

## САМОРЕГУЛЯЦИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ *SALICORNIA EUROPAEA L.*

Репецкая А. И., аспирантка

В отсутствие значительных изменений режима основных экологических факторов природные популяции растений могут существовать в данном местообитании неограниченно долго. Наличие ряда регуляторных механизмов обеспечивает сохранение популяций в условиях колебаний внешних факторов. Среди них изменение жизненности растений, уровня репродукции и смертности, степени размерной дифференциации особей [1,2,3,4,5,6]. В результате популяция достигает оптимального состояния в данных условиях среды.

В популяциях растений разных жизненных форм преобладают определенные механизмы саморегуляции. Для успешного самоподдержания популяций особенно лабильными должны быть регуляторные процессы у однолетних растений, в связи с необходимостью ежегодного завершения жизненного цикла независимо от изменений внешних факторов. В конкретных условиях ведущими оказываются различные факторы среды. В связи с этим интересно рассмотреть процессы, протекающие в популяциях растений, обитающих в экстремальных для большинства видов условиях. К таковым относятся галофиты, произрастающих в условиях солончаков и солонцов. Ведущими факторами в этих экотопах являются степень засоления и влажности почвы.

Целью нашей работы является изучение процессов саморегуляции в популяциях однолетнего галофита *Salicornia europaea L.*, образующего моноценозы на засоленных местообитаниях.

### Материалы и методика

Исследования проводили в естественных популяциях *Salicornia europaea* в асс. *Salicornietum rigum* в окрестностях соленого озера Сасык в Западном Крыму. С июля по октябрь 1996 г, с периодичностью раз в две недели, в каждой популяции отбирали 50 растений случайным методом [7]. У них регистрировали фенологическую фазу, высоту и диаметр стебля, а также определяли воздушно-сухую массу. У растений, отобранных в конце вегетационного сезона, подсчитывали число цветков и семян, чтобы установить уровень семенной продуктивности популяции. Для изучения сезонной динамики плотности в этих же популяциях в июле были заложены постоянные площадки (по 100 в каждой), размером 5х5см. На них подсчитывали число особей с той же периодичностью, что и другие измерения. Для определения полевой влажности почвы отбирали образцы в металлические бюксы, в лаборатории проводили анализ по общепринятой методике [8].

## Результаты и обсуждение

Изучено 6 популяций, расположенных вдоль градиента влажности почвы (табл.1). Их можно разделить на 3 группы по уровню влагообеспеченности местообитания. Плотность популяций ( $\rho$ ) находится в тесной зависимости от этого экологического фактора ( $r = 0,848 \pm 0,026$ ;  $P < 0,05$ ). За исключением некоторых отклонений внутри 2-й группы, с увеличением влажности повышается и плотность популяций. В связи с этим, изменения параметров популяций будем рассматривать в зависимости от двух факторов: влажности почвы, которая является одним из ведущих экологических факторов на солончаках [9,10,11,12,] и плотности, которую многие авторы выделяют в качестве главного внутреннего регулятора популяционных процессов [2,3,4,5,13].

Таблица 1.

Полевая влажность почвы и основные характеристики популяций *Salicornia europaea*

Популяции	2.1	1.0	2.2	2.3	2.4	2.5
	1	2			3	
Полевая влажность почвы, %	19,5	16,0	14,5	16,6	11,9	11,5
Средняя плотность популяции, особей/м <sup>2</sup>	7746 ± 136	2376 ± 48	1830 ± 44	1697 ± 36	1251 ± 32	377 ± 16
Семенная продукция популяции, семян/ м <sup>2</sup>	18983 ± 2744	—	23326 ± 3117	75708 ± 17037	5834 ± 867	8432 ± 1823
Общая биомасса популяции, г/ м <sup>2</sup>	343,1 ± 16,0	137,5 ± 8,5	124,6 ± 6,2	259,3 ± 12,8	42,5 ± 2,1	21,6 ± 1,1

Значения морфометрических параметров - высоты ( $h$ ), диаметра стебля ( $d$ ) и воздушно-сухой массы ( $m$ ) – растений в популяциях, находящихся в засушливых условиях (3-я группа), значительно ниже, чем на более влажных участках (рис. 1). Значения этих характеристик, отражающих уровень жизненности особей, снижаются также при загущении, что видно на примере популяций 2-й и 3-й группы. Так как повышение влажности почвы ведет к увеличению размеров особей, можно ожидать дальнейшее увеличение их размеров в популяции 2.1, находящейся в условиях максимального увлажнения (табл. 1). Однако, большое количество влаги создает благоприятные условия для прорастания семян [14]. Это привело к формированию сильно загущенного травостоя, средняя плотность (7746 особей/м<sup>2</sup>) которого в 3 раза выше, чем у предыдущей в ряду плотности популяции 1.0. Результатом является снижение размеров особей, несмотря на улучшение условий местообитания.

