

УДК 581.524.12

КОНКУРЕНЦИЯ И АЛЛОМЕТРИЧЕСКИЕ СООТНОШЕНИЯ РАСТЕНИЙ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ *HALIMIONE PEDUNCULATA* (L.) AELL.

Котов С.Ф., Грузинова О.М.

*Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского, Симферополь, Украина,
e-mail: sftkv@ukr.net*

В ценопопуляциях *H. pedunculata* установлено наличие конкурентных взаимодействий. Эксперимент с удалением соседей показал, что конкуренция снижает жизнеспособность растений. Конкуренция изменяет аллометрию растений - прямолинейная зависимость аллометрических соотношений высоты, диаметра и массы у растений в эксперименте с удалением соседей меняется на криволинейную у растений в ненарушенных ценозах.

Ключевые слова: континентальные солончаки, конкуренция, аллометрия, *Halimione pedunculata*.

ВВЕДЕНИЕ

В составе природной и антропогенно-трансформированной галофитной растительности Крыма значительное место занимают сообщества, образованные однолетними суккулентными галофитами. Их распространение и смены обусловлены абиотическими факторами – влажностью и засолением почвы [1, 2]. Однако на популяционном уровне существенную роль играют взаимодействия между растениями и, в первую очередь, конкуренция [3 – 5]. Конкуренция помимо влияния на ряд популяционных характеристик, изменяет форму роста особей, то есть влияет на аллометрию растений [6 – 8]. Изменение аллометрических соотношений влияет на конкурентоспособность растений в популяции.

Исследование внутривидовых процессов в галофитных сообществах является одной из базовых предпосылок как в плане разработки теоретической основы мероприятий по фитомелиоративной рекультивации засоленных земель, так и в мероприятиях по заповеданию эталонных участков галофитной растительности – резерватов природного биоразнообразия региона.

Ранее нами были выполнены работы по изучению влияния конкуренции на аллометрию растений в природных ценопопуляциях *Salicornia perennans* Willd. [8, 9]. Целью настоящего исследования является изучение конкурентных взаимодействий и их влияние на аллометрию *Halimione pedunculata* (L.) Aell., однолетнего суккулентного галофита, образующего сообщества солончаковой растительности в Крыму.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в сообществах ассоциации *Halimionetum (pedunculatae) salicorniosum* в течение вегетационного периода (июнь – сентябрь) в 2000 – 2001, 2007 гг. Сообщества приурочены к депрессии в рельефе (заливаемая засуха) вблизи одного из отрогов Сиваша (Центральное Присивашье, район с. Мелководное). Почвы солончаковые, суглинистые с хлоридно-сульфатным типом засоления – содержание СГ в поверхностном корнеобитаемом почвенном горизонте колеблется от 1,08% до 1,82%, содержание SO_4^{2-} доходит до 1,07%. Депрессия занята сообществами галофитной растительности, которые концентрическими кругами идут от дна депрессии к ее краям, последовательно сменяя друг друга по градиенту увлажнения и засоления почвы [2]. Сообщества *Halimionetum (pedunculatae) salicorniosum* располагаются полосой, непосредственно за занимающими центральную часть засухи сообществами *Salicornietum purum*. Общее проективное покрытие около 50%, проективное покрытие доминантов *H. pedunculata* – 25%, *S. perennans* – 20%, к ним с незначительным покрытием примешиваются *Suaeda prostrata* Pall., *Frankenia hirsuta* L., *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv.

В сообществе с периодичностью один раз в две недели отбирались растения *H. pedunculata* для оценки показателей жизненности (высота надземной части - h , диаметр стебля над корневой шейкой - d , воздушно-сухая масса - m). При отборе использовался метод ближайшего соседа [10], основанный на измерении расстояний между ближайшими растениями-соседями. Объем разовой выборки составлял 50 - 65 пар соседствующих растений.

Для оценки интенсивности конкурентных взаимодействий проводился эксперимент с удалением растений в границах фитогенного поля *H. pedunculata* [11]. В сообществе случайным способом отбирали по 30 особей *H. pedunculata*, вокруг которых в радиусе 10 см срезали все соседствующие растения; удаление растений-соседей проводили в начале периода вегетации, исключив тем самым возможность внутривидовых и межвидовых взаимодействий у экспериментальных растений. У этих растений каждые две недели измеряли высоту, в конце вегетационного периода они были извлечены из почвы с измерением морфометрических параметров жизненности.

