

УДК 581.524.12+581.524.13

МЕЖВИДОВЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В СООБЩЕСТВАХ АССОЦИАЦИЙ *HALOCNEMETUM SALICORNIOSUM*

Симагина Н.О.

Введение

Растительные сообщества представляют собой сложную саморегулируемую систему, состоящую из взаимодействующих организмов [1,2]. Многочисленные абиотические и биотические факторы среды контролируют эти процессы [3]. Вследствие взаимодействий между растениями изменяется состояние среды за счет накопления различного рода выделений, а также использования минеральных веществ, воды, света [4, 5].

Конкуренция за основные экологические ресурсы среды наиболее остро проявляется в экстремальных условиях жизни растений, в частности в условиях повышенного засоления почв. В работах Ньюмена показано, что конкуренция может стимулировать интенсивный синтез токсинов [6]. Согласно Харборну, аллелопатию следует рассматривать как защиту растений с помощью химических веществ, т.е. как химическую конкуренцию [7]. Следовательно, аллелопатия и конкуренция находятся в тесной взаимосвязи и их необходимо рассматривать как систему взаимодействий [1].

Согласно литературным источникам, биотические факторы, такие как конкуренция и аллелопатия, могут играть значимую роль в формировании структуры галофитных сообществ. Однако разделение этих влияний на градиенте засоленности затруднено из-за взаимно накладывающихся эффектов [8].

Аллелопатические взаимодействия в сообществах галофитов известны только в солончаковых пустынях [9,10]. Исследований по изучению эффекта аллелопатии на рост и распределение галофитов соляных маршей умеренного климата не проводилось.

В последние годы проблема вторично засоленных земель в аспекте сельскохозяйственного производства является одной из наиболее острых [11]. Разрабатываются методы фитомелиорации, позволяющие улучшить качество земельного фонда. Одним из перспективных направлений исследований мировых растительных ресурсов является оценка средообразующей функции галофитов [12]. В связи с этим цель наших исследований состояла в изучении межвидовых взаимодействий в галофитных сообществах. В ходе исследования определялся характер и интенсивность взаимодействия многолетних и однолетних видов в

сообществах ассоциаций *Halocnemum salicorniosum*, выявлялась связь между показателями жизненности *Salicornia europaea* L. по градиенту удаленности от *Halocnemum strobilaceum* Bieb., сравнивались показатели относительной скорости роста *S. europaea* в моноценозе и при совместном произрастании с *H. strobilaceum*, изучалось конкурентное давление многолетника на однолетник в зависимости от возрастных состояний.

Материалы и методы

Исследования проводились вблизи соленого озера Сасык (Северо-западный Крым) на участке галофитной растительности, представленной сообществами ассоциаций *Halocnemum salicorniosum* и *Salicornietum purum*. В составе травостоя содоминируют *H. strobilaceum* (проективное покрытие 40%), *S. europaea* (проективное покрытие 35%) [13]. В исследуемых сообществах рассматривалось только одностороннее влияние многолетника *H. strobilaceum* (действующий вид – ДВ) на однолетник *S. europaea* (подчиненный вид – ПВ) исходя из того, что взаимодействия между растениями в ценозе распространяются в основном по вертикали [5]. В большинстве случаев биоморфы с большей биомассой и с большими размерами особей обладают более высокой средообразующей способностью. Всего было отобрано 40 особей *H. strobilaceum*, различных по возрастному состоянию, которое определялось на основе качественных морфологических признаков [4, 14]. От основания стебля ДВ с ориентировкой по сторонам света откладывались полосные трансекты шириной 10 см, они были поделены на площадки с шагом в 10 см. Всего было заложено около 160 трансект. В периоды вегетации каждые 2 недели на трансектах определяли численность, измеряли высоту (h), диаметр (d), степень ветвления (b). В конце вегетации исследуемые растения удаляли вместе с корневой системой, помещали в бумажные пакеты. В лабораторных условиях растения высушивали до воздушно-сухого состояния, затем измерялась воздушно-сухая масса (m).

Полученные данные обрабатывались с помощью методов математической статистики [15]. Для характеристики продукционной деятельности растений рассчитывали относительную скорость роста в единицу времени (RGRcp) [16]. Границы фитогенного поля (ДВ) определяли по различиям в мере уровня признака отрезков трансект [17]. В качестве результирующего признака, на основании анализа изменений которого определяли размеры фитогенного поля *H. strobilaceum*, была взята масса ПВ. В качестве меры интенсивности конкурентных взаимодействий был использован модифицированный индекс конкуренции [18]:

$$CI = C_c - C_n / C_c,$$

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

Результаты и обсуждение

В процессе жизнедеятельности растения извлекают ресурсы среды в рамках определенной зоны эксплуатации – фитогенного поля. Для фитогенного поля характерна радиально- поясная структура. По мере удаления от центра фитогенного поля напряженность его падает [4]. Согласно анализу эмпирических линий регрессии численности, биомассы, высоты *S.europaea* по градиенту удаленности от *H. Strobilaceum*, была выявлена зависимость между этими показателями: с увеличением расстояния обилие и мощность особей ПВ возрастает. В результате корреляционного анализа выявлена положительная связь между удаленностью от *H. strobilaceum* и показателями жизнестойкости *S.europaea* ($r_h=0.73\pm 0.06$; $r_m=0.96\pm 0.02$; $r_d=0.50\pm 0.06$; $r_b=0.57\pm 0.04$; $P\leq 0.05$). Показатели связи оказались высокими, что характеризует *H. strobilaceum* как сильный эдификатор.

