

УДК 581.524.12

Котов С. Ф.

КОНКУРЕНЦИЯ И РАЗМЕРНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *SALICORNIA EUROPAEA* L. (CHENOPODIACEAE VENT.)

ВВЕДЕНИЕ

Конкуренция является важным фактором, оказывающим влияние на многие параметры отдельных особей, популяций и контролирующим состав, структуру и динамику растительных сообществ. Конкурентные взаимодействия могут стать причиной роста размерной неоднородности в популяциях растений [1, 2]. Изменение размерной структуры популяции (size hierarchies) имеет громадное экологическое и эволюционное значение [1]. С другой стороны анализ размерной структуры популяции является существенным моментом при определении характера и механизмов конкурентных взаимоотношений [3, 4, 5].

Исследования экологии популяций и сообществ требуют количественных оценок величины взаимодействий между растениями, причем таких оценок, которые были бы сравнимы как между отдельными видами, так и при различных значениях факторов среды [6]. Такие оценки требуются и для определения степени неоднородности размерной структуры популяции в статическом и динамическом аспектах.

В данной работе мы ставили своей целью оценить динамику размерной структуры популяций *Salicornia europaea* L. в различных эколого-ценотических условиях и на основе анализа размерной структуры определить характер конкурентных взаимодействий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в моноценозах *S. europaea* на солончаках в районе соленого озера Сасык, в течение лета-осени 2000 года. Сообщества занимают участки более или менее выровненные по рельефу с рыхлыми, песчаными, слабо гумусированными, серого цвета почвами. Почвы избыточно засолены; характерен хлоридный тип засоления – содержание Cl^- изменяется в диапазоне от 0,16 до 3,48%, содержание SO_4^{2-} – от 0,03 до 1,82% [7]. Были изучены четыре популяции разной плотности (условно: 1 – низкая, 2, 4 – средняя, 3 – высокая плотность), занимающие экотопы различной степени увлажненности (условно: слабая, средняя, высокая). На трансектах, методом ближайшего соседа [8], отбирали пары растений, с измерением расстояния между ними. Отбор проводился в течение всего вегетационного периода *S. europaea*, с начала июня по конец октября, с периодичностью один раз в две недели. Растения аккуратно извлекали из почвы

вместе с корневой системой и каждую особь помещали в отдельный бумажный пакет. Для каждой особи регистрировалось ее положение относительно трансекты (растение, ближайшее к случайной точке и растение – ближайший сосед). В процессе камеральной обработки у растений измеряли высоту надземной части, диаметр стебля в области гипокотыля; в последующем они высушивались в термостате при температуре 60°С в течение 10 – 15 дней до воздушно-сухого состояния и взвешивались. В каждой из исследованных популяций, в начале вегетации *S. еигораеа*, был заложен эксперимент с удалением вокруг экспериментальных растений всех соседей в радиусе 10 – 12 см. В течение вегетационного сезона, также с периодичностью 1 раз в две недели, в момент отбора растений из ненарушенной части популяций у экспериментальных растений измеряли высоту надземной части. В конце периода вегетации экспериментальные особи *S. еигораеа* были удалены из почвы и у них были измерены высота, диаметр и воздушно-сухая масса.

Объем выборки в каждой из популяций составил 75 пар растений при каждом отборе; в эксперименте с удалением соседей были сформированы выборки по 50 растений в популяции.

Количественный материал обрабатывался с помощью общепринятых методов математической статистики [9]. В качестве меры интенсивности конкуренции был применен модифицированный индекс относительной интенсивности конкуренции [10]:

$$CI = C_c - C_n / C_c \quad (1)$$

где CI - мера интенсивности конкуренции, C_c - высота растений в эксперименте с удалением, C_n - высота конкурирующих особей.

