

УДК 581.524.12

С. Ф. Котов, А. И. Репецкая

## ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ЖИЗНЕННОЕ СОСТОЯНИЕ *SALICORNIA EUROPAEA L.*

Жизненное состояние растительного организма характеризует комплекс признаков вегетативной и генеративной сферы. В естественных условиях на растения оказывает влияние множество факторов, которые взаимосвязаны друг с другом, при этом сила и направленность действия одного зависит от величины другого. В первую очередь влияние этих факторов сказывается на жизненном состоянии особей в ценопопуляции. Цель данной работы состояла в оценке влияния абиотических (влажность и засоленность экотопа) и ценотических (плотность популяции) факторов на морфометрические характеристики вегетативной сферы *Salicornia europaea*.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в моноценозах асс. *Salicornietum purum* на побережье соленого озера Сасык в течение вегетационного сезона (июль-октябрь) с 1995 по 1999 гг. В популяциях различной плотности проводили оценку полевой влажности почвы, а также содержания в ней хлоридов и сульфатов. В последующем были выделены три группы популяций по влажности экотопа: I-я (полевая влажность в среднем за сезон – 24,3%); II-я – (от 16,1 до 19,9%); III-я – (от 11,4 до 13,6%). В каждой из популяций с периодичностью один раз в две недели отбирали по 50 растений, у которых измеряли следующие морфометрические параметры – воздушно-сухую массу ( $m$ ), высоту ( $h$ ), диаметр стебля над корневой шейкой ( $d$ ) и число боковых ветвей ( $n_b$ ). Плотность особей оценивали на площадках размером 50 x 50 см, а затем пересчитывали на  $1\text{ м}^2$ . Количественные данные обрабатывали с помощью общепринятых методов математической статистики.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Значения всех морфометрических параметров растений изменяются вдоль градиентов влажности почвы и максимальной плотности популяции ( $\rho_{\text{max}}$ ). С уменьшением увлажнения субстрата происходит снижение жизненности растений, выражающееся в уменьшении размеров особей и угнетении процессов ветвления. Наиболее четко эта тенденция наблюдается при сравнении популяций II-й и III-й групп влагообеспеченности. Средняя влажность почвы в III-й группе меньше, чем во II-й, и результатом снижения влажности почвы является уменьшение средней массы растений на 20%, высоты на 27%, диаметра стебля на

33%, а числа боковых ветвей на 66% ( $P < 0,05$ ). Установлена достоверная связь ( $P < 0,05$ ) высоты растений с влажностью почвы:  $r = 0,832 \pm 0,277$  в 1995 г.;  $r = 0,708 \pm 0,216$  в 1996 г.;  $r = 0,779 \pm 0,189$  по данным объединенных выборок 1995-96 гг. (табл. 1).

Дисперсионный анализ связи параметров жизненности растений с влажностью экотопа показал достоверность влияния фактора ( $P < 0,01$ ) на воздушно-сухую массу особей, высоту и количество боковых побегов.

Влажность почвы и максимальная плотность популяций тесно взаимосвязаны [1]. Повышение плотности популяции отрицательно сказывается на жизненности растений и нивелирует положительный эффект влажности. При разной влажности почвы растения имеют различные размеры на одном и том же уровне плотности. В результате формируются три группы популяций, демонстрирующие сходные тренды зависимости массы особей от плотности популяции – с ростом загущенности размеры особей уменьшаются. Сходные результаты расположения групп популяций почти по параллельным прямым получены при разном уровне освещенности [2] и минерального питания [3].

В популяциях I-й группы влагообеспеченности субстрата оба фактора достигают максимальных значений. При этом наиболее сильны и их противоположно направленные влияния на морфометрические характеристики растений: положительное – влажности и отрицательное – плотности. Ведущим оказывается последний фактор, так как все параметры жизненности особей в наиболее загущенных популяциях I-й группы снижены по сравнению с разреженными популяциями II-й группы, несмотря на их меньшую увлажненность. Анализ исследованных популяций выявил достоверную связь ( $P < 0,01$ ) плотности растений в начале сезона только с их массой (табл. 1). При раздельном анализе II-й и III-й групп, т.е. при снятии эффекта влажности, обнаружили достоверную ( $P < 0,05$ ) отрицательную зависимость всех морфометрических параметров растений от максимальной плотности популяций ( $r$  от  $-0,771$  до  $-0,999$ ). Она существует на обеих ступенях влагообеспеченности местообитания. Негативное влияние ценотических факторов усиливается в III-й группе, о чем говорят большие значения коэффициента корреляции (табл. 1). Угнетение растений при загущении сильнее проявляется в III-й группе влажности – среди особей уже угнетенных из-за засухливости почвы – по сравнению с развивающимися в оптимальных условиях растениями II-й группы влагообеспеченности субстрата.

На размеры растений исследованных популяций не влияет ни общая засоленность почвы, ни содержание в ней хлорид-анионов, являющихся основными засоляющими ионами в почвах данного местообитания ( $P > 0,05$ ; табл. 1).

