного поля *S. perennans*, но при этом удаление проводили в пределах фитогенных полей двух соседствующих особей, растущих на расстоянии 2, 3 ...8 см друг от друга. Объем выборки в каждом из вариантов опыта составил 90 и 80 растений соответственно (по 10 растений в каждом из вышеуказанных отрезков градиента расстояния). В течение сезона вегетации в эксперименте снимались показатели метрических характеристик (h), фиксировались фенологические изменения без удаления растений; в конце вегетации растения извлекались из почвы и у них измеряли h, d, m.

Наблюдения за растениями сопровождались определением полевой влажности почвы на глубине корнеобитаемого слоя.

Количественные данные обрабатывали стандартными методами математической статистики [13].

## **РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ**

Галофитные сообщества в Крыму представлены суккулентно-травянистой, полукустарниковой и травянистой солончаковой формацией [14, 15]. *S. perennans* образует в составе суккулентно-травянистой растительности монодоминантные солеросовые сообщества, ценопопуляции *S. perennans* вместе с другими галофитами формируют солеросово-сведовые, солеросово-бассиновые, солеросово-триполиевые, солеросово-бескильничевые, солеросово-галимионовые и солеросово-петросимониевые сообщества.

Встречаются эти сообщества по понижениям прибрежной полосы, на ракушечно-песчаных солончаковых почвах, по берегам водоемов, по понижениям и западинам кос и на участках с сильным перевыпасом [15]. Суккулентно-травянистая галофитная растительность побережья оз. Сасык характеризуется преобладанием монодоминантных солеросовых сообществ с незначительным участием солеросово-сведовых ценозов.

Исследованные ценопопуляции образуют монодоминантные солеросовые сообщества различной плотности. Характер растительности территории, на которой проводили исследования, обусловлен экологией вида. *S. perennans*, по сравнению с

другими однолетними суккулентными галофитами, наиболее солеустойчив и проявляет более высокую толерантность к высокому содержанию влаги в почве и к периодическим затоплениям [16].

Жизненность однолетних суккулентных галофитов находится под контролем абиотических и биотических факторов [1, 2, 16]. В пределах солеустойчивости вида увлажнение является наиболее существенным фактором, влияющим на жизненность *S. perennans*. За исключение негативного влияния длительного затопления местообитаний *S. perennans* [17], повышение содержания влаги в почве благоприятно сказывается на жизненном состоянии *S. perennans*. Это хорошо прослеживается при элиминации ценотических воздействий путем удаления растений-конкурентов. Особи *S. perennans* в условиях эксперимента с удалением в популяции I, занимавшей экотоп с большей степенью увлажнения (полевая влажность почвы – 41%; популяция II – 10%; III – 27%; IV – 21%), имели достоверно ( $P < 0,05$ ) более высокие показатели параметров жизненности по сравнению с растениями из популяций II – IV (табл. 1).

На фоне экологических факторов действуют факторы ценотические. К настоящему времени накоплено большое количество эмпирического материала, свидетельствующего о значимой роли ценотических факторов и, в первую очередь, внутривидовой и межвидовой конкуренции, в распределении, жизненности, развитии и продуктивности растений в сообществах галофитов [1, 2, 12].

В популяциях с наиболее высокой плотностью (III и IV) у растений наблюдается снижение жизненности, средние значения высоты, диаметра и массы особей в этих популяциях ниже, чем в популяциях I и II с меньшей плотностью (табл. 1). Фенологические фазы в популяциях высокой плотности наступают раньше и сокращаются по длительности, что ведет к общему сокращению продолжительности существования. В менее загущенных популяциях процесс ветвления начинается раньше: в конце июля в популяции II ветвящиеся особи составляют 60% от общего числа растений, а в загущенной популяции III только 16%. При этом в популяции II образовывались ветви первого и второго порядков, в популяции III – лишь ветви I-го порядка. Конкуренция за ресурсы среды тормозит деятельность латеральных меристем и резко снижает образование боковых побегов и ветвей у растений. С увеличением плотности популяции растет процент особей «карликовой» формы (мелкие, практически не ветвящиеся особи) и снижается процентное содержание мощных сильно ветвящихся от основания особей «кустарниковой» формы (от 76% в популяции II до 38% в популяции III).