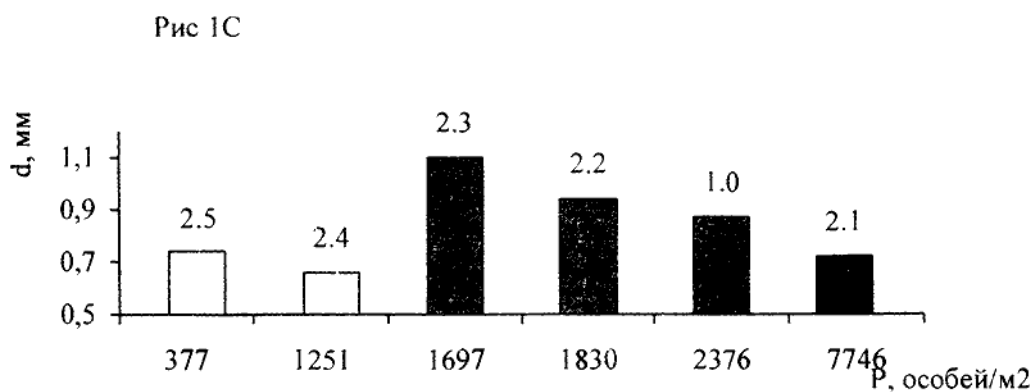
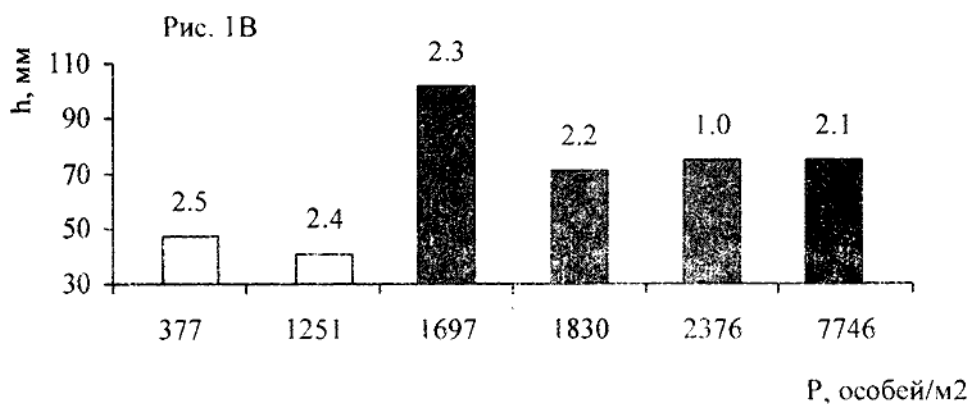
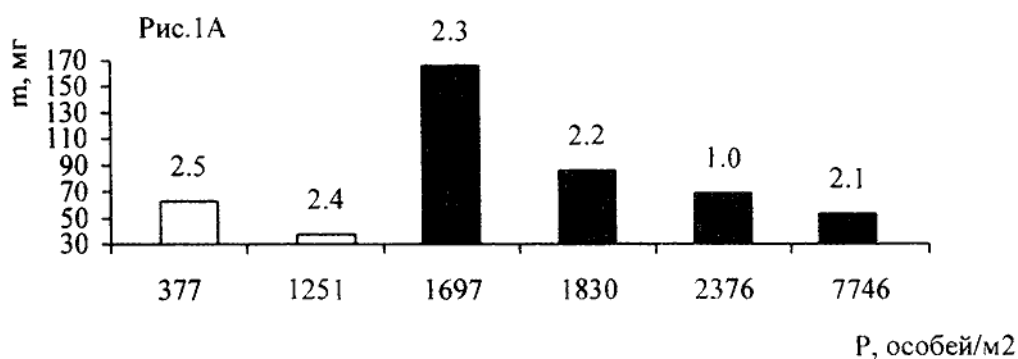


