

УДК 581.524.12

ОЦЕНКА ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ В ПЕТРОСИМОНИЕВЫХ СООБЩЕСТВАХ КРЫМСКОГО ПРИСИВАШЬЯ

Котов С.Ф.

ВВЕДЕНИЕ

Ухудшение состояния природной среды под влиянием деятельности человека является одной из причин антропогенной трансформации растительности. В частности, из-за подтопления, несоблюдения агротехнических требований при выращивании ряда культур и избыточного выпаса в степной части Крыма происходит вторичное засоление земель и, как следствие, возникают сообщества галофитов. Вывод из сельскохозяйственного оборота в результате засоления наиболее продуктивных орошаемых земель относится к разряду острейших проблем общемирового значения [1]. С другой стороны, природные сообщества галофитов служат эталонами естественной зональной растительности Равнинного Крыма и подлежат включению в природно-заповедный фонд [2]. Приведенные выше причины являются серьезными посылками к всестороннему изучению распространения, структуры и динамики растительности засоленных земель.

В ряде предыдущих работ нами были рассмотрены особенности структуры сообществ суккулентно-травянистой настоящей солончаковой растительности с доминированием *Salicornia perennans* Willd., *Suaeda prostrata* Pall. и *Halimione pedunculata* (L.) Aell. [3,4,5]. Данные сообщества образуют топографический ряд вдоль градиентов увлажнения и засоленности экотопа; конечные отрезки этих градиентов, характеризующиеся наименьшими значениями факторов, занимают сообщества *ас. Halimionetum (pedunculatae) petrosimoniosum (oppositifoliae)* и *Petrosimonietum oppositifoliae purum*.

Цель настоящей работы состояла в исследовании структуры сообществ, образованных *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv. и оценке влияния взаимодействий на жизненность растений в этих ценозах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для исследования был собран на мокрых суглинистых солончаках в Центральном Присивашье (район с. Мелководное) в течение вегетационного периода (июнь – сентябрь) в 2000 - 2001 гг. Почвы с хлоридно-сульфатным типом засоления, влажность почвы колеблется в течение сезона, по годам и зависит от степени выраженности микрорельефа (см. [6]).

Сообщества занимают окрайку заливаемой засухи вблизи одного из отрогов Сиваша. Сообщества *ас. Halimionetum (pedunculatae) petrosimoniosum (oppositifoliae)* располагаются полосой за сообществами *ас. Halimionetum peduncu-*

latae purum и самый край засухи занимают сообщества ас. *Petrosimonetum oppositifoliae purum*. В сообществах ас. *Halimionetum (pedunculatae) petrosimoniosum (oppositifoliae)* при общем проективном покрытии в 60-70% покрытие *H. pedunculata* колеблется от 30% до 60%, *P. oppositifolia* – 15 - 40%, к доминантам с незначительным покрытием (до 1%) примешиваются *Salicornia perennans*, *Suaeda prostrata*, *Frankenia hirsuta* L., *Artemisia santonica* L., *Tripolium vulgare* Nees. В сообществах ас. *Petrosimonetum oppositifoliae purum* при общем проективном покрытии в 70-80% абсолютным доминантом является *P. oppositifolia* (покрытие 70-80%), единично встречаются *H. pedunculata* (до 1%), *F. hirsuta*, *A. santonica* (менее 1%).

В течение периода вегетации, методом ближайшего соседа [4], с периодичностью один раз в две недели в сообществах отбирали одновидовые и разновидовые пары *P. oppositifolia* и *H. pedunculata* (по 50-65 пар растений) с последующим измерением параметров жизнестойкости – высоты, диаметра стебля над корневой шейкой и воздушно-сухой массы. Одновременно, случайным способом, выбирали по 30 экспериментальных особей каждого вида, вокруг которых в радиусе 10 см удалялись все соседи. В конце вегетации у экспериментальных растений также измеряли параметры жизнестойкости.

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) [7]. Интенсивность роста оценивали посредством абсолютной (AGR) и относительной (RGR) скорости роста [4].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях жесткого физического стресса распространение растительных сообществ может быть обусловлено влиянием абиотических факторов, взаимодействием между растениями, повреждениями со стороны травоядных животных и вредителей, причем каждый из этих факторов может быть основным [5, 8-14]. Распределение значений вышеперечисленных факторов, в первую очередь абиотических, коррелятивно связано со степенью развития микрорельефа [3-6, 8, 15-17]. Повышение в рельефе сопряжено с изменением влажности и засоленности почвы солончаков; увлажнение и степень засоления экотопа – важнейшие составляющие в комплексе переменных, определяющих распространение и структуру сообществ однолетних суккулентных галофитов.

