

УДК 581.524.12

АНАЛИЗ МЕЖВИДОВЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ В СООБЩЕСТВАХ АССОЦИАЦИИ *HALIMIONETUM (PEDUNCULATAE) SALICORNIOSUM*

Котов С.Ф.

ВВЕДЕНИЕ

Растительность Равнинного Крыма характеризуется высокой степенью антропогенной трансформации. В составе растительного покрова данного района относительно велика доля солончаковых сообществ, как природных, так и антропогенного происхождения. В настоящий момент отмечается усиление галофитизации растительности равнинной части полуострова, чему в немалой степени способствовали неадекватные мероприятия по орошению сельскохозяйственных земель и перевыпас скота. Увеличение площади засоленных земель относится к рангу общемировых проблем и делает необходимым разработку комплекса мер по рекультивации таких земель [1], важнейшей предпосылкой чему служит детальное изучение распространения и структуры сообществ галофитной растительности.

Наиболее влажные и наиболее засоленные почвы мокрых солончаков пригодны для произрастания однолетних суккулентных видов сообществ настоящей солончаковой суккулентно-травянистой растительности [2]. Пространственное распределение ценозов галофитов в основном определяется влиянием экологических факторов [2,3,4], а их структура во многом зависит от влияния биотических факторов и, в первую очередь, от взаимодействий между растениями [5,6].

Ранее нами и рядом других авторов были рассмотрены особенности функциональной структуры моноценозов *Salicornia perennans* Willd. [5,6], и смешанных сообществ с доминированием *S. perennans* и *Suaeda prostrata* Pall. [7], которые занимают местообитания с наиболее высокими показателями увлажнения и засоленности субстрата. Аналогично *Suaeda prostrata* к *Salicornia perennans* при невысоком засолении в качестве содоминанта может примешиваться *Halimione pedunculata* (L.) Aell. [2].

Цель данной работы состояла в исследовании структуры сообществ ассоциаций *Halimionetum (pedunculatae) salicorniosum* и оценке влияния взаимодействий на жизненность растений в этих ценозах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на суглинистых солончаках в Центральном Присивашье (район с. Мелководное), в течение вегетационного периода *S. perennans* и *H. pedunculata* (июнь – сентябрь), в 2000 - 2001 гг. Почва

характеризуется хлоридно-сульфатным типом засоления - содержание Cl^- колеблется в пределах от 1,08 до 1,82%, содержание SO_4^{2-} до 1,07%. Средняя влажность почвы за сезон составила 15,8% в 2000 г. и 9,2% в 2001 г. Участок галофитной растительности приурочен к депрессии в рельефе и находится вблизи от одного из отрогов Сиваша. Сообщества *Halimionetum (pedunculatae) salicorniosum* занимают следующую полосу за сообществами *Salicornietum purum*. При общем проективном покрытии в 50 % покрытие *H. pedunculata* составляет 25 %, *S. perennans* - 20 %; к доминантам с незначительным покрытием (до 3%) примешиваются *Suaeda prostrata*, *Frankernia hirsuta* L., *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv. В течение периода вегетации, методом ближайшего соседа [8], отбирали пары растений доминантных видов с регистрацией их видовой принадлежности и измерением расстояния между ними. Растения аккуратно извлекали из почвы и помещали в бумажные пакеты; у них измеряли высоту надземной части, диаметр стебля над корневой шейкой и, после высушивания до воздушно-сухого состояния, определяли их массу. Отбор производился с периодичностью один раз в две недели. Объем разовой выборки составил 50-65 пар растений. Одновременно проводился эксперимент по удалению ближайших соседей. В каждом из сообществ случайным способом отбирали по 30 экспериментальных растений, вокруг которых в радиусе 10 см, путем срезания надземной части, удалялись все соседи. Удаление соседних растений проводили в начале периода вегетации, что предполагает полную элиминацию фактора внутри- и межвидовых взаимодействий в исследуемых сообществах. В течение вегетационного периода, на глубине корнеобитаемого слоя (5-8 см), отбирались пробы почвы, в последующем определяли полевую влажность почвы и содержание в ней хлоридов и сульфатов [9]. Количественный материал обрабатывался с помощью стандартных методов математической статистики [10]. Оценка интенсивности конкуренции производилась посредством корреляционного анализа связи расстояния до ближайшего соседа и воздушно-сухой массы ближайшего к случайной точке растения, а также с помощью индекса конкуренции (CI - competition index) [11]. В ходе камеральной обработки материала также определялись показатели интенсивности ростовых процессов - абсолютная (AGR) и относительная (RGR) скорости роста [12].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ведущими факторами, определяющими состав и пространственное распределение сообществ настоящей солончаковой суккулентно-травянистой растительности, являются увлажненность почвы и содержание в ней солей [2,13,14,]. Исследованное нами сообщество располагается в заливаемой засухе, где, начиная от ее дна, полосами, по градиенту повышения рельефа, последовательно располагаются сообщества ассоциаций *Salicornietum purum - Suaedetum (prostratae) salicorniosum - Halimionetum (pedunculatae) salicorniosum - Suaedetum prostratae purum - Halimionetum pedunculatae purum - Halimionetum (pedunculatae) petrosimoniosum (oppositifoliae) - Petrosimonietum oppositifoliae purum*. Повышение в рельефе коррелирует со снижением полевой влажности почвы (от 11,6-18,4% до 5,3-8,6% в среднем за вегетационный период), также снижается содержание в почве и

