

КОНКУРЕНЦИЯ И ДИНАМИКА АЛЛОМЕТРИИ У РАСТЕНИЙ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ *SALICORNIA EUROPAEA L.*

Репецкая А. И., Котов С. Ф., кандидат биологических наук, доцент

Конкуренция между растениями влияет не только на популяционные характеристики (плотность, размерную структуру, биомассу и др.), но и на морфологию особей в популяции. В частности, конкуренция влияет на форму роста растения, то есть на его аллометрию [1,2].

С другой стороны физические и физиологические свойства организма изменяются с его возрастом. В силу асимметричности конкуренции за ресурсы среды это дает преимущество одним растениям и приводит к угнетению других. Аллометрия влияет на размерную структуру популяции и на процессы самоизреживания [1,3]. Таким образом конкуренция изменяет аллометрические соотношения, а аллометрия влияет на конкурентные взаимодействия между растениями.

Аллометрия и конкуренция это динамические процессы. Целью данной работы является изучение динамики аллометрии *Salicornia europaea L.* под влиянием конкуренции.

В отличие от предыдущих исследований [1,2], проводившихся в лабораторных условиях, мы изучали влияние конкуренции на аллометрию в природных популяциях *S. europaea*. Основным механизмом конкурентных взаимодействий в этих популяциях была не конкуренция за свет, как в опытах Weiner & Thomas [1], а конкуренция за элементы почвенного питания [4].

Материал и методы

Исследования проводились в районе соленого озера Сасык, в моноценозах ассоциации *Salicornietum purum*. Сообщества занимают участки с выровненным рельефом. Почвы рыхлые, песчаные, слабогумусированные с хлоридным типом засоления; содержание Cl^- колеблется в диапазоне от 0,16 до 3,48 % (в среднем за сезон - от 0,51 до 1,82 %), SO_4^{2-} - от 0,03 до 1,82 % (в среднем за сезон - от 0,06 до 0,26 %).

В течение вегетационного сезона 1996 года, с июля по октябрь, случайным методом, с периодичностью раз в две недели, в семи ценопопуляциях отбирали растения *S. europaea*. Популяции различались по плотности и условно были выделены три группы плотности - "низкая", "средняя", "высокая". Растения с корнями извлекали из почвы и измеряли высоту (h), диаметр стебля выше гипокотыля (d); плотность ценопопуляции определяли на площадках размером 0,5 * 0,5 м. В каждой из ценопопуляций было отобрано 400-450 особей *S. europaea*, по 50 растений за один отбор. В последующем растения высушивали в термостате при температуре 105 °С до воздушно-сухого состояния и взвешивали.

Материал обрабатывался с помощью общепринятых методов математической статистики [5]. При расчете аллометрии проводилась предварительная ln-трансформация данных по высоте, диаметру и массе растений.

Результаты и обсуждение

Растения в процессе своей жизнедеятельности видоизменяют условия среды. В основном трансформация среды происходит в результате потребления ее ресурсов, которые поглощаются каждой отдельной особью в пределах ограниченной зоны. Перекрытие зон потребления ресурса приводит к конкуренции за ресурсы среды и влияет на организацию растительного сообщества (гипотеза круговых сетей [6]).

В исследованных нами ценопопуляциях *S. europaea* среднее расстояние между растениями колеблется в пределах от 1,1 см до 4,8 см (табл. 1).

Наличие конкурентных взаимодействий можно ожидать в том случае, если зоны потребления ресурса (фитогенные поля) растений будут перекрываться, то есть расстояние между соседними растениями должно быть меньше удвоенного радиуса фитогенного поля. Ранее нами было установлено, что радиус фитогенного поля растений в популяциях *S. europaea* с плотностью аналогичной плотности исследованных нами ценопопуляций, колеблется в пределах от 1 см до 8 см [7]. Так как все исследования (предыдущие и настоящие) проводились на одних и тех же участках, то эти результаты с большой долей вероятности можно экстраполировать и на настоящее исследование. Во всех случаях удвоенный радиус фитогенного поля превышает величину среднего расстояния между соседними растениями (табл. 1) и мы можем считать, что в исследованных нами популяциях *S. europaea* идет конкуренция за ресурсы среды.