От дна засухи к ее крайке исследованные сообщества образуют эколого-фитоценотический ряд по градиенту повышения рельефа: *Salicornietum purum - Suaedetum (prostratae) salicorniosum - Halimionetum (pedunculatae) salicorniosum - Halimionetum pedunculatae purum - Halimionetum (pedunculatae) petrosimoniosum (oppositifoliae) - Petrosimonetum oppositifoliae purum*. Повышение в рельефе связано с изменением влажности почвы и содержанием в ней солей. Эти два фактора являются ведущими в распределении сообществ однолетних суккулентных галофитов [9,15,18,19]. Наиболее влажные местообитания с наибольшим содержанием хлорид-анионов и сульфат-анионов занимают моноценозы *S. perennans*, далее в эколого-фитоценотическом ряду располагаются ценозы, занимающие экотопы с

ОЦЕНКА ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ В ПЕТРОСИМОНИЕВЫХ СООБЩЕСТВАХ КРЫМСКОГО ПРИСИВАШЬЯ

меньшим содержанием влаги и солей в почве [6]. Петросимониево-галимионовые и петросимониевые сообщества приурочены к местообитаниям на которых средняя за сезон влажность почвы составляет 8,6% и 10,9% соответственно, а содержание хлорид-аниона 1,17% и 0,28%.

Структура сообществ однолетних суккулентных галофитов, в том числе сообществ петросимониево-галимионовой и петросимониевой ассоциаций подвержена погодичной изменчивости и зависит от климатических условий. В большей степени это касается влаголюбивых видов однолетних галофитных растений - *Salicornia perennans* и *Suaeda prostrata* [4]; сообщества, образованные *P. oppositifolia* и *H. pedunculata* в вегетационный сезон с меньшим количеством осадков (2001 г.) имеют несколько меньшее общее проективное покрытие. Наиболее ярко влияние климатических условий проявляется при остром дефиците влаги [17].

Влажность почвы влияет на жизненность растений. Среднее за вегетационный сезон содержание влаги в почве было выше в 2000 г.; 2001 г. отличался большей засушливостью и осадки выпадали неравномерно - обильные дожди перед вегетацией растений солончаков сменились на продолжительную засуху в течение всего вегетационного периода. Средние морфометрических параметров, характеризующих жизненность растений в популяциях *H. pedunculata* и *P. oppositifolia* были выше для выборок сделанных в 2000 г. (табл.1).

Таблица 1.

Жизненность растений и интенсивность конкурентных взаимодействий в сообществах ассоциаций *Halimionetum (pedunculatae) petrosimoniosum (oppositifoliae)* и *Petrosimonietum oppositifoliae purum*.

Параметры жизненности	Halimionetum petrosimoniosum				Petrosimonietum purum.	
	<i>H. pedunculata</i>		<i>P. oppositifolia</i>		<i>P. oppositifolia</i>	
	2000 г.	2001 г.	2000 г.	2001 г.	2000 г.	2001 г.
Высота, мм	90,5±2,6	73,2±2,9	115,2±2,6	95,4±3,5	120,0±3,3	100,6±2,5
	123,0±2,9	106,0±3,5	139,9±2,8	121,1±1,4	143,9±2,2	132,0±1,7
Диаметр, мм	1,06±0,04	0,93±0,03	1,10±0,03	1,12±0,04	1,01±0,03	0,92±0,05
Масса, г	0,17±0,03	0,13±0,01	0,22±0,03	0,20±0,01	0,21±0,01	0,18±0,03
СІ	0,264	0,309	0,198	0,212	0,166	0,238

Примечание. В таблице над чертой указаны средние значения высоты в контроле, под чертой - в эксперименте с удалением; средние значения диаметра стебля и массы указаны для контроля.

В таблице приведены средние значения высоты, диаметра и массы для выборок соответствующих переходу растений в генеративную фазу (начало-середина августа). У однолетников это период накопления ассимилятов, сопровождающийся

интенсивным ростом; вплоть до момента цветения значения параметров жизненности особей возрастают.

