

УДК 581.524.12

КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ ПОДХОД К ОЦЕНКЕ КОНКУРЕНТНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ НА УРОВНЕ СООБЩЕСТВА. II. ДВУХВИДОВЫЕ СООБЩЕСТВА ОДНОЛЕТНИКОВ

Котов С.Ф.¹

В сообществе ас. Salicornietum suaedosum дана оценка напряженности внутривидовых и межвидовых взаимодействий; осуществлен переход от оценки конкуренции на уровне популяции к оценке роли конкуренции на уровне всего сообщества. В результате конкуренции популяции галофитов теряют 27-35% от максимально возможной массы; потери массы на уровне сообщества составляют 674,8 г/м².

Ключевые слова: конкуренция, галофиты, однолетники

Биотические взаимодействия играют значительную роль в распределении сообществ галофитов, в определении их состава, структуры и динамики. Центральное место в системе биотических взаимодействий отводится конкуренции между растениями. Конкуренция - значимый фактор в определении как видового состава галофитных сообществ, так и зональной мозаики соляных маршей и соляных пустынь [1].

Интенсивность конкуренции зависит от условий абиотической среды [2]; вместе с тем степень преобразования экотопа определяется напряженностью ценологических взаимодействий. Галофитная растительность признается стабилизирующим фактором по отношению к прогрессирующему засолению орошаемых земель в аридных и семиаридных регионах [3], поэтому крайне важной представляется оценка конкурентных взаимодействий на уровне сообщества.

Ранее нами [4] дана оценка взаимодействий в моноценозах однолетних галофитов. В одновидовых сообществах оценка роли конкуренции сводится к оценке внутривидовых взаимодействий; большинство сообществ состоит из ценопопуляций разных видов и в них присутствует как внутривидовая, так и межвидовая конкуренция. В данном исследовании осуществлена попытка оценить роль конкуренции в сообществе ас. *Salicornietum suaedosum*, состоящем из ценопопуляций *Salicornia europaea* L. и *Suaeda prostrata* Pall.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на мокрых суглинистых солончаках, в Присивашье (5 км севернее пос. Заветное, Джанкойского района). Почва характеризуется хлоридно-сульфатным типом засоления (содержание анионов Cl⁻ - 1,74%). Участок, площадью около 80 м², узкой полосой тянется вдоль отлогого берега одного из от-

¹ Кафедра ботаники

рогов Сиваша. Водоем опресняется сбросами пресной воды и мелководья, а также затопляемая зона, заняты зарослями *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.

Изучалось бидоминантное сообщество, из *Salicornia europaea* и *Suaeda prostrata* (проективное покрытие по 30%) с крайне незначительной примесью *Halimione pedunculata* (L.) Aell. и *Tripolium vulgare* Nees (проективное покрытие < 1%). *Salicornia europaea* и *Suaeda prostrata* относятся к группе гипергалофитов, растущих в условиях избыточного засоления почв [3] и часто встречаются вместе. Сообщества ассоциации *Salicornietum suaedosum* весьма обычны для приморских и континентальных солончаков Крыма [5].

На участке, через каждые 0,5 - 1,0 м, закладывали трансекты, по ходу которых, методом ближайшего соседа [6], отбирались пары растений с регистрацией их видовой принадлежности, измерением расстояния между ними и высоты надземной части. Растения аккуратно извлекались из почвы вместе с корневой системой, помещались в бумажные пакеты, в последующем высушивались в термостате при $t = 90^{\circ} \text{C}$ в течение 48 час. до воздушно-сухого состояния и взвешивались.

Материал был собран в начале августа 1996 г., до цветения растений, в фазу накопления пластических веществ. Общий объем выборки составил свыше 150 одновидовых и разновидовых пар растений.

В процессе камеральной обработки материала рассчитывали среднюю высоту растений, среднее расстояние в паре, среднюю массу пары, коэффициент корреляции суммы масс ближайших соседей с расстоянием между ними.

