

УДК 581.524.13:581.526.52

АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКОЕ ВЛИЯНИЕ МНОГОЛЕТНИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА ОДНОЛЕТНИЕ СУККУЛЕНТНЫЕ ВИДЫ В СООБЩЕСТВАХ ГАЛОФИТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КРЫМА

Котов С.Ф., Симагина Н.О.

Одним из факторов, определяющих функциональную структуру фитоценоза, является аллелопатия. Раскрытие механизмов аллелопатии представляет значительный интерес, так как позволяет решать многие теоретические и практические задачи современной ботаники [3, 16, 18]. Аллелопатические связи проявляются на всех уровнях организации живой материи [2, 6, 19]. Они вносят существенный вклад в создание среды сообщества и выступают как особый биотический фактор – аллелопатический. [10]. В фитоценозе вокруг каждого растения формируется своеобразная "аллелопатическая сфера", существующая за счет накопления в среде растительных выделений. Каждый компонент фитоценоза испытывает воздействие экзогенных органических соединений [5]. Степень влияния аллелопатического фактора в фитоценозе, зависит от качественного и количественного состава аллелопатически активных веществ в среде сообщества или от эффективности их совокупного влияния на растения [10]. Отдельные виды растений, представленные в фитоценозе, принимают неодинаковое участие в создании аллелопатического режима [3, 4]. Основная роль в большинстве случаев принадлежит эдификаторам и доминантам, так как они, преобладая по биомассе и численности, оказывают наибольшее средоопределяющее воздействие [5, 10, 19].

В последние годы перспективным направлением исследований мировых растительных ресурсов является оценка средообразующей функции галофитов [14]. Существуют единичные исследования, в которых указывается на аллелопатические взаимодействия между растениями соляных пустынь Пакистана [17, 20]. Однако в них не установлено значение аллелопатии на фитоценозическом уровне, не показано влияние аллелопатии на развитие вегетативной и генеративной сфер растений, не выявлена динамика аллелопатической активности галофитов. В настоящее время исследования галофитной растительности умеренного климата в большей мере посвящены установлению механизмов конкуренции [7, 9, 21]. Вместе с тем, нами проведен ряд экспериментов, в которых отмечена существенность влияния аллелопатического фактора на структуру сообществ галофитов [11, 13].

В предыдущих исследованиях с помощью биотестов установлена высокая аллелопатическая активность *Artemisia santonica* L., *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M.Bieb., *Limonium gmelinii* (Willd.) O.Kuntze [11]. В модельных экспериментах

АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКОЕ ВЛИЯНИЕ МНОГОЛЕТНИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА ОДНОЛЕТНИЕ СУККУЛЕНТНЫЕ ВИДЫ В СООБЩЕСТВАХ ГАЛОФИТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КРЫМА

констатировано наличие действия аллелопатического фактора в сообществах ряда ассоциаций галофитной растительности [12].

Целью настоящего исследования является определение степени аллелопатического влияния *A. santonica*, *H. strobilaceum*, *L. gmelinii* на морфометрические параметры, отражающие жизненность и семенную продуктивность однолетних суккулентных галофитов *Salicornia europaea* L., *Suaeda prostrata* Pall., *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv. При этом решали задачи по определению корреляций между морфометрическими параметрами *S. europaea*, *S. prostrata*, *P. oppositifolia* и расстоянием до *A. santonica*, *H. strobilaceum*, *L. gmelinii*; выявлению различий побеговой системы *S. europaea*, *S. prostrata*, *P. oppositifolia* на разных участках трансект; определению реальной семенной продуктивности и репродуктивного усилия *S. europaea*, *S. prostrata*, *P. oppositifolia* при действии аллелопатического фактора.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в Северо-Западном Крыму, в прибрежной зоне озера Сасык в сообществах ассоциаций: *Artemisietum (santonicae) salicorniosum (europaea)*, *Artemisietum (santonicae) suaedosum (prostratae)*, *Artemisietum (santonicae) petrosimoniosum (oppositifoliae)*, *Halocnemetum (strobilacei) salicorniosum (europaea)*, *Halocnemetum (strobilacei) suaedosum (prostratae)*, *Halocnemetum (strobilacei) petrosimoniosum (oppositifoliae)*, *Limonietum (gmelinii) salicorniosum (europaea)*, *Limonietum (gmelinii) suaedosum (prostratae)*, *Salicornietum (europaea) suaedosum (prostratae)*, *Salicornietum europaea purum*, *Suaedetum prostratae purum*, *Petrosimonietum oppositifoliae purum*. В исследуемых сообществах рассматривалось влияние многолетних растений *A. santonica*, *H. strobilaceum*, *L. gmelinii* (действующих видов, доноров аллелопатических веществ) на однолетние растения *S. europaea*, *S. prostrata*, *P. oppositifolia* (подчиненные виды, акцепторы аллелопатических веществ).