**АНАЛИЗ МЕЖВИДОВЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ В СООБЩЕСТВАХ АССОЦИИ
HALIMIONETUM (PEDUNCULATAE) SALICORNIOSUM**

наиболее токсичных для растений хлорид-анионов от 1,33% для моноценозов *S. perennans* до 0,28% для занимающих полярный конец градиента моноценозов *P. oppositifolia*. На первый план в качестве определяющего абиотического фактора выступает влажность, так как засоленность почвы колеблется в узком диапазоне содержания хлоридов и сульфатов (см. [4]). Важность этого фактора для роста однолетних галофитов подчеркивается тем обстоятельством, что в условиях засухи (лето 2001 г.) *S. perennans* выпала из эколого-ценотического ряда *S. perennans* - *H. pedunculata* - *P. oppositifolia* и была замещена ценопопуляциями *Suaeda prostrata*. *S. perennans* малоустойчив к недостатку влаги в почве; это - влаголюбивый, толерантный к избыточному увлажнению вид, переносящий даже кратковременное затопление [15].

Экотопические факторы влияют не только на распределение сообществ галофитной растительности, но и на жизненность растений [16]. У растений *S. perennans* и *H. pedunculata*, в эксперименте с удалением соседей, морфометрические показатели (высота, диаметр, масса) выше в относительно более влажном 2000 году. В этом случае можно говорить именно о влиянии экотопических факторов, так как удаление соседних растений элиминирует влияние ценотических факторов.

Средние показатели морфометрических параметров у экспериментальных особей *S. perennans* выше на участках занятых моноценозами, где отмечена наиболее высокая влажность почвы. Экологический и фитоценотический оптимумы *S. perennans* совпадают и приходятся на отрезок градиента с максимальными значениями увлажненности. Напротив, жизненность *H. pedunculata* в условиях эксперимента выше в сообществе *Halimionetum (pedunculatae) salicorniosum*, которое занимает более влажный экотоп по сравнению с экотопом занимаемым моноценозом *Halimionetum pedunculatae purum*. Несовпадение экологического и фитоценотического оптимумов у *H. pedunculata* и сдвиг последнего в сторону отрезков градиента с меньшими значениями влажности почвы объясняется конкурентным воздействием *S. perennans*. Сдвиг границ группировок галофитной растительности в результате межвидовой конкуренции отмечался также Bertness [17] для соляных маршей Новой Англии.

На фоне экотопических факторов действуют ценотические и, в первую очередь, конкуренция, оказывающая влияние на распределение структурных параметров сообществ и ценопопуляций. Жизненность экспериментальных особей выше по сравнению с растениями, испытывающими конкурентное влияние со стороны соседей. Средние значения высоты, диаметра стебля, массы растений в опыте достоверно ($P < 0,05$) превышают аналогичные показатели у растений в ненарушенном ценозе (табл. 1,2). Перераспределение почвенных ресурсов между конкурирующими особями галофитов приводит к недополучению необходимого ресурса каждым из конкурентов, что выражается в их взаимном угнетении и снижении жизненности. Наиболее показательны потери в массе, которые количественно оценены с помощью индексов конкуренции [18]. Индекс конкуренции показывает потери в массе конкурирующих особей по сравнению с растениями, произрастающими в условиях эксперимента с удалением.

Таблица 1.

Динамика роста *Halimione pedunculata* в течение периода вегетации 2000 г. (контроль/опыт с удалением соседей)