Количественные данные обрабатывали стандартными методами математической статистики [12]. Интенсивность конкуренции оценивали посредством корреляционного анализа связи расстояния до ближайшего соседа и воздушно-сухой массы ближайшего к случайной точке растения (растение-мишень), а также с помощью индекса конкуренции (CI) [8]. При расчете аллометрии проводили предварительную \lg -трансформацию данных по высоте, диаметру и воздушно-сухой массе растений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Растительность солончаковых земель в Крыму представлена суккулентно-травянистой, полукустарниковой и травянистой солончаковой формацией [1, 2]. *H. pedunculata* образует в составе настоящей солончаковой суккулентно-травянистой растительности Центрального Присивашья монодоминантные сообщества, а также

образует смешанные ценозы с различной долей участия *S.perennans*, *S. prostrata*, *S.altissima* (L.) Pall., *P. oppositifolia*, *Puccinellia fominii* Bilyk. [2].

Сообщества с участием *H. pedunculata*, как и все ценозы настоящей солончаковой суккулентно-травянистой растительности, являют собой пример абиотической S-модели растительных сообществ. Распространение, состав и смены таких сообществ целиком детерминированы условиями экотопа; ведущими экотопическими факторами являются увлажненность и засоление почвы [2, 5, 13]. Распределение значений этих факторов коррелятивно связано со степенью развития микрорельефа – повышение в рельефе сопряжено с изменением влажности и засоленности почвы солончаков [14]. От дна засухи к ее окрайке прослеживается топографический эколого-фитоценотический ряд по градиенту повышения в рельефе: *Salicornietum purum* - *Suaedetum* (*prostratae*) *salicorniosum* - *Halimionetum* (*pedunculatae*) *salicorniosum* - *Halimionetum pedunculatae purum* - *Halimionetum* (*pedunculatae*) *petrosimoniosum* (*oppositifoliae*) - *Petrosimonietum oppositifoliae purum*. Повышение в рельефе коррелирует со снижением полевой влажности почвы (в среднем за сезон от 11,6-18,4% на дне депрессии до 5,3-8,6% по ее краю), в этом же направлении параллельно снижается и содержание наиболее токсичных для растений хлорид-анионов [15].

Влажность почвы является причиной погодичных смен сообществ однолетних галофитов – в условиях засухи (лето 2001 г.) ценопопуляции влаголюбивого вида *S.perennans* были замещены ценопопуляциями *S. prostrata*; в засушливое лето 2009 г., ко второй декаде июля из сообществ выше приведенного эколого-ценотического ряда присутствовали сообщества ас. *Petrosimonietum oppositifoliae purum* с низким покрытием, полностью отсутствовали ценопопуляции *H. pedunculata*, хорошо были развиты только особи многолетних галофитов – *Halimione verrucivera* (M.Bieb.) Aellen, *Artemisia santonica* L., *Limonium gmelinii* (L.) O.Kuntze . Экологические факторы, и прежде всего влажность почвы, влияют на жизненность растений – в более влажные годы морфометрические параметры жизненности растений *H. pedunculata* были выше [15].

На популяционном уровне значимыми становятся взаимодействия между растениями. На данный момент накоплено большое количество материала, свидетельствующего о весомой роли ценологических факторов и, в первую очередь, внутривидовой и межвидовой конкуренции, в распределении параметров жизненности, в развитии и продуктивности растений в сообществах галофитов [3, 5]. В таблице 1 отражена сезонная динамика некоторых морфометрических параметров жизненности в ценопопуляциях *H. pedunculata* под влиянием конкуренции.

Как видно из табл. 1, конкуренция снижает жизненность *H. pedunculata* – показатели высоты растений в эксперименте с удалением конкурирующих особей превышают аналогичные показатели у растений в условиях конкуренции ($P < 0,05$). Конкуренция за ресурсы среды тормозит ростовые процессы – показатели интенсивности роста (абсолютная – AGR и относительная – RGR скорости роста) *H. pedunculata* в эксперименте с удалением соседей-конкурентов превышают показатели роста у особей в ненарушенных ценозах [15]. Снижение интенсивности роста под давлением конкуренции отрицательно сказывается и на других

показателях жизненности *H. pedunculata* – диаметре стебля, воздушно-сухой массе растений; наиболее показательны потери в массе, которые количественно оценены посредством индекса конкуренции. Индекс конкуренции, отражающий отношение разницы средней массы растения в эксперименте и средней массы растения в контроле к средней массе экспериментальных растений, показывает нарастание напряженности конкуренции вплоть до перехода растений в генеративную фазу (табл. 1). В процессе накопления ассимилятов ценопопуляции *H. pedunculata* в результате конкуренции теряют до 30% от максимально возможной фитомассы.