В исследуемых сообществах расстояние между *S.europaea* и *H. strobilaceum* меньше радиуса их фитогенных полей ($R<10-15$ см [19], $R<35-40$ см соответственно). Это указывает на существование конкурентных взаимодействий в этих ценопопуляциях. При оценке взаимодействий в сообществах ассоциаций *Halocnemum salicorniosum* был установлен индекс конкуренции $CI=0,717$. Сравнивая этот показатель с индексом конкуренции при внутривидовых взаимодействиях $CI=0,567$, необходимо отметить, что межвидовые взаимодействия протекают более интенсивно и оказывают больший эффект на развитие растений. Одним из показателей конкурентной способности особи является ее относительная скорость роста RGR_{cp} . В сообществе ас. *Salicornietum purum* отмечались более высокие значения RGR_{cp} (0,149 мм/мм х неделю), чем в сообществе ас. *Halocnemum salicorniosum* (0,05 мм/мм х неделю). Следовательно, при наличии межвидовой конкуренции процессы роста протекают почти в 3 раза медленнее, что подавляет процессы развития особей в целом.

В ряде работ было выявлено, что в процессе онтогенетического развития растений меняется структура и напряженность фитогенного поля [4, 20]. Более крупные растения оказывают наибольший средообразующий эффект. Изменение массы *H. strobilaceum* сопряжено с возрастным состоянием. Средняя масса *H.strobilaceum* увеличивается от прегенеративного периода к генеративному, а затем снижается при переходе в постгенеративный период онтогенеза (табл.1).

Наиболее высокие коэффициенты корреляции отмечены для генеративного периода онтогенеза ДВ. Этот период характеризуется наиболее высокой интенсивностью ростовых процессов, что в итоге приводит к наибольшему развитию побеговой и корневой системы. Следовательно, наиболее активно происходит потребление ресурсов среды и интенсифицирована выделительная функция растений [1]. Ингибирующим агентом в выделениях надземной части *H. Strobilaceum*, возможно, являются органические кислоты, присутствующие в большом количестве (15- 20,6%), а также алкалоиды 0,009-0,02% [21]. Методами тонкослойной хроматографии [22] нами было обнаружено наличие тритерпеновых гликозидов (около 3%).

Таблица 1
Влияние *Halosnetum strobilaceum* на жизненность *Salicornia europaea* в зависимости от возрастных состояний

Период онтогенеза <i>H. strobilaceum</i>	Возрастное состояние	Средняя масса <i>H. strobilaceum</i> , г ($\bar{x} \pm m_x$)	Теснота связи расстояния от ДВ с показателями жизненности ПВ ($r \pm m_r$)			
			Биомасса	Высота	Диаметр	Ветвление
Прегенеративный	j- im	18,9±0,2	0,25±0,07	0,36±0,09	0,29±0,04	0,30±0,06
	v	34,3±0,1	0,39±0,06	0,38±0,11	0,31±0,08	0,44±0,12
Генеративный	g ₁	45,6±0,2	0,84±0,05	0,90±0,03	0,77±0,08	0,84±0,06
	g ₂	57,3±0,1	0,82±0,07	0,79±0,05	0,83±0,04	0,66±0,11
	g ₃	55,9±0,3	0,69±0,10	0,68±0,08	0,61±0,01	0,54±0,17
Постгенеративный	ss	31,7±0,3	0,58±0,04	0,49±0,15	0,44±0,12	0,39±0,09
	s	28,4±0,2	0,41±0,13	0,36±0,11	0,25±0,07	0,28±0,05

Примечание. Приведены только статистически достоверные ($P < 0.05$) значения коэффициентов корреляции.

В постгенеративный период онтогенеза наблюдается ослабление влияния многолетника на параметры однолетников, что связано с преобладанием процессов отмирания. *S. europaea* реагирует на усиление воздействия *H. strobilaceum* уменьшением массы; масса растений подчиненного вида достоверно возрастает ($P \leq 0.05$) от трансект возле особей воздействующего вида прегенеративного периода онтогенеза к трансектам возле особей постгенеративного периода ($X_{\text{прегенер.}} = 0,49 \pm 0,06$ г; $X_{\text{генер.}} = 0,78 \pm 0,05$ г; $X_{\text{постгенер.}} = 0,96 \pm 0,02$ г). Следовательно, воздействие *H. strobilaceum* возрастает по мере прохождения онтогенеза, что отмечается у некоторых травянистых многолетников засоленных мест обитания. В предыдущих исследованиях по выявлению аллелопатических взаимодействий на начальных этапах онтогенеза нами был установлен факт ингибирующего действия *H. strobilaceum* на прорастание семян и укоренения проростков *S. europaea*. Аутоаллелопатических эффектов у *S. europaea* не обнаружено.