| Характеристики роста | Срок отбора | | | | |
|---------------------------|-------------|-----------------------|----------------------|---------------------|-----------------------|
| | 2.07 | 14.07 | 30.07 | 14.08 | 17.09 |
| Высота (Н) в контроле, мм | 67,5±3,9 | 70,6±4,3 | 77,4±3,9 | 83,1±4,7 | 93,8±4,7 |
| Высота (Н) в опыте, мм | 80,7±3,9 | 90,5±3,1 | 111,8±4,4 | 120,8±4,2 | 142,7±5,9 |
| Масса (М) в контроле, г | 0,11±0,01 | 0,15±0,02 | 0,16±0,02 | 0,27±0,04 | 0,30±0,03 |
| (ΔН), мм | - | <u>9,17</u> 9,78 | <u>6,79</u> 21,29 | <u>5,67</u> 9,08 | <u>10,74</u> 21,90 |
| (ΔН/Н ₂), % | - | <u>12,98</u> 10,81 | <u>8,77</u> 19,05 | <u>6,82</u> 7,51 | <u>11,44</u> 15,34 |
| AGR, мм/неделю | - | <u>4,56</u> 4,89 | <u>3,39</u> 10,64 | <u>2,83</u> 4,54 | <u>2,68</u> 5,47 |
| RGR, мм/мм × неделю | - | <u>0,08</u> 0,08 | <u>0,01</u> 0,03 | <u>0,01</u> 0,04 | <u>0,02</u> 0,01 |
| Индекс конкуренции (CI) | - | 0,219 | 0,307 | 0,312 | 0,279 |

Как видно из табл. 1, в результате конкуренции ценопопуляция *H. pedunculata* теряет до 30% массы от максимально возможной.

Таблица 2.

Динамика роста *Salicornia perennans* в течение периода вегетации 2000 г. (контроль/опыт с удалением соседей)

| Характеристики роста | Срок отбора | | | | |
|---------------------------|-------------|----------------------|---------------------|----------------------|---------------------|
| | 2.07 | 14.07 | 30.07 | 14.08 | 17.09 |
| Высота (Н) в контроле, мм | 77,4±3,3 | 85,6±4,3 | 87,0±5,4 | 89,5±4,6 | 98,7±5,5 |
| Высота (Н) в опыте, мм | 91,2±4,3 | 107,6±5,2 | 116,1±5,4 | 126,6±5,3 | 131,4±6,3 |
| Масса (М) в контроле, г | 0,08±0,04 | 0,12±0,01 | 0,13±0,03 | 0,24±0,04 | 0,30±0,03 |
| (ΔН), мм | - | <u>8,15</u> 16,43 | <u>1,42</u> 8,49 | <u>2,51</u> 10,48 | <u>9,17</u> 4,85 |
| (ΔН/Н ₂), % | - | <u>9,52</u> 15,27 | <u>1,63</u> 7,31 | <u>2,80</u> 8,28 | <u>9,29</u> 3,69 |
| AGR, мм/неделю | - | <u>4,07</u> 8,21 | <u>0,71</u> 4,24 | <u>1,25</u> 5,24 | <u>2,29</u> 0,92 |
| RGR, мм/мм × неделю | - | <u>0,02</u> 0,06 | <u>0,04</u> 0,10 | <u>0,03</u> 0,03 | <u>0,03</u> 0,04 |
| Индекс конкуренции (CI) | - | 0,205 | 0,244 | 0,293 | 0,249 |

Аналогично, конечным итогом конкурентных взаимодействий являются потери 30% массы у растений *S. perennans* (табл. 2).

Корреляционный анализ связи расстояния между соседними растениями с высотой, диаметром стебля, массой ближайшего к случайной точке растения позволил проследить изменение интенсивности конкуренции в течение всего

АНАЛИЗ МЕЖВИДОВЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ В СООБЩЕСТВАХ АССОЦИАЦИИ HALIMIONETUM (PEDUNCULATAE) SALICORNIOSUM

периода вегетации *S. perennans* и *H. pedunculata*. Динамика напряженности конкуренции согласуется с фазами жизненного цикла этих однолетних галофитов. Величины коэффициентов корреляции возрастают вплоть до момента начала цветения растений (14.08.2000). Этот период соответствует фазе интенсивного роста с накоплением ассимилятов в ходе вегетации, что сопровождается усиленным потреблением ресурсов и увеличением напряженности конкурентных взаимодействий; генеративная фаза характеризуется оттоком ассимилятов из вегетативной сферы в генеративную и в этот период не отмечено резкого усиления конкуренции.

Конкуренция тормозит ростовые процессы - показатели интенсивности роста *S. perennans* и *H. pedunculata* в условиях опыта с удалением конкурентов превышают аналогичные параметры у растений в ненарушенных ценозах, где идет конкурентная борьба за ресурсы среды (табл. 1,2). Снятие конкурентного пресса в большей мере интенсифицирует ростовые процессы в начале вегетации растений. Динамика ростовых процессов также коррелирует с фазами жизненного цикла однолетних суккулентных галофитов - наибольшая интенсивность роста приурочена к фазе накопления ассимилятов.

В дальнейшем представляются перспективными исследования функциональной структуры сообществ по всему эколого-фитоценоотическому ряду ассоциаций настоящей солончаковой суккулентно-травянистой растительности.