Напряженность конкуренции оценивалась потерями в массе взаимодействующих растений по сравнению с массой не конкурирующих особей. Расстояние, на котором взаимодействие между растениями прекращается, определяли путем аппроксимации эмпирической зависимости массы растений-соседей от расстояния между ними полиномом 2^{ой} степени. Точка экстремума кривой соответствует тому расстоянию, за пределами которого изменение массы растений уже не определяется их удаленностью друг от друга, ее проекция на ось ординат дает значение массы не зависящее от конкуренции [4]. После определения массы не конкурирующих за элементы питания особей, последовательно оценивали потери в массе одновидовых и разновидовых пар. Оценка конкуренции на уровне целого сообщества рассчитывалась суммированием потерь массы по всем одновидовым и разновидовым парам [7]:

$$K = \sum_{j=1}^s \sum_{i=1}^s C_{ij} \quad (1)$$

где C_{ij} - потери массы в результате конкуренции между видами j и i .

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Материал был собран в фазу накопления пластических веществ растениями, поэтому показатели жизненности не достигают максимальных значений, присущих растениям данного сообщества [8]. Высота и масса особей (табл.1) ниже аналогичных показателей у растений этого же сообщества в фазу цветения и плодоношения примерно в 1,5-2 и в 3-4 раза соответственно. Кроме того на жизненность растений

негативное влияние оказала летняя засуха 1996 г. Растения солончаков отрицательно реагируют на недостаток влаги и повышенное содержание солей в почве во время засухи [9, 10].

Таблица 1.
Количественная характеристика ценопопуляций сообщества *Salicornietum suaedosum*

Популяционные характеристики	Взаимодействующие виды		
	<i>Salicornia europaea</i> - <i>S. europaea</i>	<i>Suaeda prostrata</i> - <i>S. prostrata</i>	<i>Salicornia europaea</i> - <i>Suaeda prostrata</i>
Объем выборки (n), пар растений	38	80	38
Средняя высота (H), $1 \cdot 10^{-3}$ м	$85,8 \pm 9,1$	$94,8 \pm 3,5$	-
Средняя масса (M), $1 \cdot 10^{-3}$ кг	$0,089 \pm 0,011$	$0,160 \pm 0,013$	-
Среднее расстояние в паре (L), $1 \cdot 10^{-3}$ м	$9,5 \pm 1,2$	$17,3 \pm 1,5$	$13,8 \pm 1,4$
Средняя масса пары (ΣM), $1 \cdot 10^{-3}$ кг	$0,179 \pm 0,026$	$0,320 \pm 0,030$	$0,273 \pm 0,044$
Доля участия вида в травостое	0,46	0,54	-
Плотность (D), особей/ m^2	1966,6		

Взаимодействия между растениями в сообществе опосредованы и осуществляются путем трансформации среды. Пространственно взаимодействия могут быть смоделированы несколькими способами. Наиболее распространенный из них, приведенный в работе Wyszomirski (цит. по [11]), концептуально прост и интуитивно апеллирует через пространственные модели “зон влияния”. Понятие “зона влияния” аналогично понятию “фитогенное поле”, которое еще раньше было сформулировано А.А.Урановым [12]. В таких моделях растение растет, потребляя ресурсы из зоны влияния, определяемой размером растения. Растения конкурируют, когда их зоны влияния перекрываются. В силу неподвижности растительных организмов и их низкой пищевой специализации, величина области перекрытия, а тем самым и интенсивность конкуренции, зависит от расстояния между особями. Из табл. 2 видно, что существует положительная корреляция между суммой масс ближайших соседей и удаленностью их друг от друга. Чем меньше расстояние между соседями, тем сильнее они угнетают друг друга, что сказывается на их жизненности.

Таблица 2.