Особенности метеорологического режима сезона могут существенно изменять степень влияния экотопических и ценотических факторов на морфометрические параметры растений. Так аномально высокое количество осадков в 1997 г. (770,6 мм при норме 379,0 мм) снизило роль остальных факторов среды в определении размеров особей *Salicornia europaea*.

Таблица 1.

Анализ связи эколого-ценотических факторов  
с морфометрическими параметрами *Salicornia europaea*

Морфометрический параметр	Год	Максимальная плотность популяции			Влажность	Засоленность	Концентрация хлоридов в почвенном растворе
		Все популяции	II-я группа влажности	III-я группа влажности			
Воздушно-сухая масса	1995	NS	-0,793 ± 0,240	**	NS	NS	NS
	1996	NS	-0,999 ± 0,038	**	NS	NS	NS
	1995, 1996	NS	-0,784 ± 0,253	-0,912 ± 0,290	NS	NS	NS
	1999	-0,617 ± 0,262	-0,950 ± 0,220	-0,958 ± 0,143	--	--	--
	1995, 1996, 1999	-0,501 ± 0,184	-0,849 ± 0,167	-0,920 ± 0,139	--	--	--
Высота	1995	NS	NS	**	0,832 ± 0,277	NS	NS
	1996	NS	-0,989 ± 0,105	**	0,708 ± 0,216	NS	NS
	1995, 1996	NS	-0,771 ± 0,239	-0,974 ± 0,159	0,779 ± 0,189	NS	NS
	1999	NS	-0,974 ± 0,160	-0,958 ± 0,144	--	--	--
	1995, 1996, 1999	NS	-0,825 ± 0,178	-0,876 ± 0,170	--	--	--
Диаметр стебля	1996	NS	-0,925 ± 0,269	**	NS	NS	NS
	1999	NS	-0,991 ± 0,094	-0,973 ± 0,116	--	--	--
	1995, 1999	NS	-0,885 ± 0,190	-0,939 ± 0,140	--	--	--
Число боковых ветвей	1996	NS	-0,984 ± 0,125	**	NS	NS	NS

NS – Значения недостоверны ( $P > 0,05$ );

\*\* – Коэффициент корреляции не рассчитывали из-за малого объема выборки

Зависимость размерных характеристик *Salicornia europaea* от влажности почвы согласуется с биологией вида. Эугалофиты вообще, и *Salicornia europaea*, в частности, относятся к очень влаголюбивым растениям. Генкель и Шахов указывают, что большое содержание воды в почвах солончаков является истинной причиной обитания на них галофитов [4]. В аридных условиях на незасоленных почвах рост галофитов, особенно однолетних, угнетается из-за недостатка влаги, т.к. поверхностная корневая система не способна достигнуть более глубоких, чем на солончаках грунтовых вод. У *Salicornia europaea* основная масса корневой системы сосредоточена в слое глубиной до 5 см [5]. Исследования водного режима эугалофитов в полевых условиях показали меньшую засухоустойчивость галосуккулентных форм, к которым относится род *Salicornia*, по сравнению с галоксерическими (например, род *Petrosimonia*). Галосуккуленты для поддержания нормального хода физиологических процессов должны иметь большее содержание воды в тканях, и они способны выдерживать меньший водный дефицит [6]. Низкая засухоустойчивость *Salicornia europaea* подтверждается тем, что длительное

отсутствие осадков отрицательно сказывается на жизненности растений [7], в то же время затопление может выдерживаться этим видом в течение длительного времени [8].

Засоленность почвы является, наряду с влажностью, одним из основных экологических факторов, воздействующих на растения солончаков. Род *Salicornia* – один из самых солеустойчивых наземных видов растений [9]. Установлено, что у растений этого вида нормальное протекание физиологических процессов и прохождение жизненного цикла происходит при содержании NaCl в почве в пределах 2-3 % [10], а выдерживают они засоленность до 5 % [11]. Из двух ионов, преобладающих в почве исследованных участков, содержание  $SO_4^{2-}$  в 10 раз меньше содержания Cl. Кроме того, хлорид-анион токсичнее сульфат-аниона примерно в три раза [12]. Поэтому в качестве влияющего фактора может выступать именно содержание хлоридов в почве. В исследованных популяциях концентрация хлоридов находится в пределах 1 % [1]. Такая концентрация лежит в пределах зоны галотолерантности *Salicornia europaea* и колебания значения хлоридов не оказывают существенного влияния на жизненность особей.

Жизненное состояние растений изменяется в зависимости от уровня абиотических факторов. На их фоне действуют факторы ценотические. В одновидовых сообществах галофитов большое значение имеет внутривидовая конкуренция [13], зависящая от плотности особей. Способность *Salicornia europaea* существовать в природе в широком диапазоне изменений плотности (от нескольких десятков до более 10 тысяч особей на  $m^2$ ) обеспечивается высокой пластичностью растений. Практически все исследователи, изучавшие различные аспекты популяционной биологии *Salicornia europaea* отмечали сильную зависимость морфометрических параметров и интенсивности процессов ветвления растений от плотности популяций [14, 15, 16, 17].