Таблица 1.
Динамика жизненности, конкуренции и аллометрия в ценопопуляциях
***H. pedunculata* ($\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$)**

Параметры	Срок отбора				
	2.07	14.07	30.07	14.08	17.09
Высота, мм	<u>67,5±3,9</u>	<u>70,6±4,3</u>	<u>77,4±3,9</u>	<u>83,1±4,7</u>	<u>93,8±4,7</u>
контроль/опыт	80,7±3,9	90,5±3,1	111,8±4,4	120,8±4,2	142,7±5,9
Индекс конкуренции (CI)		0,219	0,307	0,312	0,279
Аллометрия					
	lg m – lg d	lg m – lg h		lg h – lg d	
	NS/<0,05	NS/<0,05		NS/<0,05	

Примечание. В таблице, над чертой приведены средние высоты для растений с соседями, под чертой – в эксперименте с удалением; для показателей аллометрии перед разделителем (/) результаты теста на линейность аллометрических соотношений для растений в эксперименте с удалением соседей, после разделителя – для растений с соседями, NS – разница между η^2 и r^2 недостоверна ($P > 0,05$).

Конкуренция влияет и на некоторые репродуктивные характеристики растений в данных ценопопуляциях: элиминация конкурентных взаимодействий в эксперименте с удалением ближайших соседей приводит к увеличению количества и массы цветков, развиваемых одной особью *H. pedunculata* [16].

Конкурентная способность растений определяется, как способность извлекать ресурсы из ресурсных источников, поделенных с соседями. Способность извлекать ресурсы зависит от расположения частей растения в отношении имеющихся в распоряжении ресурсов. Расположение отдельных частей растений относительно друг друга определяет форму особи. Форма особи – это результат дифференциального роста частей или метрик организма в процессе онтогенеза, то есть результат аллометрии. В свою очередь конкуренция изменяет аллометрию – имеется ряд работ, выполненных *ex situ* [6] и *in situ* [8,9], экспериментально подтверждающих влияние конкуренции на аллометрические соотношения у растений-однолетников.

С целью выявления зависимости аллометрии от конкурентных взаимодействий между растениями в ценопопуляциях *H. pedunculata* были рассчитаны соотношения масса-диаметр, масса-высота, высота-диаметр у особей в эксперименте с удалением

соседей-конкурентов (отсутствие конкурентных взаимодействий) и аналогичные соотношения у растений в ненарушенных частях ценопопуляции (в условиях конкуренции). Эмпирические данные по массе, высоте и диаметру растений предварительно были lg-трансформированы. В процессе онтогенеза соотношения между основными морфометрическими показателями растений меняются. Скорость изменения этих соотношений при увеличении размера постоянна и описывается прямой пропорциональной зависимостью в логарифмических координатах (так называемая "простая аллометрия"). При наличии "сложной аллометрии" выше приведенные соотношения криволинейны или прерывисты. Простая аллометрия присуща растениям, выросшим на фоне гомогенного экотопа и в отсутствие биотических взаимодействий [6].

Для установления типа аллометрии мы провели тест на линейность аллометрических соотношений у растений, выросших в окружении соседей, и у растений в эксперименте с удалением. Был использован t-тест [10]; с его помощью проверяли на достоверность разницу между квадратом корреляционного отношения (η^2) массы к диаметру, массы к высоте, высоты к диаметру и квадратом коэффициента корреляции (r^2).

Как видно из табл.1, простая аллометрия наблюдается у экспериментальных растений, выросших в условиях отсутствия конкуренции – в этом случае разница между η^2 и r^2 недостоверна ($P > 0,05$). У растений *H. pedunculata*, выросших в окружении соседей, под влиянием конкуренции простая аллометрия меняется на сложную, описываемую криволинейной зависимостью. На это указывает статистически достоверная ($P < 0,05$) разница между η^2 и r^2 .

Аллометрия, зависящая от конкуренции, в свою очередь, влияет на конкурентные взаимоотношения растений и динамику ценопопуляций. Одна из наиболее важных аллометрий, которая влияет на конкуренцию между растениями – это аллометрия самой скорости роста и это может быть предметом дальнейших исследований процессов в ценопопуляциях однолетних галофитов.

ВЫВОДЫ

1. В ценопопуляциях *H. pedunculata* отмечено наличие конкурентных взаимодействий. Конкуренция значительно снижает параметры жизнеспособности растений *H. pedunculata*.
2. Конкуренция изменяет аллометрию растений – прямолинейная зависимость аллометрических соотношений высоты, диаметра и массы у растений в эксперименте с удалением соседей изменяется на криволинейную у растений, выросших в окружении соседей-конкурентов.