Таблица 1.

Популяционные характеристики *S. europaea*

№ популяции	Группа плотности	Максимальная плотность, особей/м ² $\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	Среднее расстояние между растениями, см	Средняя масса особи, мг $\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	Средняя био-масса популяции, г/м ² $\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	Биомасса популяции, г/м ² $\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$
2.1	высокая	11120 ± 388	1,1	53,3 ± 1,7	343,1 ± 16,0	378,5 ± 44,3 69,2 ± 6,6
1.0	средняя	3224 ± 152	2,0	68,6 ± 2,7	137,5 ± 8,5	118,5 ± 12,0 2,8 ± 1,6
5.0	средняя	3452 ± 164	1,7	51,5 ± 1,9	96,5 ± 4,4	146,8 ± 17,9 71,8 ± 7,8
2.2	средняя	2748 ± 152	2,3	85,5 ± 2,9	124,6 ± 6,2	94,5 ± 10,0 69,7 ± 8,1
2.3	средняя	1948 ± 116	2,6	165,9 ± 6,5	259,3 ± 12,8	307,6 ± 29,2 83,4 ± 10,5
2.4	низкая	1940 ± 140	3,3	37,2 ± 1,3	42,5 ± 2,1	43,7 ± 5,1 29,4 ± 4,2
2.5	низкая	566 ± 60	4,8	63,0 ± 2,3	21,6 ± 1,1	17,2 ± 2,8 28,8 ± 4,8

Примечание. Здесь и в таблице 2, над чертой приведены значения для начала вегетационного периода (фаза цветения), под чертой – для конца вегетационного периода (фаза формирования семян).

Конкуренция между растениями влияет на аллометрический рост *S. europaea* (табл. 2).

Таблица 2.

Аллометрия особей *S. europaea* в популяциях различной плотности

№ популяции	Масса - высота			Масса - диаметр			Высота - диаметр		
	η^2	r^2	P	η^2	r^2	P	η^2	r^2	P
2.1	<u>0,75</u>	<u>0,67</u>	NS	<u>0,73</u>	<u>0,68</u>	NS	<u>0,69</u>	<u>0,52</u>	NS
	0,83	0,68	NS	0,88	0,79	NS	0,70	0,61	NS
1.0	<u>0,60</u>	<u>0,53</u>	NS	<u>0,62</u>	<u>0,57</u>	NS	<u>0,63</u>	<u>0,50</u>	NS
	0,83	0,57	< 0.05	0,66	0,62	NS	0,39	0,36	NS
5.0	<u>0,89</u>	<u>0,84</u>	NS	<u>0,68</u>	<u>0,73</u>	NS	<u>0,73</u>	<u>0,78</u>	NS
	0,70	0,44	< 0.05	0,74	0,45	< 0.05	0,64	0,63	NS
2.2	<u>0,63</u>	<u>0,55</u>	NS	<u>0,59</u>	<u>0,57</u>	NS	<u>0,61</u>	<u>0,56</u>	NS
	0,69	0,44	< 0.05	0,72	0,68	NS	0,74	0,62	< 0.05
2.3	<u>0,90</u>	<u>0,65</u>	NS	<u>0,70</u>	<u>0,58</u>	NS	<u>0,69</u>	<u>0,66</u>	NS
	0,76	0,44	< 0.05	0,82	0,76	NS	0,74	0,45	< 0.05
2.4	<u>0,61</u>	<u>0,54</u>	NS	<u>0,43</u>	<u>0,32</u>	NS	<u>0,61</u>	<u>0,44</u>	NS
	0,76	0,52	NS	0,60	0,55	NS	0,73	0,71	NS
2.5	<u>0,80</u>	<u>0,70</u>	NS	<u>0,67</u>	<u>0,59</u>	NS	<u>0,60</u>	<u>0,56</u>	NS
	0,58	0,38	NS	0,54	0,48	NS	0,52	0,47	NS

Примечание. NS - разница между η^2 и r^2 недостоверна ($P > 0,05$).