Интенсивность внутривидовой конкуренции, которую испытывает отдельная особь, на самом деле не определяется плотностью популяции в целом. Скорее она зависит от того, насколько данная особь вытесняется и подавляется ближайшими соседями [18]. Чем ближе расположены два растения друг к другу, тем сильнее их взаимоугнетение, т.е. напряженность конкурентных взаимодействий коррелятивно связана с расстоянием между двумя растениями, конкурирующими за один и тот же ресурс [19].

В эксперименте с удалением ближайших соседей – конкурентов в границах фитогенного поля *S. perennans*, в результате снятия конкурентного пресса, улучшается жизненность экспериментальных растений. Средние параметры

## ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ *SALICORNIA PERENNANS* WILLD

жизненности этих растений в 2,0 – 2,5 раза превышают средние значения аналогичных параметров в контроле (табл. 1).

**Таблица 1.**  
**Морфометрические параметры жизненности *S. perennans* в популяциях разной плотности ( $\bar{x} \pm S\bar{x}$ )**

Популяции	Параметры жизненности					
	Высота, мм		Диаметр, мм		Масса, г	
	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
I	105,4±3,8	136,4±7,7	0,97±0,03	1,35±0,04	0,25±0,02	0,37±0,03
II	87,6±2,6	107,3±4,3	0,91±0,04	1,11±0,02	0,20±0,02	0,32±0,03
III	75,3±2,6	116,0±4,8	0,63±0,02	1,23±0,03	0,10±0,01	0,33±0,04
IV	74,8±2,5	127,0±1,36	0,65±0,02	1,28±0,02	0,09±0,01	0,31±0,02

Растения на конкурентное давление со стороны соседей реагируют потерями в массе. В табл. 2 отражены относительные потери в массе у растений в популяциях разной плотности в конце сезона вегетации. Индекс конкуренции, отражающий отношение разницы средней массы растения в эксперименте и средней массы растения в контроле к средней массе экспериментальных растений [20], показывает нарастание напряженности конкуренции с увеличением плотности популяции (табл. 2). Относительные потери в массе у растений в наиболее загущенных популяциях III и IV, в 1,5 -2 раза выше по сравнению с потерями в массе у растений популяций I и II. Аналогичный тренд наблюдается и в величине коэффициента корреляции расстояния между ближайшими растениями конкурентами и массой растения, испытывающего конкурентное воздействие со стороны ближайшего соседа.

**Таблица 2.**  
**Некоторые популяционные характеристики и показатели напряженности конкуренции в ценопопуляциях *S. Perennans* ( $\bar{x} \pm S\bar{x}$ )**

Популяция	Среднее расстояние между растениями, мм	Коэффициент корреляции	Индекс конкуренции
I	10,4±0,5	0,30±0,02	0,44
II	11,4±0,6	0,24±0,06	0,42
III	7,1±0,4	0,38±0,01	0,73
IV	5,1±0,3	0,45±0,05	0,86

Конкуренция не является единственной формой взаимодействия между организмами, в том числе и между растениями [18, 21]. В ряде работ отмечено наличие взаимоблагоприятствования в сообществах галофитов [6]. К этому типу взаимодействий следует отнести и «эффект группы» [22]. Эффект группы возникает уже в случае двух взаимодействующих особей или во всяком случае в небольших

группах растений и проявляется в устойчивости, стабилизации и активном функционировании группы в целом при всех возникающих частых неблагоприятных воздействиях и отклонениях у отдельных особей.