Рис. 1 Зависимость массы особи (m) -- Рис. 1А; высоты особи (h) --  
 Рис. 1В; диаметра стебля особи (d) -- Рис. 1С от плотности (p)  
 популяций *Salicornia europaea*

■ 1-я группа    ■ 2-я группа    □ 3-я группа

Одной из основных экологических закономерностей, связывающей среднюю массу растений ( $m$ ) и плотность популяции ( $p$ ), является «закон  $-3/2$ » [15], выражающийся формулой:

$$m = c p^{-3/2},$$

где  $c$  - константа

Эта зависимость задает прямую, по которой идет самоизреживание в загущенных популяциях растений.

На рисунке 2 приведены результаты аппроксимации эмпирической зависимости  $\ln m$  от  $\ln p$  прямой линией для популяций трех ступеней влажности почвы. Популяция 1.0 не анализировалась, так как сильные дожди в конце вегетационного сезона привели к затоплению данного участка и преждевременному отмиранию растений.

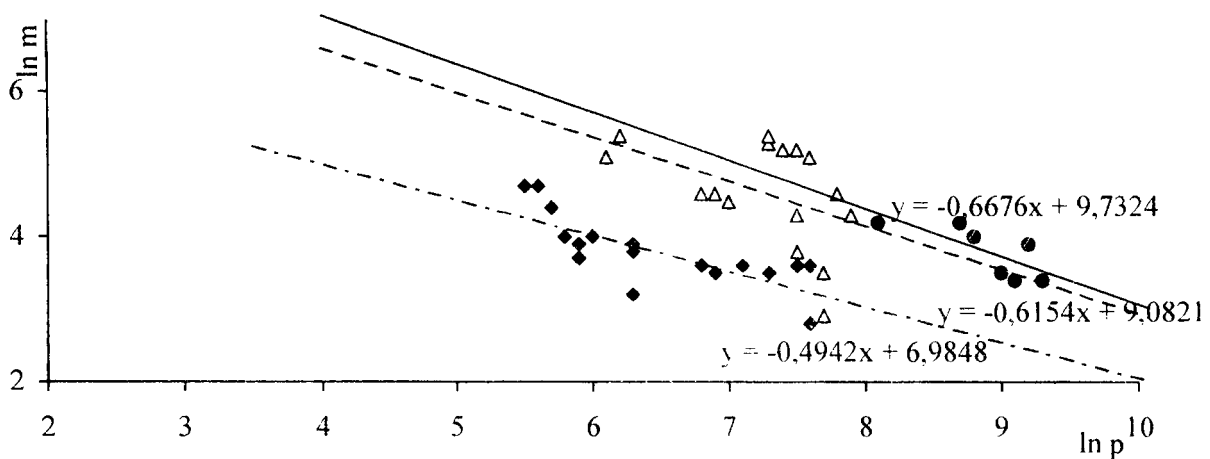


Рис. 2 Аппроксимация прямыми эмпирической зависимости  $\ln$  массы особей ( $m$ ) по  $\ln$  плотности ( $p$ ) популяций *Salicornia europaea*

●	1-я группа	△	2-я группа	◆	3-я группа
—	1-я группа	- - - -	2-я группа	- · - · -	3-я группа

Во всех случаях (рис. 2) средняя масса особей увеличивается в течение сезона, а плотность уменьшается. Коэффициент регрессии возрастает с повышением плотности популяции, но ни в одном случае не достигает значения  $-3/2$ , т.е. угла линии самоизреживания. Исходя из этого нужно считать, что при сочетании данных значений  $m$  и  $p$  самоизреживание в популяциях не происходит. Популяции не достигают высоких плотностей, при которых действует "закон  $-3/2$ ", а при низкой плотности связь  $m$  и  $p$  приобретает линейный вид обратного характера [16]. Однако, неуниверсальность закона в этом отношении снижает эффективность его использования на практике. Основной целью анализа является выяснение пороговых значений  $m$  и  $p$ , при которых в популяции можно ожидать плотность-зависимую смертность. Но использование более низких, допороговых значений ведет к тому, что при аппроксимации линия не достигает угла наклона  $56^\circ$  ( $\text{tg } 56^\circ = 3/2$ ). Таким образом, чтобы узнать являются ли данные значения  $m$  и  $p$  пороговыми, необходимо сравнить их на графике с