Оценка конкурентных взаимодействий в сообществе Suaedetum salicorniosum

Показатели напряженности конкуренции	Взаимодействующие виды		
	<i>Salicornia europaea</i> - <i>S. europaea</i>	<i>Suaeda prostrata</i> - <i>S. prostrata</i>	<i>Salicornia europaea</i> - <i>Suaeda prostrata</i>
Коэффициент корреляции L с ΣM, (r ± m _r)	0,604 ± 0,133	0,682 ± 0,081	0,327 ± 0,158
Квадрат корреляционного отношения ΣM к L	0,719 ± 0,071	0,920 ± 0,045	0,950 ± 0,047
Уравнение регрессии ΣM по L	$4,7 \cdot 10^{-2} + 8,7 \cdot 10^{-3} L - 4,2 \cdot 10^{-5} L^2$	$4,3 \cdot 10^{-2} + 1,8 \cdot 10^{-2} L - 6,8 \cdot 10^{-5} L^2$	$8,9 \cdot 10^{-2} + 1,2 \cdot 10^{-2} L - 1,2 \cdot 10^{-4} L^2$
Радиус фитогенного поля, $1 \cdot 10^{-3}$ м	51,5	64,4	24,3
Потери массы: абсолютные, $1 \cdot 10^{-3}$ кг	13,9	67,9	4,6
-относительные	0,356	0,275	0,310
на 1 раст., $1 \cdot 10^{-3}$ кг	0,183	0,424	0,061
Потери массы на уровне сообщества - по выборке	86,4		
- в среднем на единицу площади, $1 \cdot 10^{-3}$ кг/м ²	674,8		

Из показателей связи наиболее предпочтителен квадрат корреляционного отношения, он лучше оценивает криволинейные зависимости. Квадраты корреляционного отношения суммы масс ближайших соседей к расстоянию между ними в одновидовых и разновидовых парах достоверны ($P < 0,05$) и значительно выше соответствующих коэффициентов корреляции (табл. 2). Это свидетельствует о наличии конкурентных взаимодействий в сообществе.

Коэффициент корреляции и квадрат корреляционного отношения зависят от полноты представленности классов градиента удаленности, т.е. в выборке должны быть представлены растения с перекрытием зон взаимодействия и растения отстоящие друг от друга на расстоянии достаточном для прекращения взаимодействий. Последнее в сомкнутом растительном сообществе наблюдается далеко не всегда.

Нами [4] была использована методика регрессионного анализа, позволяющая определять предел распространения взаимодействий и рассчитывать массу расте-

ний при отсутствии взаимодействий. Последовательное сравнение реальных масс растений с теоретически рассчитанной позволяет вычислить потери массы в результате конкуренции.

В исследованном сообществе наблюдается межвидовая и внутривидовая конкуренция - удвоенный радиус фитогенного поля во всех случаях превышает среднее расстояние между ближайшими соседями (табл. 1, 2). Расчет индексов конкуренции по одновидовым и разновидовым парам указывает на потерю растениями в результате конкурентных взаимодействий 28-35% массы. Довлеющее влияние абиотических факторов среды (последствия влияния засухи) снижает интенсивность взаимодействий между растениями. Относительно низкие потери массы обусловлены также и тем, что напряженность взаимодействий в сообществах однолетних галофитов нарастает в течение вегетационного сезона и достигает пика в период цветения и плодоношения, который следует за периодом накопления пластических веществ [13]. В более благоприятные годы, к концу вегетации, относительные потери массы в результате конкуренции в ценопопуляциях этого сообщества в 2 раза выше [8].

Используя формулу 1, мы просуммировали потери массы в одновидовых и разновидовых парах и получили суммарную оценку конкурентно обусловленных потерь массы по всей выборке. Чтобы получить стандартизированную оценку конкуренции на уровне всего сообщества мы рассчитали средние потери массы на одну особь, среднюю плотность растений и потери биомассы в расчете на 1 м² площади сообщества (табл.2). При этом потери массы в разновидовых парах были поровну распределены между растениями *Salicornia europaea* и *Suaeda prostrata*. Это представляется возможным в силу отсутствия видоспецифичности взаимодействий между растениями одних и тех же жизненных форм [14]. Оба растения имеют размеры одного и того же порядка и при допущении симметрично-размерной конкуренции [15] потери их массы могут быть примерно одинаковыми. Для получения более точной оценки следует основываться на учете массы только одного самого близкого к точке соседа.

Осуществленный подход позволяет оценить роль конкуренции в сообществах однолетников и рассчитать потери массы по всей площади сообщества.