Аллометрия определяется как дифференциальный рост частей или метрик организма в процессе онтогенеза (онтогенетическая аллометрическая зависимость) [1,8]. Это подразумевает отсутствие геометрического подобия организмов разного размера. С течением времени соотношения между основными морфометрическими показателями растений меняются. Скорость изменения этих соотношений при увеличении размера постоянна и может быть описана прямой пропорциональной зависимостью в логарифмических координатах (так называемая “простая аллометрия” [1]).

В процессе развития организма условия среды изменяют некоторые его характеристики. Для того чтобы протестировать гипотезу о влиянии условий среды, в том числе и конкуренции, на аллометрию, мы оценивали достоверность отклонений аллометрических соотношений между различными морфометрическими показателями от линейной зависимости. Weiner & Thomas [1] использовали аппроксимацию эмпирических данных полиномом второй степени с последующей проверкой полученной зависимости на достоверность отличий от линейности. Мы, с помощью t-теста [5], проверяли на достоверность разницу между квадратом корреляционного отношения (η^2) массы к высоте, массы к диаметру и диаметра к высоте и квадратом коэффициента корреляции (r^2).

Как видно из таблицы 2, в ряде случаев установлена криволинейная зависимость аллометрических соотношений ($P < 0,05$). Причем, криволинейная зависимость характерна для конца вегетационного сезона. Это объясняется кумулятивностью реакции роста особей *S. europaea* на конкуренцию. Онтогенетическая аллометрическая зависимость изменяется под длительным и постоянным воздействием фактора среды.

Интенсивность конкурентных взаимодействий коррелятивно связана с расстоянием между ближайшими соседями [9] – чем ближе расположены друг к другу растения, тем сильнее их взаимное угнетение. Наиболее напряженная конкуренция будет наблюдаться в популяции с максимальной степенью плотности (2.1) и, напротив, в популяциях низкой плотности (2.4; 2.5) конкурентные взаимодействия будут слабыми.

В популяциях 2.4 и 2.5, условно выделенных, как популяции “низкой” плотности, отклонения от линейности не значимы (табл. 2). Это указывает на то, что аллометрический рост особей в данных популяциях не изменяется. В популяциях “средней плотности” (2.3; 2.2; 5.0; 1.0) отмечены статистически значимые ($P < 0,05$) отклонения от линейности. В этих популяциях аллометрический рост изменяется под влиянием конкуренции между растениями. Исход конкурентных взаимодействий, их напряженность и влияние на процессы происходящие в популяциях, детерминированы большим количеством факторов. Примером может служить динамика аллометрии *S. europaea* в популяции 2.3. Мы условно отнесли эту популяцию к группе популяций “средней плотности”, хотя она по плотности не отличается от популяции 2.4, отнесенной к группе “низкой плотности”. Популяция 2.3 занимает более увлажненный экотоп; *S. europaea* положительно реагирует на повышение влажности [10,11,12] – особи в этой популяции более мощные, биомасса значительно выше биомассы популяции 2.4 (табл. 1). Размеры фитогенного поля являются функцией линейных размеров растения – чем больше растение, тем больше пространственная протяженность зоны изъятия ресурса. При одинаковой плотности сравниваемых популяций, в популяции 2.3 степень перекрытия фитогенных полей растений выше, чем в популяции 2.4 и конкуренция за ресурсы среды более напряженная; относительные потери биомассы в этой популяции в два раза выше, чем в популяции 2.4. Конкуренция такой интенсивности изменяет аллометрию растений (табл. 3).