В ценопопуляциях *H. pedunculata* и *P. oppositifolia* отмечена конкуренция за ресурсы среды. Средние показатели высоты растений в эксперименте с удалением соседей во всех случаях достоверно ($P < 0,05$) превышают аналогичные показатели для растений из ненарушенных частей ценопопуляций (табл. 1). Одной из лучших характеристик жизненности является масса особей. Однако высота коррелирует с массой и в тех случаях, когда удаление растений с целью определения их массы невозможно, то высота надземной части является достаточно хорошим параметром, отражающим жизненность особей в ценопопуляциях. Индексы конкуренции, рассчитанные по высоте растений показывают, что в результате конкурентных взаимодействий размеры особей *H. pedunculata* и *P. oppositifolia* уменьшаются на 20% - 30% по сравнению с максимально возможными в данных условиях экотопа.

На жизненность растений влияют погодичные изменения климата. В условиях более засушливого вегетационного сезона 2001 г. жизненность растений была ниже по сравнению с жизненностью особей в более влажном 2000 г. Это характерно как для экспериментальной части популяции (эксперимент с удалением соседей), так и для контроля (ненарушенная часть популяции).

Недостаток влаги усиливает конкуренцию за этот ресурс. Для всех ценопопуляций отчетливо прослеживается тренд в сторону увеличения индекса конкуренции в засушливый вегетационный период 2001 г. (табл. 1). Наиболее напряженные конкурентные взаимодействия отмечены в ценопопуляциях *H. pedunculata* - значения индексов конкуренции в этом случае несколько выше. Экологический оптимум *H. pedunculata* приурочен к отрезкам градиента с большим содержанием влаги в почве по сравнению с *P. oppositifolia* [6] и недостаток влаги обостряет конкуренцию за этот ресурс.

Конкурентные взаимодействия влияют на аллометрию растений. Под влиянием конкуренции простая аллометрия, выражающаяся в прямолинейной зависимости между морфометрическими параметрами растений, меняется на сложную, описываемую криволинейной зависимостью. В ценопопуляциях петросимониево-галимионовой и петросимониевой ассоциаций установлена криволинейная зависимость аллометрических соотношений масса-диаметр и высота-диаметр. В эксперименте с удалением соседей отклонений от прямолинейной зависимости между морфометрическими параметрами растений не установлено.

Динамика конкурентных взаимодействий в течение вегетационного сезона *H. pedunculata* и *P. oppositifolia* характеризуется усилением конкуренции в фазу интенсивного роста; по мере приближения растений к генеративной фазе напряженность конкуренции возрастает - на это указывает увеличение значений коэффициента корреляции между суммой масс ближайших соседей и расстоянием между ними (в ценопопуляции *P. oppositifolia* 24.06.01 г. - $r = 0,21 \pm 0,03$; 5.08.01 г. - $r = 0,72 \pm 0,03$). В это время происходит формирование вегетативной сферы растений и накопление ассимилятов, что сопровождается интенсивным потреблением воды и минеральных веществ и сопряжено с усилением конкуренции. К началу генеративной фазы (начало августа) коэффициенты корреляции достигают максимальных

ОЦЕНКА ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ В ПЕТРОСИМОНИЕВЫХ СООБЩЕСТВАХ КРЫМСКОГО ПРИСИВАШЬЯ

значений ($r = 0,60-0,70$); в генеративную фазу процессы роста прекращаются и ослабевает напряженность конкуренции за почвенные ресурсы ($r = 0,40-0,50$).

Конкурентные взаимодействия отрицательно сказываются на интенсивности роста *H. pedunculata* и *P. oppositifolia*. Относительная скорость роста (RGR) во всех ценопопуляциях выше у растений в условиях опыта с удалением соседей. Наиболее интенсивный рост наблюдается в первую фазу жизненного цикла однолетников, связанную с накоплением ассимилятов. В сообществах ас. *Halimionetum (pedunculatae) petrosimoniosum (oppositifoliae)* относительная скорость роста выше у растений в ценопопуляциях *P. oppositifolia*, что указывает на большую степень соответствия условий местообитания экологическому оптимуму этого вида. Дальнейшие исследования должны быть направлены на изучение других параметров популяционной структуры однолетних суккулентных галофитов.