ВЫВОДЫ

1. Ведущими абиотическими факторами в распределении сообществ однолетних суккулентных галофитов являются степень увлажнения и засоления экотопа. По градиентам увлажнения и засоления сообщества образуют ряд *Salicornietum purum* - *Suaedetum (prostratae) salicorniosum* - *Halimionetum (pedunculatae) salicorniosum* - *Suaedetum prostratae purum* - *Halimionetum pedunculatae purum* - *Halimionetum (pedunculatae) petrosimiosum (oppositifoliae)* - *Petrosimionietum oppositifoliae purum*, который сопряжен с повышением рельефа.

2. Конкурентные взаимодействия между *S. perennans* и *H. pedunculata* являются причиной несовпадения экологического и фитоценоотического оптимумов у *H. pedunculata* и сдвига последнего в сторону отрезков градиента с меньшими значениями влажности почвы.

3. Конкуренция тормозит ростовые процессы и снижает жизненность растений в сообществе *Halimionetum (pedunculatae) salicorniosum*. Динамика напряженности конкурентных взаимодействий сопряжена с жизненным циклом *S. perennans* и *H. pedunculata* - по мере приближения к генеративной фазе напряженность конкуренции увеличивается, а затем, по достижению этой фазы, стабилизируется.

Список литературы

1. Шамсутдинов З.Ш. Биологическая мелиорация: концепция и перспективы // Мелиорация и водное хозяйство. - 1993. - №6. - С.12-14.
2. Білик Г. І. Рослинність засоленних ґрунтів України, її розвиток, використання та поліпшення. - Київ: Вид - во АН УРСР, 1963. - 299 с.

3. Котов С.Ф. Конкуренция между ценопопуляциями некоторых галофитов вдоль градиента повышения рельефа // Питання біоіндикації та екології. - Запоріжжя, 2000. - Вип. 5. - №1. - С.52 - 56.
4. Багрикова Н.А., Котов С.Ф. Распространение и структура сообществ однолетних суккулентных галофитов в центральной и восточной части крымского Присивашья // Уч. зап. Таврич. нац. ун-та. - 2003. - Т. 16 (55), № 2. - С. 3-13.
5. Котов С.Ф. Количественный анализ взаимодействий в ценопопуляциях некоторых галофитных растений // Укр. бот. журн. - 1997. - Т. 54, № 1. - С. 57 - 62.
6. Ungar I.A. Are biotic factors significant in influencing the distribution of halophytes in saline habitats? // Bot. Rev. - 1998. - Vol.64, №2. - P. 176 - 199.
7. Котов С.Ф. Взаимодействия между растениями в моноценозах и смешанных сообществах *Salicornia perennans* Willd. и *Suaeda prostrata* Pall. // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. - Симферополь. - 2002.- Вып. 12. - С. 3-8.
8. Cottam G., Curtis J.T. The use of distance measures in phytosociological sampling // Ecology. - 1956. - Vol.37, №3 - P. 451 - 460.
9. Александрова Л.Н., Найденова О.А. Лабораторно-практические занятия по почвоведению. - Л.: Колос, 1976.- 280 с.
10. Урбах В.Ю. Биометрические методы. - М.: Наука, 1964. -415 с.
11. Котов С.Ф. Функциональная структура некоторых сообществ класса Thero-Salicornietea R.Тх. et Oberd. 1958 в Крыму // Укр. фітоцен. збірн. - Київ, 1998. - Сер. С. - Т. 10, Вип. 1. - С.76 - 83.
12. Карманова И.В. Математические методы изучения роста и продуктивности растений. - М.: Наука, 1976. - 222 с.
13. Burchill C.A., Kenkel N. C. Vegetation-environment relationships of an inland boreal salt pan // Can. J. Bot. -1991. - Vol.69, №4. - P. 722-732.
14. Gough L., Grace J. B. Effects of flooding, salinity and herbivory on coastal plant communities // Oecologia. - 1998. - Vol. 117, N. 4. - P.527 - 535.
15. Keiffer C. H., McCarthy B. C., Ungar I. A. Effect of salinity and water logging on growth and survival of *Salicornia europaea* L. an inland halophyte // Ohio J. Sci. - 1994.- Vol.94, N 3.- P. 70 - 73.
16. Котов С.Ф., Репецкая А.И. Влияние эколого-ценологических факторов на жизненное состояние *Salicornia europaea* L. // Уч. зап. Таврич. нац. ун-та. - 2002. - Т. 15 (54), № 1. - С. 41-45.
17. Bertness M.D. Interspecific interactions among high marsh perennials in a New England salt marsh //Ecology. - 1991. - Vol.72. - N 1. - P. 125 -137.
18. Grace J. B. On the measurement of plant competition intensity // Ecology. - 1995. - Vol. 76. - N 1.- P. 305 -308.

Поступила в редакцию 08.12.2003 г.