Причина высокой пластичности растений – неограниченный модулярный рост, обуславливающий способность изменять как размеры модулей, так и их число в соответствии с внешними условиями [18]. Согласно концепции поливариантности онтогенеза [19, 20] растения могут проходить жизненный цикл на разных уровнях жизненности. При угнетении происходит миниатюризация размеров тела особей и выпадение целых фаз морфогенеза [18]. У *Salicornia europaea* выпадает фаза ветвления. В загущенных популяциях растения представляют собой одиночные побеги без боковых ветвей, что обеспечивает большую компактность упаковки растительного материала в единице объема и снижает интенсивность внутривидовой конкуренции за счет уменьшения потребности угнетенных особей в недостающем ресурсе [21].

В природных популяциях *Salicornia europaea* развитие растений протекает под контролем эколого-ценотических факторов, находящихся в тесном взаимодействии между собой. Ведущими в определении морфометрических характеристик этого вида являются влажность почвы и плотность популяций в начале сезона. Из исследованных морфометрических параметров особей от степени загущенности популяций зависят, в первую очередь, характеристики, связанные с процессами ветвления – масса растений и количество боковых побегов, а высота в большей степени определяется условиями увлажнения местообитания.

### Список литературы

1. Репецкая А.И. Анализ популяций *Salicornia europaea* на градиенте эколого-ценологических факторов. Дисс. канд. биол. наук. – Ялта: НБС-ННЦ, 2001. – 177 с.
2. Hiroi T., Monsi M. Dry-matter economy of *Helianthus annuus* communities grown at varying densities and light intensities // J. Fac. Sci. Tokyo Univ. - 1966. - V.9. - P.241-285.
3. Watkinson A.R. Yield-density relationships: the influence of resource availability on growth and self-thinning in populations of *Vulpia fasciculata* // Ann. Bot. - 1984. - V.53. - P.469-482.
4. Генкель К.А., Шахов А.А. Экологическое значение водного режима некоторых галофитов // Бот. ж. - 1945. - Т.30. - №4. - С. 154-166.
5. Котов С.Ф. Оценка взаимодействий между растениями в галофитных сообществах Крыма // Рациональное использование и охрана экосистем Крыма. - К.: УМК ВО. - 1992. - С. 15-20.
6. Генкель П.А., Антипов Н.И. Водный режим эвгалофитов в природной обстановке // Физиол. раст. - 1956. - Т.3, вып.4. - С. 337-342.
7. Keiffer C.H., McCarthy B., Ungar I.A. The effect of soil moisture stress on the growth of five inland halophyte species // Amer. J. Bot. - 1994a. - V.81. - №6, Suppl. - P.58.
8. Keiffer C., McCarthy B., Ungar I.A. Effect of salinity and waterlogging on growth and survival of *Salicornia europaea* L., an inland halophyte // Ohio J. Sci. - 1994b. - V.94. - №3. - P.70-73.
9. Barbour M.G. Is any angiosperm an obligate halophyte // Amer. Midl. Nat. - 1970. - V.80. - № 1. - P.105-120.
10. Горышина Т.К. Экология растений. - М.: Высшая школа, 1979. - 368с.
11. Ungar I.A., Benner D.K., McCraw D.C. The distribution and growth of *Salicornia europaea* an inland salt pan // Ecology. - 1979. - V.60. - №2. - P.329-336.
12. Строгонов Б.П. Метаболизм растений в условиях засоления // Тимирязевские чтения, вып. 33. - М.: Наука. - 1973. - 51с.
13. Котов С.Ф. Количественный анализ взаимодействий в ценопопуляциях некоторых галофитных растений // Укр. ботан. журн. - 1997. - Т.54. - № 1. - С. 57 – 62.
14. Репецкая А.И., Котов С.Ф. Конкуренция и динамика аллометрии у растений в ценопопуляциях *Salicornia europaea* L. // Ученые записки Таврического национального университета. - 1999. - Т. 12 (51). - №2. - С.50-56.
15. Котов С.Ф. Конкурентные взаимодействия и аллометрия в ценопопуляциях *Salicornia europaea* L. // Укр. бот. журн. - 1999. - т. 56. N4. - с. 364-369.
16. Wilkon-Michalska J. Structure and dynamics of the inland populations of *Salicornia patula* // Vegetatio. - 1985. - V.61. - P.145-154.
17. Ellison A.M. Density-dependent dynamics of *Salicornia europaea* monocultures // Ecology. - 1987. - V.68. - №3. - P.737-741.
18. Марков М.В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. - Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1990. - 185с.
19. Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общей биол. - 1990. - Т.51. - №4. - С.450-461.
20. Сабинин Д.А. Физиология развития растений. - М.: Наука. - 1963. - 196с.
21. Lonsdale W.M., Watkinson A.R. Tiller dynamics and self-thinning in grassland habitats // Oecologia. - 1983. - V.60. - №3. - P.390-395.

Поступила в редакцию 14.12.2001 г.