В популяции “высокой плотности” (популяция 2.1) в начале и в конце вегетационного сезона зависимость между морфометрическими показателями не изменяется и остается прямолинейной, то есть наблюдается простая аллометрия.

Конкуренция, как и аллометрический рост, динамический процесс. В популяции 2.1 в вегетативную фазу отмечено статистически значимое ($P < 0,05$) отклонение аллометрических соотношений “масса-высота” от линейности. При высокой плотности конкуренция изначально интенсивна и аллометрический рост растений изменяется на ранних стадиях развития популяции. В популяции 2.3, где плотность почти в шесть раз ниже, отклонения аллометрических соотношений от линейности отмечены к концу вегетационного периода, в фазу формирования семян и обсеменения (табл.3).

Динамика аллометрии *S. europaea* в популяциях высокой (2.1) и средней (2.3) плотности

Фенологические фазы	Дата отбора	Масса - высота			Масса - диаметр			Высота - диаметр		
		η^2	r^2	P	η^2	r^2	P	η^2	r^2	P
Вегетативная	6.07	<u>0,78</u>	<u>0,68</u>	NS	-	-	-	-	-	-
		-	-	-						
	20.07	<u>0,92</u>	<u>0,77</u>	NS	-	-	-	-	-	-
		-	-	-						
	3.08	<u>0,94</u>	<u>0,64</u>	\leq	-	-	-	-	-	-
		<u>0,81</u>	<u>0,72</u>	<u>0,05</u>						
				NS						
Цветение	17.08	<u>0,90</u>	<u>0,81</u>	NS	<u>0,81</u>	<u>0,72</u>	NS	<u>0,66</u>	<u>0,61</u>	NS
		<u>0,92</u>	<u>0,84</u>	NS	<u>0,85</u>	<u>0,81</u>	NS	<u>0,72</u>	<u>0,67</u>	NS
	31.08	<u>0,75</u>	<u>0,67</u>	NS	<u>0,73</u>	<u>0,69</u>	NS	<u>0,69</u>	<u>0,52</u>	NS
		<u>0,90</u>	<u>0,65</u>	NS	<u>0,70</u>	<u>0,58</u>	NS	<u>0,69</u>	<u>0,66</u>	NS
Плодоношение	14.09	<u>0,83</u>	<u>0,80</u>	NS	-	-	-	-	-	-
		-	-	-						
	28.09	<u>0,67</u>	<u>0,60</u>	NS	-	-	-	-	-	-
		-	-	-						
	12.10	<u>0,83</u>	<u>0,68</u>	NS	<u>0,88</u>	<u>0,79</u>	NS	<u>0,70</u>	<u>0,61</u>	NS
	<u>0,76</u>	<u>0,44</u>	<	<u>0,82</u>	<u>0,76</u>	NS	<u>0,74</u>	<u>0,45</u>	< 0,05	
			0,05							
	26.10	<u>0,87</u>	<u>0,44</u>	<	<u>0,99</u>	<u>0,86</u>	NS	<u>0,89</u>	<u>0,30</u>	< 0,05
				0,05						

Примечание. Над чертой приведены показатели для популяции 2.1 “высокой плотности”, под чертой – показатели для популяции 2.3 “средней плотности”.

В результате конкуренции происходит дифференциация популяции на различные по виталитету группы растений – угнетенные, индифферентные, господствующие [13,14]. Форма растений зависит от их положения в размерной иерархии [15], с увеличением плотности отличия в форме между доминантными и угнетенными растениями становятся больше. Угнетение роста вызывает специфические нарушения морфогенеза [16]. Изменение аллометрического роста характерно для угнетенных растений, так как растения этой группы в условиях чрезмерного загущения не ветвятся – при этом снижается масса растения, а рост в высоту изменяется не так сильно как масса. Разная аллометрия растений в пределах одной популяции – демонстрация реакции пластичности в ответ на загущение [17] и поливариантности разви-

тия растений, то есть прохождение жизненного цикла на разных уровнях жизненности, минуя некоторые фазы морфогенеза [18] (например, ветвление у *S. europaea*). В дальнейшем, в ходе самоизреживания популяции, угнетенные особи гибнут, их доля в популяции резко снижается (к концу периода вегетации гибнет 93% угнетенных особей) и отклонения от линейности, усредненных по всей популяции, аллометрических соотношений становятся статистически недостоверными. Подобные процессы не наблюдаются в других, исследованных нами популяциях, так как в них не достигается пороговая плотность при которой начинается самоизреживание [19].