Для определения аллелопатической активности растений в галофитных сообществах отбирали по 40 особей *A. santonica*, *H. strobilaceum*, *L. gmelinii*, различающихся по возрастному состоянию, которое определялось на основе качественных морфологических признаков. От основания стебля, с ориентировкой по сторонам света, закладывались полосные трансекты (ширина 10 см, шаг 10 см). Каждые две недели в течение периода вегетации на трансектах подсчитывали численность, измеряли морфометрические параметры (высота, степень ветвления), регистрировали фенологическое состояние *S. europaea*, *S. prostrata*, *P. oppositifolia*. В конце вегетации растения изымали из почвы, закладывали в бумажные пакеты и высушивали в термостате ($t=+60^{\circ}\text{C}$) в течение 10 дней. Затем измеряли воздушно-сухую массу однолетников [8]. Реальную семенную продуктивность и репродуктивное усилие *S. europaea*, *S. prostrata*, *P. oppositifolia* в разных условиях произрастания оценивали общепринятыми методами [1, 8]. Данные были обработаны методами математической статистики [15].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние *A. santonica*, *H. strobilaceum*, *L. gmelinii* на жизненность однолетних галофитов распространяется в пределах их фитогенных полей. Радиус фитогенного поля *A. santonica* – 50-55 см, *H. strobilaceum* – 50-60 см, *L. gmelinii* – 20-25 см. Анализ эмпирических

линий регрессии позволил установить общую для всех исследуемых сообществ закономерность – с увеличением расстояния от основания стебля действующих видов возрастает численность подчиненных видов. При этом структура и напряженность фитогенных полей многолетних галофитов изменяется в течение онтогенеза.

В фитогенном поле *A. santonica*, *H. strobilaceum*, *L. gmelinii* жизненное состояние растений *S. europaea*, *S. prostrata*, *P. oppositifolia* хуже по сравнению с моноценозами. В течение периода вегетации относительная скорость роста подчиненных видов выше в моноценозах, чем в фитогенных полях действующих видов. С увеличением расстояния между действующим и подчиненными видами увеличиваются средние показатели морфометрических параметров *S. europaea*, *S. prostrata*, *P. oppositifolia*. Установлена положительная коррелятивная связь между биомассой, высотой, диаметром, ветвлением растений подчиненных видов и расстоянием до *A. santonica*, *H. strobilaceum*, *L. gmelinii*. Это свидетельствует о том, что по мере удаления от центра фитогенного поля, снижается аллелопатическое воздействие действующих видов на подчиненные виды-однолетники.

В течение вегетационного периода напряженность межвидовых взаимодействий возрастает. На это указывает увеличение коэффициентов корреляции между расстоянием от донора аллелопатических веществ (*A. santonica*) и параметрами жизнеспособности акцепторов – *S. europaea*, *S. prostrata*, *P. oppositifolia* (табл. 1).

Таблица 1.

Корреляционная зависимость параметров жизнеспособности *S. europaea*, *S. prostrata*, *P. oppositifolia* по градиенту удаленности от *A. santonica* ($r \pm m$)