линией самоизреживания, угол наклона которой  $56^\circ$ . А чтобы построить такую линию необходимо использовать для аппроксимации только точки со значениями близкими к пороговым. Решение задачи оказывается невозможным без привлечение непосредственных данных о динамике плотности популяции. Ряд исследователей не отмечали самоизреживание в популяциях *S. europaea* [11,17,18,19], но некоторые из них высказали предположение, что для начала процесса необходима пороговая плотность около 10000 особей/м<sup>2</sup>, а она в природных популяциях этими авторами обнаружена не была. Жоелге (цит. по [12]). наблюдал самоизреживание в популяциях этого вида, но траектория  $-3/2$  достигнута не была.

В связи с вышеизложенным результаты аппроксимации эмпирической зависимости  $\ln m$  от  $\ln p$  прямой (рис. 2) не могут однозначно отрицать самоизреживание в популяциях *S. europaea*.

Отпад растений происходил в течение сезона во всех исследованных популяциях (табл.2), но его интенсивность не была одинакова и зависела от плотности ( $r = 0,812 \pm 0,336$ ;  $P < 0,05$ ). Если в июле-августе число всходов в максимально загущенной популяции 2.1 превышало тот же показатель в разреженной (2.5) в 20 раз, то к моменту обсеменения (12.10) превышение было лишь двукратным.

Таблица 2.

Динамика плотности популяций *Saicornia europaea* L.

Сроки отбора	Плотность популяций, особей / м <sup>2</sup>					
	2.1	1.0	2.2	2.3	2.4	2.5
6.07.96	8810 ± 360	2440 ± 140	2300 ± 120	1750 ± 100	1940 ± 140	566 ± 60
20.07.96	8040 ± 344	2732 ± 124	2296 ± 124	1784 ± 92	1937 ± 116	552 ± 56
3.08.96	11120 ± 388	3224 ± 152	2748 ± 152	1948 ± 116	1916 ± 152	416 ± 44
17.08.96	10320 ± 448	2944 ± 128	2440 ± 148	1884 ± 128	1436 ± 108	356 ± 44
31.08.96	6760 ± 464	1544 ± 92	1048 ± 100	1672 ± 104	1164 ± 96	360 ± 40
14.09.96	5772 ± 252	1372 ± 68	1004 ± 88	1424 ± 76	1032 ± 92	320 ± 40
28.09.96	3404 ± 208	40 ± 22	972 ± 72	1420 ± 68	904 ± 68	292 ± 36
12.10.96	488 ± 52	—	436 ± 40	472 ± 48	572 ± 52	272 ± 36
26.10.96	—	—	96 ± 50	12 ± 8	360 ± 48	264 ± 24

Подобная стабилизация плотности к концу вегетативного сезона могла произойти только вследствие плотность-зависимой смертности. На рисунке 3 представлено изменение выживаемости особей (с начала сезона, когда плотность была максимальной, до момента обсеменения растений) от плотно-

сти популяций. В наиболее загущенной популяции –2.1– выживаемость растений за сезон составила лишь – 4,4% (рис.3), а в разреженной –2.5– 48%.



Рис. 3. Зависимость выживаемости особей от плотности (p) популяций *Salicornia europaea*

Для однолетних растений, судьба будущих поколений во многом зависит от успеха семенной репродукции нынешнего, поэтому число особей к моменту обсеменения - важная популяционная характеристика. Она является одной из двух составляющих, от которых зависит семенная продукция популяции. Вторая составляющая - это количество семян, производимых особью. Продукция семян является функцией массы растений ( $r = 0,985 \pm 0,085$ ;  $P < 0,05$ ). Масса же, в свою очередь, зависит от плотности популяции и степени увлажнения почвы. Так как число растений, вносящих вклад в семенной банк популяций, находится примерно на одном уровне, то величина банка определяется средней семенной продуктивностью особи. Все эти зависимости играют регуляторную роль: под влиянием плотности снижается размер растений, а следовательно и их семенная продуктивность (рис. 4); уровень плотности к моменту обсеменения одинаков, поэтому повышенная плотность не может компенсировать низкую семенную продуктивность отдельного растения. В результате загущенные популяции производят меньше семян (рис.4, табл.1), что приведет к уменьшению численности популяции в следующем поколении и, как следствие, к увеличению размеров растений и семенной продуктивности. Подобный механизм, обеспечивающий регуляцию плотности и размеров растений отмечен и в популяциях других однолетников [20,21].

