
ЕКОЛОГІЧНА БОТАНІКА

УДК 581.162:582.661.15

С. Ф. Котов, Е. А. Калинушкина

ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТЕНИЯ *HALIMIONE PEDUNCULATA* (L.) AELL. (*CHENOPODIACEAE* VENT.) В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ РАЗЛИЧНОЙ ПЛОТНОСТИ

С. Ф. Котов, О. А. Калинушкина

Таврійський національний університет ім. В. І. Вернадського

ОСОБЛИВОСТІ ЦВІТІННЯ *HALIMIONE PEDUNCULATA* (L.) AELL. (*CHENOPODIACEAE* VENT.) У ЦЕНОПОПУЛЯЦІЯХ РІЗНОЇ ЩІЛЬНОСТІ

Проаналізовано вплив інтенсивності конкурентних взаємодій на процес цвітіння однорічного галофіту *Halimione pedunculata* (L.) Aell. у Центральному Присивашші. В експерименті з видаленням найближчих сусідів встановлено, що з ослабленням інтенсивності конкурентних взаємодій відбувається збільшення кількості й маси квіток у межах однієї особини *H. pedunculata*. Маса однієї чоловічої та однієї жіночої квітки у *H. pedunculata* не залежить від щільності зростання рослин у ценопопуляції.

Ключові слова: конкуренція, *Halimione pedunculata* (L.) Aell., фенологія цвітіння, кількість квіток особини, маса квіток особини.

S. F. Kotov, E. A. Kalynuushkina

Vernadsky Tavrida National University

FEATURES OF THE *HALIMIONE PEDUNCULATA* (L.) AELL. (*CHENOPODIACEAE* VENT.) FLOWERING IN THE POPULATIONS WITH DIFFERENT DENSITY

The influence of a competition intensity on the flowering of one-year halophyte *Halimione pedunculata* (L.) Aell. in Central Prisivash was analysed. The experiment featuring the nearest competitors removing showed that as intensity of competition decreases, amount and mass of flowers increases. Mass of one male and one female *H. pedunculata* flowers doesn't depend on the population density.

Keywords: competition, *Halimione pedunculata* (L.) Aell., flowering phenology, quantity of flowers, mass of flowers.

Современное состояние экосистем степной части Крыма, в том числе и Присивашья, характеризуется кардинальной антропогенной трансформацией: постройка и введение в эксплуатацию Северо-Крымского канала привели к возникновению новых агроценозов, антропогенно нарушенных сообществ с различной степенью пастбищной дигрессии и увеличению площадей вторично засоленных земель. В связи со сложившейся ситуацией актуальными становятся меры по заповедыванию эталонных участков растительности в данном регионе как резерватов природного биоразнообразия (Багрикова, 2000; Котов, 2003), а также разработка комплекса мероприятий по рекультивации вторично засоленных земель с использованием галофитов в качестве фитомелиорантов (Шамсутдинов, 1998).

Изучению растительности Присивашья посвящено большое количество работ, которые в подавляющем большинстве выполнялись в период до 60-х гг. XX ст., до ввода в действие Северо-Крымского канала и начала интенсивного сельскохозяйствен-

ного освоения земель (Котов, 1927; Левина, 1929; Білик, 1963). В последние годы исследования галофитных сообществ Центрального Присивашья осуществлялись в направлении установления особенностей их распространения и структуры, флористического состава (Багрикова, 2003; Дубина, 2007), ритмов сезонного развития солеустойчивых растений (Павлов, 2001). Видовой состав, географический, экологический и биоморфологический анализ флоры Северного Присивашья, спектры жизненных форм видов растений, входящих в ее состав, представлены в работе В. В. Павлова (2003). Кроме того, выполнено значительное количество работ по влиянию абиотических и биотических факторов на многие параметры жизнестойкости галофитных растений в Северо-Западном Крыму, в которых была показана значимая роль биотических взаимодействий (конкуренции и аллелопатии) на процессы роста и развития солеустойчивых растений (Жалдак, 1999, 2001; Котов, 2001, 2003, 2006; Репецкая, 2001; Симагина, 2005). Вместе с тем каузальная связь параметров репродукции галофитов с факторами среды в растительных сообществах Крымского полуострова освещена недостаточно.