В опыте, для исследования эффекта группы, когда вокруг двух растений, расположенных друг от друга на различном расстоянии ( $L = 2,3...8$  см) были удалены все соседствующие особи в радиусе 8 – 9 см, была смоделирована ситуация с элиминацией влияния всех растений, кроме одного. Интенсивность взаимодействия двух растений-соседей пошагово задавалась изменением расстояния между ними. В табл. 3 отражены параметры жизненности растений, на которые воздействовал ближайший сосед, в начале и в конце вегетационного периода *S. perennans*.

Таблица 3.

Параметры жизненности *S. perennans* в опыте с удалением соседних растений ( $\bar{x} \pm S \bar{x}$ )

Расстояние до ближайшего соседа, мм	Начало вегетации 24.06.02	Конец вегетации 09.09.02	
	Высота, мм	Высота, мм	Масса, г
20	45,0±0,4	101,6±0,9	0,42±0,17
30	41,7±0,4	111,7±0,7	0,51±0,16
40	43,7±0,4	107,7±1,1	0,56±0,13
50	49,2±0,4	105,5±0,8	0,48±0,12
60	49,4±0,6	113,1±1,1	0,56±0,12
70	44,4±0,3	101,8±0,9	0,42±0,10
80	47,8±0,4	105,8±0,7	0,44±0,08

В начале вегетационного сезона, в эксперименте, подбирались растения с одинаковой жизненностью (приблизительно одинаковой высоты); в конце вегетации между высотой и массой экспериментальных особей, растущих на разном расстоянии от ближайшего соседа, достоверных различий выявлено не было ( $P > 0,05$ ). Это свидетельствует о том, что все экспериментальные особи находились в одинаковых экологоценотических условиях и, при выровненности экотопического фона, биотических взаимодействий (конкуренция и благоприятствование) со статически значимым эффектом между ними не наблюдалось. Предполагаемое положительное влияние «эффект группы» было элиминировано экспериментально, путем удаления всех растений в границах фитогенного поля *S. perennans* (окружность радиусом 8 см). Отрицательное влияние со стороны ближайшего соседа-конкурента значимо не снижало жизненность растений в силу достаточного количества ресурсов (потребление ресурсов вне перекрытия зон изъятия), а также отсутствия диффузной конкуренции, которая часто усиливает негативное влияние соседей-конкурентов.

Анализ ростовых процессов (расчет абсолютной и относительной скоростей роста с построением кривых роста) показал, что все растения, вне зависимости от расстояния до ближайшего соседа, характеризуются одинаковой скоростью роста в

аналогичных временных отрезках, что указывает на отсутствие биотических взаимодействий.

В эксперименте, где вокруг одной особи в радиусе 2, 3...9 см удаляли всех соседей, ростовые процессы протекали иным образом. В начале вегетации происходит резкое увеличение скорости роста во всех вариантах опыта; наибольшего значения относительная скорость роста достигает в вариантах опыта с удалением соседних растений в радиусе 2 – 5 см. Затем у этих особей происходит резкое снижение всех ростовых показателей.

Более высокая интенсивность ростовых процессов в начале вегетации у растений ближе находящихся к своим соседям (вариант с удалением соседних особей в радиусе 2 – 5 см), очевидно, происходит вследствие положительного влияния со стороны группы растений, т.е. наблюдается самоблагоприятствование. Происходит частичное затенение почвы, сглаживаются колебания температуры над ее поверхностью. Подобные явления часто отмечаются в растительных сообществах [21]. С течением времени популяции достигают пороговой плотности, интенсивность конкурентных взаимоотношений возрастает и, наряду с процессами самоизреживания, отмечается угнетение растений. В конце вегетационного периода средняя масса растений в группе с удалением конкурентов в радиусе 2 – 7 см составила  $0,23 \pm 0,03$  г, средняя масса растений в группе с удалением конкурентов в радиусе 8 – 9 см –  $0,57 \pm 0,10$  г.

В данном эксперименте, как следствие эффекта плотности, происходит изменение морфологических форм особей *S. perennans*. С увеличением удаленности растения от группы происходит увеличение количества ветвей; особи находящиеся от группы на расстоянии 2 – 4 см не только позже приступают к ветвлению, но и не формируют ветви второго порядка.