Для оценки степени неравномерности размерной структуры популяции были использованы кривые Лоренца [11].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Популяции, в которых проводились исследования, различались по своим эколого-ценотическим характеристикам. Ведущими факторами среды, влияющими на жизненность и распределение растений на местообитаниях солончаков, являются степень увлажнения экотопа и плотность популяции [12, 13, 14]. Расположение популяций на этих градиентах представлено в таблице 1. При характеристике степени увлажнения экотопа указан диапазон полевой влажности почвы, которая определялась в момент отбора растений; плотность популяции охарактеризована посредством среднего расстояния между ближайшими соседями.

Таблица 1

Расположение популяций на эколого-ценотических градиентах

Фактор	Увлажненность экотопа			
	—————→			
Степень выраженности фактора	Слабая	Средняя		Сильная
Влажность почвы, %	(6)15 – 20	16 – 33	(8)15 – 32	11 – 48
Номер популяции	1	2	3	4

Продолжение таблицы 1

Фактор	Плотность популяции			
	—————→			
Степень выраженности фактора	Низкая	Средняя		Высокая
Среднее расстояние между растениями в начале вегетации, мм	15,8 ± 1,5	12,6±0,7	11,0±1,2	1,2±0,04
Номер популяции	1	2	4	3

Растения в процессе совместного существования вступают в самые разнообразные взаимоотношения друг с другом. Ведущим ценогическим фактором является конкуренция за ресурсы среды. Растения извлекают ресурсы среды в рамках определенной зоны эксплуатации (фитогенного поля); в сомкнутых сообществах зоны эксплуатации отдельных особей перекрываются и они вступают в конкурентные отношения. В моноценозах *S. europaea* отмечено наличие конкурентных взаимодействий; зона эксплуатации имеет радиус 60 – 80 мм [15]. В сообществе растения не конкурировали бы между собой в том случае, если бы находились друг от друга на расстоянии превышающем радиус зоны эксплуатации в два раза. В исследованных нами популяциях расстояние между соседними растениями гораздо меньше этого предела (табл. 1) и особи *S. europaea* конкурируют за ресурсы среды. Конкуренция сказывается на жизненности растений. В качестве параметра, отражающего жизненность *S. europaea*, в данном исследовании использована высота надземной части растения. Этот показатель коррелирует с массой растения и косвенно отражает ее потери в процессе конкуренции. Кроме того, прижизненное измерение высоты у растений в эксперименте с удалением соседей позволяет сохранить опытные растения и проследить динамику роста особей *S. europaea* как в условиях конкуренции со стороны соседей (ненарушенная популяция – контроль), так и при отсутствии конкурентного воздействия (эксперимент с удалением соседей – опыт). Результаты исследований представлены в таблице 2. В таблице приведены результаты измерений высоты только одного ближайшего к случайной точке растения из каждой отобранной пары. Именно это растение испытывает влияние со стороны ближайшего соседа, а другое растение из пары может находиться под воздействием неучтенных, ближайших к нему особей, то есть оно может иметь своего ближайшего соседа. Как видно из табл. 2, в течение вегетационного сезона линейные размеры растений увеличиваются как в условиях опыта, так и в ненарушенной части популяции. В большинстве случаев рост продолжается вплоть до конца июля-первой декады сентября. Этот период соответствует первой фазе жизненного цикла всех однолетников – фазе интенсивного роста с накоплением ассимилятов в ходе вегетации. Вторая фаза связана с формированием генеративных органов, цветением и плодоношением, что сопровождается оттоком ассимилятов в генеративные органы и замедлением ростовых процессов.