Целью данных исследований является анализ влияния интенсивности конкурентных взаимодействий на процесс цветения однолетнего эугалофита *Halimione pedunculata* (L.) Aell. в Центральном Присивашье.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в Центральном Присивашье (Северо-Восточный Крым) в июне–сентябре 2007 г. в сообществах ассоциации *Halimionetum (pedunculatae) salicorniosum*, в 5 км севернее с. Мелководное (Джанкойский район) на берегу одного из отрогов Сиваша. При общем проективном покрытии в 95 % покрытие *H. pedunculata* составляло 60 %, *Salicornia perennans* Willd. – 15 %. К доминантам примешиваются *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze, *Bromus squarrosus* L., *Artemisia santonica* L., *Aeluropus littoralis* (Gouan.) Pall., *Frankenia hirsuta* auct. p.p. и *Tripolium vulgare* Ness., характеризующиеся незначительным проективным покрытием в ценопопуляции (до 1–3 %).

В сообществах растения взаимодействуют друг с другом, конкурируя за ресурсы среды. Конкуренция сводится к взаимодействиям соседних растений: потребление какой-либо ограниченный ресурс, они угнетают друг друга. Поглощение ресурсов среды происходит в пределах определенного пространства – зоны изъятия ресурса (Schwinning, Weiner, 1998) или фитогенного поля (Уранов, 1965). Размеры такой зоны можно установить как статистическим, так и эмпирическим путем. Экспериментально установлено, что степень угнетения коррелирует с расстоянием между ближайшими соседями, т. е. с плотностью произрастания растений в ценопопуляции (Котов, 1996; Василевич, 1997).

Для регуляции интенсивности конкуренции, вплоть до полной ее элиминации, в сообществах ассоциации *Halimionetum (pedunculatae) salicorniosum* в начале вегетационного сезона (первой декаде июня) организовали эксперимент с удалением ближайших растений–соседей. Ранее было показано, что радиус фитогенного поля однолетнего эугалофита *Salicornia perennans* Willd. колеблется в пределах 5–8 см (Котов, 1996). Величина фитогенного поля определяется размерами надземной и подземной части растения (Василевич, 1983), поэтому можно предположить, что растения *H. pedunculata*, имеющие размеры одного порядка с *S. perennans*, создают фитогенное поле, близкое по размерам к фитогенному полю *S. perennans*. На участке случайным способом выбрали и промаркировали отдельные особи *H. pedunculata*, вокруг которых в радиусе 3, 6, 9 и $12 \cdot 10^{-3}$ м удалили с корневой системой все другие растения и прикрыли ими оголившиеся участки почвы. Объем выборки для каждого из вариантов опыта с удалением составил 20 особей. У экспериментальных растений в течение вегетации с периодичностью раз в 2 недели измеряли морфометрические параметры жизнестойкости (высоту надземной части и диаметр стебля над гипокотилем), а в дальнейшем – количественные показатели цветения. В конце вегетационного сезона экспериментальные растения извлекали из почвы для определения степени их ветвления и общей биомассы. Степень ветвления устанавливали путем подсчета количества боковых побегов. Для определения общей биомассы особи извлеченные из почвы растения высу-

шивали в термостате при температуре +70 °С в течение 10 дней до воздушно-сухого состояния. В дальнейшем высушенные растения взвешивали. В этой же ценопопуляции одновременно с началом эксперимента заложили площадку (1 м × 1 м), на ней случайным способом отобрали 30 контрольных растений *H. pedunculata*, у которых в течение вегетации с той же периодичностью измеряли те же параметры жизненного состояния и генеративной сферы, что и для экспериментальных особей.

С наступлением генеративной фазы развития у *H. pedunculata* регистрировали календарный период начала и окончания цветения, а также период массового цветения. За начало цветения приняли срок раскрытия цветков у 1–3 особей ценопопуляции, когда внутри цветков можно было обнаружить пыльники тычинок или рыльца пестиков, процесс пыления в это время отсутствовал. Сроки массового цветения и конца цветения определяли по методике, предложенной В. Н. Голубевым с соавторами (Голубев, 1986, 1988): фаза массового цветения соответствовала времени вступления в функциональную фазу цветков у 40–50 % особей ценопопуляции, конец цветения соответствовал отцветанию 60 % особей ценопопуляции.