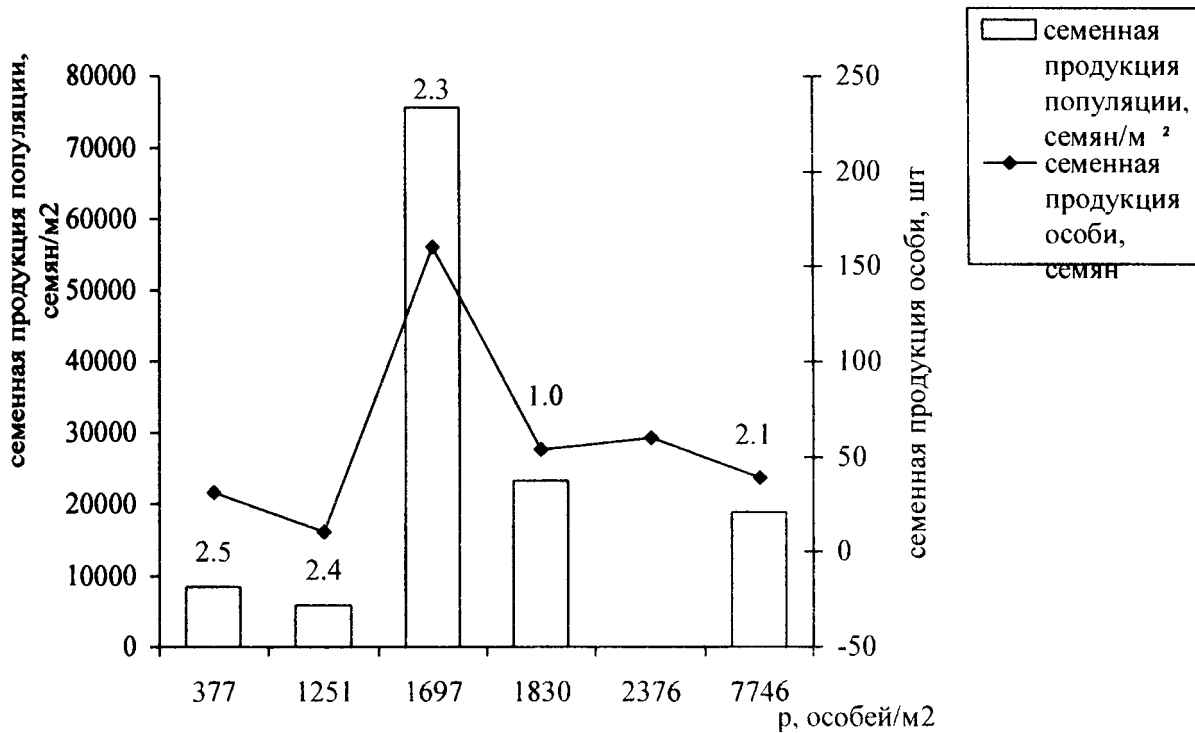


Рис. 4. Зависимость репродуктивных характеристик особи и популяции от плотности популяции

Уровень влагообеспеченности местообитания накладывает свой отпечаток на значения популяционных характеристик: при увеличении засушливости понижается уровень всех параметров (массы особи, числа семян, семенного банка популяции (рис. 4), но отмеченные тенденции остаются в силе на всех ступенях влажности. С точки зрения благоприятности условий местообитания, оптимальными для популяции в целом можно считать участки 2.3 и 2.1. Общая биомасса популяции на них наибольшая в течение сезона (табл.1), в первом случае это достигается за счет большой биомассы особей, а во втором за счет высокой плотности. Принимая во внимание второй параметр, определяющий оптимум популяции – семенную продуктивность [22], наилучшим условиям соответствует участок 2.3. Он же оптимален для развития отдельной особи, т.к. все морфометрические параметры вегетативной и генеративной сферы максимальны у растений этой популяции.