Экспериментальное исследование соотношения конкуренции и благоприятствования в моноценозах *S. perennans* на континентальных солончаках показало, что в качестве фактора значимо оказывающего влияние на распределение, жизненность и рост *S. perennans* может рассматриваться только конкуренция. Самоблагоприятствование в экстремальных местообитаниях рядом исследователей может проявляться в результате создания новых микроместообитаний – растения-няньки, расселение экотопов другими видами растений, создание микрорельефа и т.п. [6, 7, 24]. Гетерогенность в распределении однолетних галофитных растений по видовому составу, по жизненности, продуктивности, в условиях континентальных солончаков, может быть достигнута при наличии уже имеющихся микроместообитаний.

## **ВЫВОДЫ**

1. В условиях одинаковой степени засоления субстрата ведущим абиотическим фактором, влияющим на жизненность растений в ценопопуляциях *S. perennans*, является содержание влаги в почве; с ростом влагообеспеченности жизненность растений улучшается.
2. Конкуренция значимо снижает параметры жизненности *S. perennans*, влияет на форму роста и развитие растений.

3. На континентальных солончаках, в монодоминантных сообществах *S. perennans*, конкуренция является преобладающей формой взаимодействий между растениями; отношения благоприятствования возможны лишь на ранних стадиях развития *S. Perennans*.

#### Список литературы

1. Ungar I.A. Are biotic factors significant in influencing the distribution of halophytes in saline habitats? / Ungar I.A. // Bot. Rev. – 1998. - № 2. – P. 176 – 199.
2. Котов С.Ф. Экспериментальное изучение взаимодействий между растениями в сообществах однолетних галофитов / Котов С.Ф. // Вісник Запорізького державного університету. – 2004. - № 1. – С. 98 – 103.
3. Bertness M.D. Interspecific interactions among high marsh perennials in a New England salt marsh / Bertness M.D. // Ecology. – 1991. - № 1. – P. 125-137.
4. Bertness M.D. Competition and facilitation in marsh plants / M.D. Bertness, S.W.Shumway // American Naturalist. – 1993. - № 142. – P. 718 -724.
5. Castellanos E.M. Nucleation and facilitation in saltmarsh succession: interactions between *Spartina maritime* and *Arthrocnemum perenne* / E.M.Castellanos, M.E. Figueroa, A.J. Davy // J.Ecol. – 1994. - № 2. – P. 234 – 248.
6. Bertness M.D. The role of positive interactions in communities: lessons from the intertidal habitats // M.D.Bertness, G. H. Leonard // Ecology. – 1997. - № 7. – P. 1976 – 1989.
7. Hacker S.D. The role of positive interactions in the plant species diversity of salt marsh communities / S.D. Hacker, M.D.Bertness // Ecology. – 1999. - № 7. – P. 2064 -2073.
8. Bruno J. Including positive interactions in ecological theory / J.Bruno, J.J.Stakowitz, M.D.Bertness // Trends in Ecol. and Evol. – 2003. – V. 18. – P. 119 -125.
9. Balance between facilitation and resource competition determines biomass-density relationships in plant populations / Cheng – Jin Chu, Fernando T. Maestre, Sa Xiao, J. Weiner et al. // Ecol. Letters. – 2008. – № 11. – P. 1189 – 1197.
10. Шамсутдинов З.С. Биологическая мелиорация: концепция и перспективы / З.С.Шамсутдинов // Мелиорация и водное хозяйство. - 1993. - №6. – С. 12 – 14.
11. Cottam G. The use of distance measures in phytosociological sampling / G. Cottam, J.T. Curtis // Ecology. – 1956. - № 3. – P. 451 – 460.
12. Котов С.Ф. Механизмы конкуренции в сообществах однолетних суккулентных галофитов / Котов С.Ф.// Укр. бот. журн. – 2001.- № 4. – С. 465 – 470.
13. Урбах В.Ю. Биометрические методы / Урбах В.Ю. - М.: Наука, 1964. – 415 с.
14. Галофітна рослинність / [Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Нойгозлова З. та ін.]; відп. ред. Ю.Р.Шеляг-Сосонко. – К.: Фітосоціоцентр, 2007. – 315 с.
15. Багрикова Н.А. Распространение и структура сообществ однолетних суккулентных галофитов в центральной и восточной части Крымского Присивашья / Н.А. Багрикова, С.Ф.Котов // Уч. зап. Таврич. нац.ун-та. - 2003. - Т.16 (55) ,№2 . – С.3-13.
16. Penning S.C. Salt marsh plant zonation: the relative importance of competition and physical factors / S.C.Penning, R.M.Callaway // Ecology. – 1992. – № 2. – P. 681 – 690.
17. Keiffer C.H. Effects of salinity and water logging on growth and survival of *Salicornia europaea* L. an inland halophyte / C.H. Keiffer, B.C.McCarthy, I.A Ungar // Ohio J. Sci. – 1994. - №3. – P. 70 – 73.
18. Бигон М. Экология. Особи популяції і сообщества: В 2-х т. Т.1. / Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.; пер с англ под ред. А.М. Гилярова. – М.: Мир, 1989. – 667 с.
19. Котов С.Ф. Количественный анализ взаимодействий в ценопопуляциях некоторых галофитных растений / Котов С.Ф. // Укр. ботан. журн. – 1997. –№ 1. – С. 57 – 62.
20. Grace J. B. On the measurement of plant competition intensity / Grace J. B. // Ecology.–1995. – № 1.- P. 305 –308.
21. Ипатов В.С. Классификация отношений между растениями в сообществах / В.С. Ипатов, Л.А. Кирикова // Бот. журн. – 2000. – № 7. – С. 92 – 100.
22. Титов В.Ю. Эффект группы у растений / Титов В.Ю. – Л.: Наука, 1978. - 151 с.