| Пара | Вид | Июль | | Август | | Сентябрь | |
|----------|--------------|------------------|------------------|------------------|------------------|-----------|-----------|
| | | декада | | декада | | декада | |
| | | I | II | I | II | I | II |
| Биомасса | <i>Sal.</i> | 0,56±0,11 | 0,68±0,12 | 0,72±0,08 | 0,84±0,12 | 0,96±0,01 | 0,85±0,07 |
| | <i>Sua.</i> | 0,35±0,06 | 0,48±0,09 | 0,51±0,10 | 0,65±0,08 | 0,90±0,02 | 0,74±0,11 |
| | <i>Petr.</i> | 0,39±0,23 | 0,52±0,13 | 0,86±0,06 | 0,80±0,07 | 0,93±0,05 | 0,96±0,02 |
| Высота | <i>Sal.</i> | 0,68±0,09 | 0,88±0,04 | 0,90±0,03 | 0,92±0,04 | 0,95±0,01 | 0,98±0,04 |
| | <i>Sua.</i> | 0,46±0,10 | 0,53±0,06 | 0,59±0,12 | 0,60±0,05 | 0,63±0,11 | 0,70±0,06 |
| | <i>Petr.</i> | 0,23±0,08 | 0,45±0,10 | 0,75±0,12 | 0,86±0,05 | 0,94±0,02 | 0,91±0,08 |
| Диаметр | <i>Sal.</i> | 0,48±0,14 | 0,67±0,12 | 0,69±0,09 | 0,73±0,08 | 0,80±0,03 | 0,82±0,06 |
| | <i>Sua.</i> | 0,18±0,12 | 0,09±0,04 | 0,30±0,17 | 0,37±0,04 | 0,48±0,10 | 0,42±0,17 |
| | <i>Petr.</i> | 0,15±0,09 | 0,25±0,16 | 0,31±0,11 | 0,36±0,18 | 0,39±0,07 | 0,45±0,11 |
| Ветлени | <i>Sal.</i> | 0,35±0,07 | 0,39±0,15 | 0,68±0,09 | 0,86±0,07 | 0,91±0,03 | 0,93±0,02 |
| | <i>Sua.</i> | 0,24±0,11 | 0,30±0,05 | 0,49±0,11 | 0,51±0,13 | 0,52±0,09 | 0,60±0,17 |
| | <i>Petr.</i> | 0,22±0,17 | 0,46±0,12 | 0,59±0,06 | 0,58±0,09 | 0,66±0,18 | 0,71±0,14 |

Примечание. В таблице приведены сокращенные обозначения для видов растений: *Salicornia europaea* L. – *Sal.*, *Suaeda prostrata* Pall. – *Sua.*, *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv. – *Petr.*. Здесь и в табл. 2 полужирным шрифтом выделены статистически недостоверные значения коэффициентов корреляции ($P < 0,05$).

АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКОЕ ВЛИЯНИЕ МНОГОЛЕТНИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА ОДНОЛЕТНИЕ СУККУЛЕНТНЫЕ ВИДЫ В СООБЩЕСТВАХ ГАЛОФИТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КРЫМА

Во всех исследованных сообществах отмечен аналогичный характер воздействия действующего вида на подчиненные. У *S. europaea*, *S. prostrata*, *P. oppositifolia* проявляется общая ответная реакция на биотический стресс (конкуренцию за свет, элементы минерального питания и аллелопатию), заключающаяся в замедлении темпов морфогенеза и в целом онтогенеза.

В пределах фитогенных полей *A. santonica*, *H. strobilaceum*, *L. gmelinii* значительно ингибируется развитие побеговой системы однолетников. По мере удаления от основания стебля действующих видов увеличивается количество ветвящихся растений-акцепторов и количество ветвей I, II, III порядков на них. Установлена тесная корреляционная связь между средним количеством ветвей на растении-акцепторе и расстоянием до растения-донора аллелопатических веществ (в сообществах ас. *Artemisietum (santonicae) salicorniosum (europaea)* $r=0,93\pm 0,02$; *Halocnemum (strobilacei) salicorniosum (europaea)* $r=0,84\pm 0,06$; *Limonietum (gmelinii) salicorniosum (europaea)* $r=0,91\pm 0,03$). Отмечены единичные аномальные случаи отмирания апикальных меристем побегов *S. europaea*, при этом преимущественное развитие получала одна из боковых меристем. Нарушения морфогенеза приводят к редукции метамеров или даже изменению типов ветвления при действии стрессовых значений экологических факторов на ранних этапах онтогенеза.

В ходе онтогенеза многолетние виды-галофиты кумулятивно преобразуют среду. Средообразующая способность *A. santonica*, *H. strobilaceum*, *L. gmelinii* возрастает с увеличением их размеров. На это указывает отрицательная коррелятивная связь морфометрических параметров растений действующих видов с морфометрическими параметрами растений подчиненных видов ($P < 0,05$).

Также установлена положительная коррелятивная связь морфометрических параметров, характеризующих жизненность *S. europaea* с удаленностью от растений-доноров аллелопатических веществ различных возрастных состояний. Наибольшая средообразующая роль *A. santonica* отмечена в виргинильный и генеративный периоды онтогенеза, а *H. strobilaceum*, *L. gmelinii* – в генеративный (табл. 2).

Таблица 2.