Таблица 2

Оценка конкурентных взаимодействий в популяциях *S. europaea*

По-пу-ля-ция	Показатель	Сроки отбора							
		1.07	14.07	29.07	12.08	26.08	9.09	23.09	7.10
1	Расстояние, мм	15,8±1,5	17,7±0,9	19,2±1,4	23,0±1,4	21,0±1,6	26,9±1,8	15,4±1,2	22,0±1,2
	Средняя высота, мм	<u>14,9±0,9</u>	<u>26,9±1,1</u>	<u>27,2±2,0</u>	<u>33,4±1,6</u>	<u>38,1±1,8</u>	<u>55,9±2,9</u>	<u>46,7±1,8</u>	<u>49,7±2,2</u>
	CI	-	0,242	0,444	0,521	0,523	0,325	0,436	0,396
2	Расстояние, мм	12,6±0,7	16,0±1,0	18,3±1,0	20,5±1,0	14,7±1,6	17,8±1,2	38,6±1,2	22,6±1,4
	Средняя высота, мм	<u>33,9±1,6</u>	<u>44,1±1,8</u>	<u>49,9±2,2</u>	<u>57,6±2,0</u>	<u>58,6±2,8</u>	<u>74,7±2,5</u>	<u>55,7±2,8</u>	<u>67,4±2,5</u>
	CI	-	0,241	0,346	0,400	0,424	0,308	0,511	0,400
3	Расстояние, мм	1,2±0,04	1,5±0,1	1,4±0,1	1,4±0,1	1,4±0,1	2,1±0,1	2,3±0,1	16,6±0,8
	Средняя высота, мм	<u>30,3±1,1</u>	<u>28,9±1,0</u>	<u>34,0±0,9</u>	<u>44,5±1,6</u>	<u>54,7±1,9</u>	<u>45,5±1,6</u>	<u>61,9±2,0</u>	<u>89,4±2,2</u>
	CI	-	0,553	0,593	0,574	0,552	0,616	0,515	0,253
4	Расстояние, мм	11,0±1,2	11,7±0,5	15,8±1,2	13,6±0,7	9,6±0,6	13,5±0,7	17,4±0,9	21,2±1,0
	Средняя высота, мм	<u>27,5±1,6</u>	<u>32,7±1,4</u>	<u>41,2±1,6</u>	<u>42,0±1,7</u>	<u>46,0±2,1</u>	<u>66,1±2,4</u>	<u>67,1±3,0</u>	<u>68,8±2,4</u>
	CI	-	0,447	0,425	0,550	0,532	0,354	0,318	0,314

Примечание. Над чертой указаны значения высоты особей в ненарушенной части популяции, под чертой – в эксперименте с удалением.

В ходе конкуренции растения угнетают друг друга, что сказывается на их жизненности. Конкуренция будет значимой, если растения с соседями были меньше, чем растения без соседей. Во всех ценопопуляциях растения в условиях эксперимента имеют большую высоту надземной части, чем растения, выросшие в окружении соседей; в отдельных случаях высота особей *S. europaea*, выросших в эксперименте с удалением, превышает высоту растений из ненарушенной части популяции в два раза (табл. 2). О наличии конкурентных взаимодействий свидетельствует индекс конкуренции, величина которого в течение сезона варьирует от 0,241 до 0,616. Это означает, что конкуренция на 24 - 62 % снижает возможность особей *S. europaea* достичь максимально возможной в данных условиях высоты, то есть экспериментальные особи в 1,5 раза выше конкурирующих растений. Интенсивность конкуренции нарастает в течение первой фазы жизненного цикла – формирования вегетативной сферы, что связано с накоплением пластических веществ и интенсивным потреблением ресурсов среды. Напряженность конкурентных взаимодействий сопряжена с плотностью популяции – конкуренция наиболее интенсивна в популяции высокой плотности (табл. 2).