23. Tewksbery J.J. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size / J.J. Tewksbery, J.D. Lloyd // *Oecologia*. – 2001. – № 3. – P. 425 – 434.
24. Varty A.K. How waterlogged microsites help an annual plant persist among salt marsh perennials / A.K. Varty, J.B. Zedler // *Estuaries and Coasts*. – 2008. – № 31. – P. 300 – 312.

*Котов С.Ф. Взаємодії в ценопопуляціях Salicornia perennans Willd.: співвідношення конкуренції і сприяння* // Вчені записки Таврійського національного університету ім. В.І. Вернадського. Серія „Біологія, хімія”. – 2009. – Т. 22 (61). – № 1. – С. 43-49.

Провідним чинником, що впливає на життєвість і зростання *S. perennans*, є вологість ґрунту. Внутрішньовидова конкуренція знижує життєвість рослин, впливає на форму зростання і розвиток. У системі біотичних чинників конкуренція є домінуючою формою взаємодій в ценопопуляціях *S. perennans* на континентальних солончаках; сприяння можливе лише на ранніх етапах вегетації.

**Ключові слова:** континентальні солончаки, вологість, конкуренція, сприяння, *Salicornia perennans*.

*Kotov S.F. Interactions in coenopopulations of Salicornia perennans Willd.: competition vs. facilitation* // *Uchenye zapiski Tavricheskogo Natsionalnogo Universiteta im. V. I. Vernadskogo. Series «Biology, chemistry»*. – 2009. – V.22 (61). – № 1. – P. 43-49.

The main factor, influencing on vitality and growth of *S. perennans*, is humidity of soil. An intraspecific competition reduces vitality of plants, influences on the form of growth and development. In the system of biotic factors the competition is the dominant form of interactions in coenopopulations of *S. perennans* on inland saline habitats; facilitation is possible only on the early stages of vegetation.

**Keywords:** inland saline habitats, humidity, competition, facilitation, *Salicornia perennans*.

Поступила в редакцію 18.04.2009 г.