Проведенные исследования свидетельствуют, что конкуренция влияет на аллометрический рост *S. europaea*, причем скорость изменения аллометрического роста обусловлена интенсивностью конкурентных взаимодействий.

Литература

1. Weiner J., Thomas S. Competition and allometry in three species of annual plants // Ecology.- 1992.- V. 73.- N 2.- P. 648 - 656.
2. Weiner J., Fishman L. Competition and allometry in *Kochia scoparia* // Annals of Botany.- 1994.- V. 73.- N 3.- P. 263 - 271.
3. Weller D.E. Self-thinning exponent correlated with allometric measures of plant geometry // Eco-logy.- 1987.- V. 68.- N 3.- P. 813 - 821.
4. Котов С.Ф. Конкуренция в сообществах галофитов при двух уровнях почвенного плодородия // Укр. бот. журн. - 1997. - Т. 54. - N 6. - С.525 -528.
5. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике.- М.:Наука, 1984.-424с.
6. Aarssen L.W. Causes and consequences of variation in competitive ability in plant communities // J. Veget. Sci. - 1992. - V.3. - N2. - P. 165 -174.
7. Котов С.Ф. Количественный подход к оценке конкурентных взаимодействий на уровне сообщества.1. Моноценозы однолетников//Экологія та ноосферологія.-1996.-Т.2.-№3 - 4. - С. 134-139.
8. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяції и сообщества: В 2-х т. Т.2. - М.: Мир, 1989. - 477 с.
9. Котов С.Ф. Количественный анализ взаимодействий в ценопопуляциях некоторых галофитных растений // Укр. бот. журн. - 1997. - Т. 54. - № 1. - С. 57 - 62.
10. Генкель К.А., Шахов А.А. Экологическое значение водного режима некоторых галофитов // Бот. журн. - 1945. - Т.30. - №4. - С. 154 - 166.
11. Keiffer С.Н., McCarthy В., Ungar I.A. The effect of soil moisture stress on the growth of five inland halophyte species: [Abstr.] Annu. Meet. Bot. Soc. Amer. (BSA) with Amer. Inst. Biol. Sci. Knoxville, Tenn., 1994. // Amer. J. Bot.. - 1994. - V. 81. - N 6. - P. 58.
12. Репецкая А.И. Саморегуляция в популяциях *Salicornia europaea* // Учен. записки Симфероп. гос. унив. - 1998. - №5 (44). - С.37 - 44.
13. Ипатова В.С. Некоторые аспекты общественной жизни растений // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биолог. - 1967. - №15. - Вып.3. - С.97 - 106.
14. Weiner J. Size hierarchies in experimental populations of annual plant // Ecology.- 1992.- V. 73.- N 2.- P. 648-656.

15. Geber M.A. Interplay of morphology and development on size inequality a *Polygonum* greenhouse study // Ecological monographs. - 1989. - V.59. - №3. - P. 267 - 288.
16. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. - Казань: Изд-во Казан. ун-та. - 1989. - 146 с.
17. Harper J.L. Population biology of plants. - London: Academic Press. - 1977. -892 p.
18. Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. - 1990. - Т.51. - №4. - С. 450 - 461.
19. Elisson A.M. Density dependent dynamics of *Salicornia europaea* monocultures // Ecology. - 1987. - Vol.68. - №3. - P. 737 - 741.