Конкуренция является фактором, порождающим неоднородность в размерной структуре популяции [16]. Помимо конкуренции, различия особей по размеру могут

быть обусловлены: 1) разницей в возрасте, 2) генетическим варьированием, 3) гетерогенностью в распределении ресурсов, 4) воздействием травоядных, паразитов или патогенных факторов [1]. Конкуренция может быть причиной неоднородности размерной структуры или усиливать ее. Для оценки неоднородности размеров растений в популяции используют дисперсию, коэффициент вариации, кривые Лоренца, коэффициент Джини; использовавшийся в этих целях коэффициент асимметрии признается мало приемлемым [4]. Дисперсия – это именованная величина и поэтому чаще использовали коэффициент вариации. Weiner & Solbrig (1984, цит. по: [4]) отмечали, что концепция размерной иерархии синонимична концепции неоднородности в экономике и потому более оправдано использовать для оценки неоднородности размера особей в популяции специфические экономические методы – кривые Лоренца и коэффициент Джини. Коэффициент Джини коррелирован с коэффициентом вариации, коэффициент корреляции равен 0,99 [1].

Кривые Лоренца используются в экономике для оценки неоднородности в распределении доходов в определенных группах населения [11]. Мы применили их для оценки динамики размерной иерархии в популяциях *S. europaea*.

Таблица 3

Распределение растений по классам высоты (в процентах, кумулятивные величины)

№ п/п	Сроки отбора	Классы высоты (квантили)				
		I	II	III	IV	V
1	1.07.	30,67 %	58,67 %	84,0 %	94,67 %	100,0 %
2	14.07.	18,67	60,0	86,67	94,67	100,0
3	29.07.	29,33	70,66	90,66	97,33	100,0
4	12.08.	33,33	82,66	97,33	98,66	100,0
5	26.08.	26,67	66,67	88,0	98,67	100,0
6	9.09.	25,33	58,66	83,99	93,32	100,0
7	23.09.	26,67	60,0	76,0	89,33	100,0
8	7.10.	12,0	28,0	66,67	88,0	100,0
Равномерное распределение						
		20 %	40 %	60 %	80 %	100 %

В нашем исследовании, в каждой из выборок, весь диапазон варьирования растений по высоте был разделен на квантили; разбиение популяции по высоте особей на пять групп часто применяется в лесоводстве и геоботанике (например, классы Крафта [17]). Если бы особи в выборке были равномерно распределены по классам высоты, то кривая Лоренца представляла бы собой прямую линию возрастающую под углом в 45 градусов от 0 до последнего квантиля. Вогнутые кривые характерны для неравномерного распределения признака. Чем больше вогнутость кривой, тем выше степень неоднородности. При построении кривых

используют кумулятивные доли признака, которые наносят напротив кумулятивных пропорций численности. В таблице 3 приведены точки кривых Лоренца для распределения особей по классам высоты в популяции средней плотности (4) в течение всего сезона вегетации.

Как видно из таблицы, реальные распределения отличаются от равномерного, но является ли конкуренция причиной возникновения неравномерности утверждать нельзя, так как существует несколько причин возникновения неоднородности размерной структуры популяции [1]. Конкуренция может усиливать разницу в размерах. Это наблюдается при асимметричной конкуренции, когда большие по размеру особи потребляют непропорционально большую долю ресурсов и растут за счет меньших. Иерархия размера представляет собой иерархию эксплуатации (Harper, 1977, цит. по: [1]). При определенной плотности конкуренция приводит к плотностно зависимой смертности. Смертность имеет тенденцию превалировать в группах меньших по размеру особей, а это еще больше изменяет распределение по размеру. Конечное распределение является результатом как роста растений, так и их смертности. Такие распределения характерны для моделей “захвата ресурса”, которые предполагают одностороннюю конкуренцию. В отличие от них модели “истощения ресурса” предполагают равномерно-симметричное потребление ресурса. Растения потребляют необходимые ресурсы среды пропорционально своим размерам. В этом случае представленность размерных групп остается постоянной в течение всего периода роста растения [1].