Влияние *H. strobilaceum* различных возрастных состояний на жизненность *S. Europaea*

| Период онтогенеза | Возрастное состояние | Средняя масса, м ($\bar{x} \pm m_x$) | Теснота связи расстояния от <i>H. strobilaceum</i> с показателями жизненности <i>S. europaea</i> ($r \pm m_r$) | | | |
|-------------------|----------------------|--|--|-----------|-----------|-----------|
| | | | Биомасса | Высота | Диаметр | Ветвление |
| Прегенеративный | v | 18,9±0,2 | 0,25±0,07 | 0,36±0,09 | 0,29±0,14 | 0,30±0,06 |
| | j-im | 34,3±0,1 | 0,39±0,06 | 0,38±0,11 | 0,31±0,16 | 0,44±0,12 |
| Генеративный | g ₁ | 45,6±0,2 | 0,84±0,05 | 0,90±0,03 | 0,77±0,08 | 1,84±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 | 0,69±0,01 | 0,54±0,17 |
| Постгенеративный | ss | 31,7±0,3 | 0,58±0,04 | 0,49±0,15 | 0,44±0,12 | 0,37±0,09 |
| | s | 28,4±0,2 | 0,41±0,13 | 0,36±0,11 | 0,25±0,07 | 0,28±0,15 |

Аллелопатически активные вещества, выделяемые различными органами растений, оказывают значительное влияние на формирование и прорастание семян. Репродуктивное усилие является одним из наиболее обобщающих показателей уровня репродукции особей [8]. Установлено, что репродуктивное усилие растений-акцепторов последовательно возрастает на отрезках трансект, удаленных от основания стебля *A. santonica*, *L. gmelinii* (табл. 3). На трансектах, заложенных от *H. strobilaceum*, у особей подчиненного вида было отмечено скачкообразное варьирование этого показателя, что связано с изменением напряженности фитогенного поля многолетника в разных концентрических микрозонах.

Таблица 3.

Зависимость репродуктивных характеристик особей *S. europaea* от интенсивности воздействия многолетников

| Действующий вид | Отрезки трансекты, см | Реальная семенная продуктивность, шт ($\bar{x} \pm m_x$) | Всхожесть, % | Репродуктивное усилие (RE) шт/г |
|-------------------------------------|-----------------------|--|--------------|---------------------------------|
| <i>A. santonica</i> | 0 – 10 | 12,7 ± 1,0 | 63 | 15,6 |
| | 10 – 20 | 18,1 ± 0,9 | 74 | 19,9 |
| | 20 – 30 | 29,4 ± 0,5 | 86 | 24,1 |
| | 30 – 40 | 37,5 ± 0,7 | 88 | 30,1 |
| | 40 – 50 | 48,0 ± 0,4 | 95 | 39,5 |
| <i>H. strobilaceum</i> | 0 – 10 | 15,5 ± 1,1 | 72 | 18,1 |
| | 10 – 20 | 26,0 ± 1,2 | 86 | 19,6 |
| | 20 – 30 | 45,5 ± 0,6 | 90 | 43,3 |
| | 30 – 40 | 11,0 ± 0,9 | 71 | 16,9 |
| | 40 – 50 | 11,5 ± 0,8 | 78 | 15,8 |
| | 50 – 60 | 44,5 ± 0,4 | 93 | 42,0 |
| <i>L. gmelinii</i> | 0 – 10 | 19,4 ± 1,6 | 80 | 20,2 |
| | 10 – 20 | 28,8 ± 1,0 | 86 | 26,1 |
| | 20 – 30 | 37,4 ± 0,9 | 90 | 38,6 |
| | 30 – 40 | 42,5 ± 1,2 | 95 | 40,7 |
| | 40 – 50 | 58,0 ± 0,7 | 95 | 43,9 |
| <i>S. europaea</i> в моноценозах | | 152,0 ± 0,7 | 100 | 59,0 |

Полученные результаты позволяют заключить, что в галофитных сообществах многолетники обладают значительной средообразующей активностью. Она реализуется в наличии аллелопатических свойств. При аллелопатическом влиянии многолетних галофитов жизнеспособность *S. europaea*, *S. prostrata*, *P. oppositifolia* снижается. Воздействие *A. santonica*, *H. strobilaceum*, *L. gmelinii* возрастает как в течение одного вегетационного сезона, так и онтогенеза в целом. Ингибирование процессов роста и ветвления в конечном итоге отражается в снижении уровня репродукции особей *S. europaea*, *S. prostrata*, *P. oppositifolia*. Аллелопатическое влияние многолетних галофитов

АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКОЕ ВЛИЯНИЕ МНОГОЛЕТНИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА ОДНОЛЕТНИЕ СУККУЛЕНТНЫЕ ВИДЫ В СООБЩЕСТВАХ ГАЛОФИТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КРЫМА

распространяется на все сферы развития однолетних галофитов и вносит существенный вклад в формирование структуры сообществ.