Для определения ритма сезонного цветения *H. pedunculata* использовали типологию ритмов сезонного цветения растений, разработанную В. Н. Голубевым (1981).

В период массового цветения на экспериментальном и контрольном участках подсчитывали количество цветков, формируемых одной особью. Впоследствии на этих участках с растений *H. pedunculata* случайным способом собрали по 30 мужских и женских цветков, высушили их в термостате до воздушно-сухого состояния при температуре +70 °С в течение 10 дней и путем взвешивания определили среднюю массу одного мужского и одного женского цветка.

Для количественной характеристики цветения *H. pedunculata* использовали следующие показатели:

- 1) продолжительность цветения (C_f , дни);
- 2) общее количество цветков, формируемых растением (N_f , шт.) – сумма мужских и женских цветков особи:
 - а) количество мужских цветков (N_{fm} , шт.);
 - б) количество женских цветков (N_{ff} , шт.), соответствующее реальной семенной продуктивности (количеству семязачатков, развиваемых особью), так как гинеей исследуемого вида образован двумя сросшимися плодолистиками, в которых формируется один семязачаток;
- 3) количество мутовок (клубочков) мужских цветков на соцветии (N_{im} , шт.);
- 4) масса одного мужского цветка (m_{fm} , кг);
- 5) масса одного женского цветка (m_{ff} , кг);
- 6) общая масса цветков особи (M_f , кг) – сумма масс мужских и женских цветков:
 - а) масса мужских цветков особи (M_{fm} , кг) – произведение количества мужских цветков на массу одного мужского цветка;
 - б) масса женских цветков особи (M_{ff} , кг) – произведение количества женских цветков на массу одного женского цветка.

Полученные количественные данные обрабатывали с помощью стандартных методов математической статистики (Снедекор, 1961; Зайцев, 1984).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

H. pedunculata – однолетний эугалофит, возобновляющийся исключительно семенным путем. Жизненный цикл *H. pedunculata*, как и у всех монокарпических видов, состоит из двух фаз. В течение первого этапа интенсивно поглощаются ресурсы среды и происходит формирование фотосинтетически активных вегетативных органов, в которых накапливаются органические вещества. Во вторую фазу развивается репродуктивная сфера – главный потребитель ассимилятов, синтезируемых особью на первом этапе онтогенеза.

С использованием схемы репродуктивного цикла, предложенной Ю. А. Злобиным (1989), в репродуктивном цикле *H. pedunculata* выделили следующие этапы:

- 1) органогенез цветка (середина – конец июля);
- 2) цветение (конец июля – конец августа);

- 3) опыление и оплодотворение (начало августа);
- 4) формирование семян и плодов (начало сентября – конец октября);
- 5) диссеминация (ноябрь – декабрь);
- 6) покой семян (декабрь – апрель);
- 7) прорастание семян (апрель – май);
- 8) формирование всходов и проростков (май – начало июня).

Согласно приведенной выше схеме 1–4 этапы в репродуктивном цикле *H. pedunculata* объединили в процесс репродукции на базе генеративного размножения, а 5–7 этапы – в процесс возобновления. Органогенез цветка и цветение обусловлены физиологическим состоянием особей. При этом органогенез цветка является пусковым механизмом репродуктивного процесса, который во многом определяет успешность его последующих этапов, обеспечивающих в конечном итоге возможность выживания вида в конкретных условиях среды. Опыление, оплодотворение и формирование семян реализуются отдельными особями вида, но контролируются уже не только состоянием особей, но и их популяционно-ценотическими связями. Возобновление является полностью популяционным и ценотическим процессом как в отношении реализации, так и в отношении контроля (Злобин, 1989).