В процессе жизнедеятельности растительные организмы специфическими и неспецифическими воздействиями на окружающую среду меняют ее структуру и состояние, тем самым определяя возможность присутствия в определенном пространстве других особей. Потребление ресурсов среды в процессе конкуренции формирует основу, фон экологических условий, на котором происходит аллелопатическое взаимодействие растений. Интенсивной конкуренции между

H.strobilaceum на *S.europaea* за элементы почвенного питания, по - видимому, происходить не может, поскольку их корневые системы ярко выраженного стержневого типа и расположены в разных почвенных горизонтах. Возможно, что конкурентное преимущество *H.strobilaceum* достигается аллелопатическим путем. В дальнейшем будет продолжено исследование средообразующей функции галофитов, в частности, изучение влияния *H.strobilaceum* на морфометрические параметры и генеративную продуктивность однолетних видов засоленных мест обитаний. Будут предприняты попытки выявления механизмов межвидовых взаимодействий.

Список литературы

1. Гродзинский А.М. Аллелопатия растений и почвоутомление. – К: Наукова думка, 1991. – С.128– 133.
2. Норин Б.Н. Структурно- функциональная организация фитоценозов//Бот. журнал. – 1991. – Т. 76. – №4. – С.525– 536.
3. Горобец С.А., Назаренко Е.Н. Средообразующая роль растений в круговороте физиологически активных веществ// Аллелопатия и продуктивность растений. – К.: Наукова думка, 1990. – С.36– 44.
4. Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляция растений. – М.:Наука, 1988. – 182 с.
5. Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. – Л.: Наука, 1983. – 247 с.
6. Newman E.I. Allelopathy: Adaptation or Accident? – London: Academic Press.-1978. – P. 327 – 342.
7. Харборн Дж. Введение в экологическую биохимию. – М.: Мир, 1985. – С. 239– 259.
8. Ungar I.A. Are biotic factors significant in influencing the distribution of halophytes in saline habitats?// Bot. Rev.-New York. – 1998. – V.64. – №2. – P. 176 – 199.
9. Mahmood K., Malik K.A., Lodhi A.K., Sheikh K.H. Competitive interference by some invader species against Kallar grass (*Leptochloa fuska*) under different salinity and watering regimes. Pakistan J. Bot. – №25. – P. 145 – 155.
10. Saxena S.K., Izco J., Medrano M. Relationships between vegetation zonation and altitude in a salt-marsh system in northwest// Spain. J. Veg. Sci.-№ 7. – P. 695 – 702.
11. Янюк В.М. Методы оценки и предотвращения засоления почв при орошении//Мелиорация и водное хозяйство. – 1998. – №2. – С. 29– 31.
12. Шамсутдинов Н.З., Шамсутдинов З.Ш. Мировые растительные ресурсы галофитов и проблема их многоцелевого использования в сельском хозяйстве// Сельскохозяйственная биология. – 1998. – №1. – С. 3 – 7.
13. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М: Наука, 1976. – 216с.
14. Білик Г.І. Рослинність засоленних ґрунтів України, її розвиток, використання та поліпшення. – К: АН УРСР, 1963. – 299 с.
15. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М: Наука, 1984. – 424с.
16. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Казань: изд - во Казанского ун-та, 1989. – 143с.

17. Илатов В.С., Кирикова Л.А. Статистический анализ квантованности растительного покрова/ / Бот. журнал. – 1985. – Т. 70. – №2. – С. 255–261.
18. Grace G.B. On the measurement of plant competition intensity// Ecology. – 1995. – V. 76. – №1. – P. 305–308.
19. Котов С.Ф. Конкуренция и размерная структура ценопопуляций *Salicornia europaea* L.(*Chenopodiaceae* Vent.)// Ученые записки ТНУ.Биология. – 2001. – Т. 14(53). – С. 43–49.
20. Котов С.Ф., Репецкая А.И. Взаимодействия между *Limonium gmelini* (Willd.)O.Kuntze и *Salicornia europaea* L. в онтогенетическом аспекте// Укр.Бот.журнал. – Т. 55. – 1998. – №1. – С. 37–40.
21. Растительные ресурсы СССР: цветковые растения, их химический состав, использование. – Л.: Наука, 1990. – Т. 5. – С. 239.
22. Игнатов В.Н. Физиолого-биохимические исследования растений. – М.: Наука, 1982. – С. 69–83.

Поступила в редакцию 10.04.2003 г.