Список литературы

1. Білик Г. І. Рослинність засоленних ґрунтів України, її розвиток, використання та поліпшення / Білик Г. І. - Київ: Вид - во АН УРСР, 1963. - 299 с.
2. 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.

3. 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.
4. Котов С.Ф. Количественный анализ взаимодействий в ценопопуляциях некоторых галофитных растений / Котов С.Ф. // Укр. ботан. журн. – 1997. – № 1. – С. 57 – 62.
5. Котов С.Ф. Экспериментальное изучение взаимодействий между растениями в сообществах однолетних галофитов / Котов С.Ф. // Вісник Запорізького державного університету. – 2004. - № 1. – С. 98 – 103.
6. Weiner J. Competition and allometry in three species of annual plants / J.Weiner, S. Thomas // Ecology. - 1992. - V. 73, № 2. - P. 648 - 656.
7. Weiner J. Competition and allometry in *Kochia scoparia* / J.Weiner, L. Fishman // Annals of Botany. - 1994. - V. 73, № 3. - P. 263 - 271.
8. Котов С.Ф. Конкурентные взаимодействия и аллометрия растений в ценопопуляциях *Salicornia europaea* L. (Chenopodiaceae Vent.) / Котов С.Ф. // Укр. ботан. журн. – 1999. – № 4. – С. 369 – 373.
9. Репецкая А.И. Конкуренция и динамика аллометрии у растений в ценопопуляциях *Salicornia europaea* L. / А.И.Репецкая, С.Ф.Котов // Уч. зап. Таврич. нац.ун-та. - 1999. - Т.12, №2 . – С.50-56.
10. Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике / Василевич В.И. – Л.: Наука, 1966. – 232 с.
11. Котов С.Ф. Механизмы конкуренции в сообществах однолетних суккулентных галофитов / Котов С.Ф.// Укр. бот. журн. – 2001.- № 4. – С. 465 – 470.
12. Урбах В.Ю. Биометрические методы / Урбах В.Ю. - М.: Наука, 1964. – 415 с.
13. Burchill C.A. Vegetation-environment relationships of an inland boreal salt pan / C.A. Burchill, N.C.Kenkel // Can.J.Bot. – 1991. - № 4. – P. 722 -732.
14. Bertness M.D. Zonation of *Spartina patens* and *Spartina alterniflora* in a New England salt marsh/ Bertness M.D. // Ecology. - 1991.- V.72,№1.- P. 138-148.
15. Котов С.Ф. Анализ межвидовых взаимодействий в сообществах ассоциации *Halimionetum (pedunculatae) salicorniosum* / Котов С.Ф. // Уч. зап. Таврич. нац.ун-та. - 2004. - Т.17 (56) „№1 . – С.137-142..
16. Котов С.Ф. Особенности цветения *Halimione pedunculata* (L.) Aell. (Chenopodiaceae Vent.) в ценопопуляциях различной плотности / С.Ф. Котов, Е.А.Калинушкина // Екологія та ноосферологія. – 2009. – Т. 20, № 1 – 2. – С. 172 – 180.

Котов С.Ф. Конкуренція та аллометричні співвідношення рослин в ценопопуляціях *Halimione pedunculata* (L.) Aell. / С.Ф. Котов, О.М. Грузинова // Вчені записки Таврійського національного університету ім. В. І. Вернадського. Серія: Біологія, хімія. - 2009. - Т. 22 (61). – № 3. – С. 83-88.

У ценопопуляціях *H. pedunculata* встановлена наявність конкурентних взаємодій. Експеримент з видаленням сусідів свідчить про те, що, конкуренція знижує життєвість рослин. Конкуренція змінює аллометрію рослин - прямолінійна залежність аллометричних співвідношень висоти, діаметра та маси у рослин в експерименті з видаленням сусідів змінюється на криволінійну в рослин у не порушених ценозах.

Ключові слова: континентальні солончаки, конкуренція, аллометрия, *Halimione pedunculata*.

Kotov S.F. Competition and allometric relationships of plants in coenopopulations of *Halimione pedunculata* (L.) Aell. / S.F. Kotov., O.M. Gruzinova // Scientific Notes of Taurida V.Vernadsky National University. Series: Biology, chemistry. - 2009. - Vol. 22 (61). – № 3. – P. 83-88.

In coenopopulations of *H. pedunculata* competitive interactions are established. The neighbour removal experiment has shown, that the competition reduces vitality of plants. The competition changes allometry of plants - the linear dependence of allometric ratios of height, of a diameter and weight of plants in neighbour removal experiment changed it on curve dependence in not broken coenosis.

Keywords: inland saline habitats, competition, allometry, *Halimione pedunculata*.

Поступила в редакцію 19.10.2009 г.