Интенсивность конкурентных взаимодействий возрастает вплоть до момента начала цветения вида. Этот период соответствует фазе интенсивного роста растений с накоплением ассимилятов в ходе вегетации, что сопровождается усиленным потреблением ресурсов и увеличением конкурентного давления. Конкуренция между растениями *H. pedunculata* тормозит их ростовые процессы и снижает жизненность: показатели высоты растения и воздушно-сухой биомассы особи в условиях эксперимента с удалением конкурентов достоверно ($P < 0,05$) превышают аналогичные параметры у растений в ненарушенных участках ценоза, где происходит конкурентная борьба за ресурсы среды. Снятие конкурентного пресса в большей мере интенсифицирует ростовые процессы в начале вегетации растений. Генеративная фаза онтогенеза *H. pedunculata*, как и других однолетних галофитов, характеризуется оттоком ассимилятов из вегетативной сферы в репродуктивные органы, и в этот период не отмечается резкого усиления конкуренции. Аналогичные результаты, свидетельствующие о согласованности динамики напряженности конкуренции в ценопопуляциях галофитов с фазами их жизненного цикла, были получены нами ранее (Котов, 2000, 2004). Таким образом, влияние конкурентных взаимодействий на репродуктивные показатели *H. pedunculata* реализуется опосредованно, через количество органических веществ, синтезируемых особью в период вегетации, т. е. через величину ее воздушно-сухой биомассы.

Фаза цветения *H. pedunculata* охватывает период с 27.07 по 20.08. По типологии ритмов сезонного цветения В. Н. Голубева (1981) данный вид относится к позднелетнему типу. Массовое цветение вида в вегетационном сезоне 2007 г. зафиксировано с 03.08 по 15.08.

Продолжительность цветения (C_f) *H. pedunculata* в 2007 г. составила менее одного календарного месяца (28 дней), что характерно для краткосрочноцветущих видов. Данный вывод не является однозначным, так как, по литературным данным, в растительных сообществах Крымского полуострова *H. pedunculata* цветет и плодоносит в период с июня по сентябрь (Ильин, 1936; Рубцов, 1972). В связи с неблагоприятными метеорологическими условиями 2007 г. (высокая температура воздуха, почвенная и атмосферная засуха в поздневесенне-летний период), отрицательное влияние которых на вегетацию растений значительно усилилось постоянными ветрами, период цветения *H. pedunculata* в Центральном Присивашье был сокращен. Исушение засоленных почв сопровождается их уплотнением и образованием трещин. При этом поверхность испарения, а следовательно, и дефицит влаги увеличиваются, что приводит к свертыванию жизненных функций растений и их переходу к состоянию летнего полупокоя. Аналогичные наблюдения были сделаны А. И. Репецкой (2001) в ценопопуляциях *S. perennans* в Северо-Западном Крыму. В. Н. Голубев (1988) отмечает, что процесс цветения галофитов подчинен сезонному ходу макроклиматических факторов с некоторыми вариациями в зависимости от метеорологиче-

ских условий данного региона. Ритмика цветения галофитов несет черты влияния эдафотопы, специфика которого обусловлена присутствием солей, и основным экологическим фактором, лимитирующим цветение солеустойчивых растений, является летняя засуха. Таким образом, сезонные ритмы цветения отражают особенности реагирования растений на режим соотношения экологических факторов, определяемых условиями конкретного экотопы. Поэтому данные ритмы не являются строго фиксированными для вида и могут меняться в определенном диапазоне, что обеспечивает лабильность функционирования репродуктивных структур.

Сроки начала и окончания цветения *H. pedunculata*, а также продолжительность цветения не зависят от плотности произрастания растений в ценопопуляции: и экспериментальные и контрольные особи цвели в один и тот же период без видимых отклонений.

H. pedunculata – однодомное растение, раздельнополые цветки которого собраны в малоцветковые, рыхлые, мутовчато-колосовидные соцветия, расположенные в пазухе вегетативных листьев (Ильин, 1936; Вульф, 1947). Соцветия у данного вида неспециализированные, так как объединяют в себе и тычиночные и пестичные цветки. Мужские цветки сидячие, собраны по 1–6 в шаровидные клубочки (мутовки). Размеры клубочков мужских цветков зависят от количества цветков в их составе: средний диаметр 1-цветковой мутовки почти в 4 раза превышает такой же показатель 6-цветковой (табл. 1).

Таблица 1

Морфометрические параметры клубочков мужских цветков *H. pedunculata*

Диаметр клубочков мужских цветков с различным количеством цветков, $1 \cdot 10^{-3}$ м					
$(\bar{x} \pm S\bar{x})$					
1-fl	2-fl	3-fl	4-fl	5-fl	6-fl
0,49±0,02	0,70±0,02	1,07±0,02	1,29±0,02	1,50±0,02	1,99±0,04

Примечание. 1-fl, 2-fl, 3-fl, 4-fl, 5-fl и 6-fl – 1-, 2-, 3-, 4-, 5-, 6-цветковые клубочки соответственно.