Таким образом, популяции *Salicornia europaea*, располагающиеся вдоль градиента влажности почвы, образуют соответствующий градиент плотности. Оба фактора оказывают влияние на размер растений, уровень их репродукции и смертности, регулируя тем самым популяционные параметры в соответствии с условиями среды. В популяциях обнаружены плотность-зависимая смертность и плотность-зависимая репродукция, которые наряду с дифференциацией особей являются основными регуляторными механизмами популяционных систем.

Литература.

1. Ипатов В.С. Некоторые аспекты общественной жизни растений //Вестник ЛГУ, Биология. - 1967. - вып.3. - №15. - С.97-106.
2. Harper J.L. Population biology of plants. L., N.Y - Ac.Press, 1977.- 892 p.
3. Keddy P.A. Experimental demography of sanddune annual *Cakile edentula*, growing along an environmental gradient in Nova Scotia // J.Ecol. - 1981 - V.69 -№7 - P.615-630.
4. Symonides E. Population size regulation as a result of intra-population interactions. 1.Effect of density on the survival and development of individuals of *Erophila verna* // Ibid. - 1983a. - V.31. -№4. - P.839-881.
5. Symonides E. Population size regulation as a result of intra-population interactions. 1.Effect of density on the growth rate, morphological diversity and fecundity of *Erophila verna* (L.) C.A.M. individuals // Ibid. - 1983b. - V.31. - №4. - P.883-912.
6. Watkinson A.R. Density-dependence in single-species populations of plants // J.Theor.Biol. -1980. - V.83. -№4 - P.345-357.
7. Грейг-Смит П. Количественные методы изучения растительности М.:Мир. - 1967.
8. Александрова Л.Н., Найденова О.А. Лабораторно-практические занятия по почвоведению. - Л.: Колос, 1976. - 280 с.
9. Генкель К.А., Шахов А.А. Экологическое значение водного режима некоторых галофитов // Бот.ж. - 1945. - Т.30. - №4. - С.154-166.
- 10.Шахов А.А. Экологическая и фитоценотическая области солончакового фитоценоза // Бюл.МОИП отд.биол. - 1945. - Т.50. - №3,4 - С.120-127.
- 11.Ungar I.A. Population characteristics, growth, and survival of the halophyte *Salicornia europaea* // Ecology. - 1987. - V.68. - №3. - P.569-575.
- 12.Watkinson A.R., Davy A.J. Population biology of salt marsh and sand dune annuals // Vegetatio. - 1985. - V.65. - №1-3. - P.487-497.
- 13.Quinn J.A., Hodgkinson K.C. Population variability in *Danthonia caespitosa* (Gramineae) in responses to increasing density under three temperature regimes // Amer.J.Bot. - 1983. - V.70. - №10. - P.1425-1431.
- 14.Ungar I.A. Halophyte seed germination // Bot.Rev. - 1978. - V.44. - N2. - P.233-264.
- 15.White S., Harper J.L. Correlated changes in plant size and number in plant population // J.Ecol. - 1970. - V.58. - №1 - P.467-485.
- 16.Lonsdale W.M. The self-thinning rule: dead or alive // Ecology. - 1990. - V.71. - №4. - P.1373-1388.
- 17.Ellison A.M. Density-dependent dynamics of *Salicornia europaea* monocultures // Ecology. - 1987. - V.68. - №3 - P.737-741.
- 18.Jefferies R.L., Davy A.J., Rudmic T. Population biology of the salt marsh annual *S.europaea* agg. // J.Ecol. - 1981. - V.69. - №3 .- P.17-32.
- 19.Keiffer C.H., Ungar I.A. The effects of density and salinity on shoot biomass and ion accumulation in five inland halophytic species // Can.J.Bot. - 1997. - V.75. - №5 - P.96-107.
- 20.Clay K., Shaw R. An experimental demonstration of density dependent reproduction in a natural population of *Diamorpha smalli*, a rare annual // Oecologia (Berlin). -1981. -V.51. -№7-P.1-6
- 21.Watkinson A.R. The population ecology of winter annuals/ The Biological aspects of rare plant conservation. -Chichester. - 1981. - P.253-264.
- 22.Заугольнова Л.Б. Понятие оптимумов у растений // Журн.общ.биологии. - 1985. - Т.46. - №4. - С.444-452.