Список литературы

1. Ungar I.A. Are biotic factors significant in influencing the distribution of halophytes in saline habitats? // Bot. Rev. - 1998. - V.64. - '2. - P. 176 - 199.
2. Котов С.Ф. Конкурентные взаимодействия и аллометрия растений в ценопопуляциях *Salicornia europaea* L. (Chenopodiaceae Vent.) // Укр. бот. журн. - 1999. - Т. 56. - № 4. - С. 369 - 373.
3. Шамсутдинов Н.З., Шамсутдинов З.Ш. Мировые растительные ресурсы галофитов и проблемы их многоцелевого использования в сельском хозяйстве // Сельскохозяйственная биология. - 1998. - №1. - С.3 - 17.
4. Котов С.Ф. Количественный подход к оценке конкурентных взаимодействий на уровне сообщества. I. Моноценозы однолетников // Экологія та ноосферологія. - 1996. - Т.2. - №3 - 4. - С.134 - 139.
5. Білик Г. І. Рослинність засолених ґрунтів України, її розвиток, використання та поліпшення. - Київ: Вид - во АН УРСР, 1963. - 299 с.
6. Cottam G., Curtis J.T. The use of distance measures in phytosociological sampling // Ecology. - 1956. - V.37. - №3 - P. 451 - 460.

7. Василевич В.И. Взаимоотношения ценопопуляций растений в фитоценозах и их количественная оценка // Популяционные проблемы в биогеоценологии. - М.: Наука, 1988. - С. 59 - 82.
8. Котов С.Ф. Функциональная структура некоторых сообществ класса Thero-Salicornietea R. Tx. 1954 ap R. Tx. et Oberd. 1958 // Укр. фітоцен. зб. - 1998. - Сер. С. - Вип. 1(10). - С. 76 - 84.
9. Ungar I.A. Population characteristics, growth, and survival of the halophyte *Salicornia europaea* // Ecology. - 1987. - V.68. - №3. - P.569 - 575.
10. Ungar I.A., Benner D.K., McGraw D.C. The distribution and growth of *Salicornia europaea* an inland salt pan. // Ecology. - 1979. - V.60. - №2. - P.329 - 336.
11. Schwinning S., Weiner J. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants // Oecologia - 1998. - №113. - P.447 - 455.
12. Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. - Т. 1. - М.: Наука, 1965. - С. 251 - 254.
13. Котов С.Ф. Количественный анализ взаимодействий в ценопопуляциях некоторых галофитных растений // Укр. ботан. журн. - 1997. - Т.54. - 1. - С. 57 - 62.
14. Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. - Л.: Наука, 1983. - 232 с.
15. Weiner J., Wright D.B., Castro S. Symmetry of below-ground competition between *Kochia scoparia* individuals // Oikos. - 1997. - V.79. - №1. - P.85 - 91.

Анотація

С.Ф.Котов. Кількісний підхід до оцінки конкурентних взаємодій на рівні угруповань. II. Двохвидові угруповання однорічників // Ученые записки ТНУ, 2000, 99, № 1

В угрупованні ас. *Salicornietum suaedosum* була наведена оцінка напруженності внутрішньовидових та міжвидових взаємодій; здійснен перехід від оцінки конкуренції на рівні популяції до оцінки ролі конкуренції на рівні всього угруповання. В результаті конкуренції популяції галофітів втрачають 27-35% від максимально можливої маси; втрати маси на рівні угруповання - 674,8 г/м².

Ключові слова: конкуренція, галофіт, однорічники

Summary

Kotov S.F. The quantitative approach to the estimation of the competitive interactions at the community level. II. Two-species community of annual plants // Uchenye zapiski TNU, 2000, 99, No. 1

The estimate of intraspecific and interspecific interactions was calculated in the community of *Salicornietum suaedosum* association. The transformation of the estimate of the competition at the population's level to the estimate of the competitive interactions at the community level have been carried out. As a result of competition the losses of plant's mass at the population's level were reached 27-35 percent from maximal mass. The losses of mass at the community level were reached 674,8 g/m².

Keywords: competition, halophytes, annual plants