Список литературы

1. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. – 1974. – Т. 59, №6. – С. 826-837.
2. Головки С.А. Исторично-аналітичний погляд: від класичної фізіології рослин до сучасної алелопатії // Інтродукція рослин. – 2001. – № 1-2. – С. 5-17.
3. Головки Е.А., Грахов В.П., Засць І.М. Екосистемний аналіз фітоценозів з точки зору алелопатії // И.К. Пачоский та сучасна ботаніка. – Херсон: Айлант, 2004. – С. 194-196.
4. Горобец С.А., Назаренко Е.Н. Средообразующая роль растений в круговороте физиологически активных веществ // Аллелопатия и продуктивность растений: Сборник научных трудов. – К.: Наукова думка, 1990. – С. 36-41.
5. Гродзинский А.М. Аллелопатия растений и почвоутомление. – К.: Наукова думка, 1991. – 294 с.
6. Гродзинский Д.М. Надежность растительных систем. – К.: Наукова думка, 1983. – 368 с.
7. Жалдак С.Н. Влияние конкурентных взаимодействий между растениями на анатомо-морфологическое строение, рост и продуктивность некоторых эугалофитов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Никитский ботанический сад – Национальный научный центр. – Ялта, 2005. – 20 с.
8. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Казань: Изд. Казанского ун-та, 1989. – 143 с.
9. Котов С.Ф. Механизмы конкуренции в сообществах однолетних суккулентных галофитов // Укр. ботан. журн. – 2001. – Т. 58, № 4. – С. 465-469.
10. Матвеев Н.М. Аллелопатия как фактор экологической среды. – Самара: Изд. Самар. университета, 1994. – С. 3-20.
11. Симагина Н.О. Аллелопатические взаимодействия в сообществах галофитов Крыма // Ученые записки Таврического национального университета. Серия биология. – 2001. – Т. 14, № 1. – С. 203-206
12. Симагина Н.О. Біоіндикація фітотоксичної активності ґрунту угруповань галофітної рослинності Криму // Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя: ЗДУ, 2003. – С. 13-20.
13. Симагина Н.О., Котів С.Ф. Аллелопатические эффекты во взаимодействиях растений галофитных сообществ Крыма // Природничі науки на межі століть Матер. наук.-практ. конф. (Ніжин, 23-25 березня 2004 р.) Ніжин, Б.и., 2004. – С. 81.
14. Шамсугдинов Н.З., Шамсугдинов З.Ш. Мировые растительные ресурсы галофитов и проблемы их многоцелевого использования в сельском хозяйстве // Сельскохозяйственная биология. Сер. Биология растений. – 1998. – № 1. – С. 3-17.
15. Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. – Л.: ЛГУ, 1984. – 564 с.
16. Macias F.A., Castellano D., Oliva R.M., Cross P., Torres A. Potential use of allelopathic agents as natural agrochemicals // Abstr. Brighton Crop. Prot. Cong. – 1997. – Vol. 1. – P. 33-38.
17. Mahmood K., Malik K.A., Lodni M.A., Sheikh K.H. Competitive interference by some invader species against Kallar grass (*Leptochloa fusca*) under different salinity and watering regimes // Pakistan J. Bot. – 1993. – Vol. 25. – P. 145-155.
18. Malik A.U. Challenges and opportunities in allelopathy research: a brief overview // J. of Chem. Ecology. – 2000. – Vol. 26, № 9. – P. 2007-2009.
19. Putnam A.R., Tang C.S. Allelopathy: State of the science // The science of allelopathy. – New York: John Wiley and Sons, 1986. – P. 1-19.
20. Saxena S.K. Banny grassland and halophytes // Halophytes as a resource for livestock and for rehabilitation of degraded lands. – Kluwer: Pordrecht. – 1994. – P. 38-56.
21. Ungar I.A. Are biotic factors significant in influencing the distribution of halophytes in saline habitats? // Bot. Rev. – 1998. – V. 64, № 2. – P. 176 – 199.

Поступила в редакцию 22.10. 2005 г.