Анализ данных распределения особей *S. europaea* по классам размерности в течение вегетационного сезона позволяет утверждать, что размерная структура популяции практически не меняется (табл. 3). Значения кумулятивных долей в пределах одного и того же квантиля мало отличаются друг от друга. Исключение составляет лишь конец периода вегетации, когда наблюдается отмирание растений. Вместе с тем расстояние между ближайшими соседями в течение вегетации *S. europaea* увеличивается. Увеличение среднего расстояния между соседями при сохранении общего характера размерной структуры популяции позволяет предположить более или менее равномерный отпад особей по всем классам размерности. Отсутствие изменений размерной структуры популяций *S. europaea* объясняется тем, что в моноценозах *S. europaea* наблюдается симметричная конкуренция, которая характеризуется размерно-пропорциональным потреблением ресурсов среды. Такой характер конкуренции типичен для бедных элементами питания экотопов, на которых превалирует корневая конкуренция. Ранее, нами [18] в опытах с фертилизацией местообитания *S. europaea* было показано, что именно такой тип конкуренции отмечается в исследованных нами ценопопуляциях *S. europaea*, архитектоника надземных органов которого не позволяет предполагать конкуренции за свет.

Список литературы

7. Weiner J. Size hierarchies in experimental populations of annual plants // *Ecology*. – 1985. – V. 66. – N 3. – P. 743 – 752.
8. Weiner J., Thomas S. C. Size variability and competition in plant monocultures // *Oikos* – 1986. – V. 47. – N 2. – P. 211 – 222.
9. Schwinning S, Weiner J. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants // *Oecologia*. – 1998. – V. 113. – P. 447 – 455.
10. Weiner J. Asymmetric competition in plant populations // *Trends in Ecol. & Evol.* – 1990. – V. 5. – N. 11. – P. 360 – 364.
11. Weiner J. Wright D B. Castro S Symmetry of below ground competition between *Kochia scoparia* individuals // *Oikos*. – 1997. – V. 79. – N 1. – P. 85 – 91.
12. Goldberg D. E., Rajaniemi T., Gurevitch J., Stewart-Oaten A. Empirical approaches to quantifying interaction intensity: competition and facilitation along productivity gradients // *Ecology*. – 1999. – V. 80. – N. 4. – P. 1118 – 1131.
13. Репецкая А. И., Котов С. Ф. Конкуренция и динамика аллометрии у растений в ценопопуляциях *Salicornia europaea* L. // *Ученые записки ТНУ*. – 1999. – Т. 12 (51). – №2. – С. 50 – 56.
14. Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. – Л.: Наука, 1969. – 231 с.
15. Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
16. Grace J. B. On the measurement of plant competition intensity // *Ecology*. – 1995. – V. 76. – N. 1. – P. 305 – 308.
17. Henderson V. J., Poole W. Principles of Economics. – Lexington, Massachusetts, Toronto: Heath and Company, 1991. – 1235 p.
18. Котов С. Ф. Конкурентные взаимодействия и аллометрия растений в ценопопуляциях *Salicornia europaea* L. (*Chenopodiaceae* Vent.) // *Укр. ботан. журн.* – 1999. – Т. 56. – № 4. – С. 369 – 373.
19. Rozema J. Growth, water and ion relationships of halophytic monocotyledonae and dicotyledonae; a unified concept // *Aquatic Bot.* – 1991. – V. 39. – P. 17 – 33.
20. 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.
21. Котов С. Ф. Количественный анализ взаимодействий в ценопопуляциях некоторых галофитных растений // *Укр. ботан. журн.* – 1997. – Т. 54. – №1. – С. 57 – 62.
22. Ипатов В. С. Дифференциация древостоя. I. // *Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол.* – 1968. – №21. – Вып. 4. – С. 59 – 68.
23. Шенников А. П. Введение в геоботанику. – Л.: ЛГУ, 1964. – 447 с.
24. Котов С. Ф. Изучение конкуренции в сообществах галофитов при двух уровнях почвенного плодородия // *Укр. бот. журн.* – 1997. – Т. 54 – №6. – С. 525 – 528.

Статья поступила в редакцию 03.01.2001