ВЫВОДЫ

1. Сообщества ас. *Halimionetum (pedunculatae) petrosimoniosum (oppositifoliae)* и *Petrosimonietum oppositifoliae* rugum занимают крайние отрезки градиентов эколого-фитоценоотического ряда однолетних суккулентных галофитов, характеризующиеся наименьшей степенью увлажнения субстрата и наименьшим содержанием хлорид-анионов и сульфат-анионов в почве. Пространственно ценопопуляции *H. pedunculata* и *P. oppositifolia* приурочены к повышениям в рельефе.
2. Ведущим фактором, влияющим на жизненность и рост растений в ценопопуляциях *H. pedunculata* и *P. oppositifolia* является влажность почвы. В годы с большим количеством осадков в течение вегетационного периода отмечается улучшение жизненности и большая интенсивность роста однолетних суккулентных галофитов.
3. В петросимониево-галимионовых и петросимониевых сообществах наблюдается конкуренция за элементы почвенного питания. Конкуренция ухудшает жизненность, изменяет аллометрию и снижает интенсивность ростовых процессов особей в ценопопуляциях.

Список литературы

1. Шамсутдинов Н.З., Шамсутдинов З.Ш. Мировые растительные ресурсы галофитов и проблемы их многоцелевого использования в сельском хозяйстве // Сельскохозяйственная биология. - 1998. - №1. - С.3 - 17.
2. Котов С.Ф., Вахрушева Л.П. Растительный покров Калиновского регионального ландшафтного парка (современное состояние и перспективы сохранения ценогенофонда) // Бюл. ГНБС. - 2003. - Вып.88. - С.34-38.
3. 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.
4. Котов С.Ф. Анализ межвидовых взаимодействий в сообществах ассоциации *Halimionetum (pedunculatae) salicorniosum* // Уч. зап. Таврич. нац. ун-та. - 2004. - Т.17 (56), №1. - С.137-142.
5. Котов С.Ф. Экспериментальное изучение взаимодействий между растениями в сообществах однолетних галофитов // Вісник Запорізького держ. ун-ту. - 2004. - №1. - С.98-103.
6. 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.
7. Grace J. B. On the measurement of plant competition intensity // Ecology. - 1995. - V. 76, N 1. - P. 305 - 308.
8. Bertness M.D. Zonation of *Spartina patens* and *Spartina alterniflora* in a New England salt marsh // Ecology. - 1991. - V.72, №1. - P. 138-148.
9. Keiffer C.H., McCarthy B., Ungar I.A. Effect of salinity and waterlogging on growth and survival of *Salicornia europaea* L., an inland halophyte // Ohio J. Sci. - 1994. - 94, N 3. - P. 70 - 73.
10. Pennings S. C., Moore D. J. Zonation of shrubs in western Atlantic salt marshes // Oecologia - 2001. - V. 126, N. 4. - P. 587 - 594.
11. Bertness M. D., Ewanchuk P. J. Latitudinal and climate-driven variation in the strength and nature of biological interactions in New England salt marshes // Oecologia. - 2002. - V. 132, N. 3. - P. 392 - 401.
12. Gough L., Grace J. B. Effects of flooding, salinity and herbivory on coastal plant communities // Oecologia. - 1998. - V. 117, N. 4. - P.527 - 535.
13. Rowcliffe J. M., Watkinson A. R., Sutherland W. J. Aggregative responses of brent geese on salt marsh and their impact on plant community dynamics // Oecologia. - 1998. - V.114, N. 3. - P. 417 - 426.
14. Callaway R. M., Pennings S. C. Impact of a parasitic plant on the zonation of two salt marsh perennials // Oecologia. - 1998. - V. 114, N. 1. - P. 100 - 105.
15. Білик Г. І. Рослинність засолених ґрунтів України, її розвиток, використання та поліпшення. - Київ: Вид - во АН УРСР, 1963. - 299 с.
16. Котов С.Ф. Конкуренция между ценопопуляциями некоторых галофитов вдоль градиента повышения рельефа // Питання біоіндикації та екології. - Запоріжжя, 2000. - Вип. 5. - №1. - С.52 - 56.
17. Bocken B., Lipchin C., Gutterman Y., van Rooyen N. Annual plant community responses to density of small-scale soil disturbances in the Negev Desert of Israel // Oecologia. - 1998. - V. 114, N. 1. - P. 106 - 117.
18. Генкель К.А., Шахов А.А. Экологическое значение водного режима некоторых галофитов // Бот. ж. - 1945. - Т.30, №4. - С. 154-166.
19. Котов С.Ф., Репецкая А.И. Влияние эколого-ценотических факторов на жизненное состояние *Salicornia europaea* L. // Уч. зап. Таврич. нац. универ. - 2002 - Т.15 (54), № 1. - С.41-45.