В пределах особи малоцветковые клубочки (с 1–2 мужскими цветками), как правило, располагаются у основания оси соцветия. В средней части оси соцветия в основном размещаются 3–4-цветковые мутовки, а верхней – 5–6-цветковые. Если предположить, что малоцветковые клубочки мужских цветков являются результатом недоразвития в нормальные мутовки (4–6-цветковые) вследствие недостатка пластических веществ, то можно утверждать об их базипитальной закладке (от апекса оси соцветия к ее основанию).

Количество клубочков с различным числом мужских цветков является плотностнозависимым генеративным параметром: с уменьшением давления внутривидовой конкуренции возрастает количество 4-, 5-, 6-цветковых мутовок в пределах особи, а 1-, 2-, 3-цветковые клубочки уменьшаются в своем числе (табл. 2).

Таблица 2

Количество клубочков с различным числом мужских цветков у *H. pedunculata* в эксперименте с удалением соседних растений и в контроле

Варианты опыта	Количество клубочков мужских цветков с различным числом цветков, шт.					
	$(\bar{x} \pm S\bar{x})$					
	1-fl	2-fl	3-fl	4-fl	5-fl	6-fl
R=3 · 10 ⁻³ м	7,2±0,4	1,9±0,1	5,6±0,2	12,3±0,4	13,1±0,4	0,3±0,5
R=6 · 10 ⁻³ м	5,9±0,4	1,6±0,2	5,2±0,9	13,2±0,7	13,6±0,6	0,9±0,2
R=9 · 10 ⁻³ м	5,2±0,4	1,4±0,2	4,9±0,5	14,3±0,7	15,6±0,8	1,3±0,2
R=12 · 10 ⁻³ м	4,0±0	1,0±0	4,0±0	18,5±0,7	20,3±0,6	1,5±0,3
Контроль	10,6±0,4	3,4±0,3	5,7±0,1	7,2±0,4	7,0±0,5	0,1±0,1

Женские цветки *H. pedunculata* в количестве 1-3 располагаются у основания клубочков мужских цветков, чередуясь с ними. Если пестичные цветки присутствуют в количестве 2, то они располагаются на оси соцветия супротивно, а если их 3 – то

мутовчато. Размещение тычиночных и пестичных цветков в соцветии пространственно зафиксировано: женские цветки закладываются и развиваются у основания мужских клубочков, образуя с ними своеобразный опылительный комплекс. Такие особенности пространственного размещения тычиночных и пестичных цветков в сочетании с рыхлым расположением их комплексов на оси соцветия у *H. pedunculata* обусловлены анемофильным способом опыления. Пестичные цветки голые. Гинецей, образованный двумя плодолистиками с одним базальным семязачатком, заключен в полностью сросшиеся прицветнички, приобретающие к моменту отцветания клиновидно-сердцевидную форму, напоминающую плоды пастушьей сумки (*Capsella bursa – pastoris* (L.) Medic.). Прицветнички сначала сидячие, но к началу опыления развивают длинную ножку, позволяющую увеличить вероятность анемофилии.

По классификации цветков в зависимости от функционального состояния в момент опыления (Фегри, 1982) цветки *H. pedunculata* отнесли I группе, включающей открытые цветки, и к I¹ подгруппе, объединяющей невзрачные цветки, без визуальной аттракции.

Соцветия и цветки *H. pedunculata* несут в себе ряд адаптивных признаков, способствующих успешной реализации анемофилии в условиях открытых степных пространств Центрального Приднестрия:

- 1) объединение тычиночных и пестичных цветков в соцветия с дополнительной ассоциацией мужских цветков в клубочки;
- 2) пространственная сближенность женских и мужских цветков;
- 3) рыхлое размещение комплекса клубочков мужских цветков с пестичными цветками на оси соцветия;
- 4) большое количество мелких невзрачных (мужских) и голых (женских) цветков, открытых во время опыления;
- 5) образование большого количества мелких пыльцевых зерен.

В эксперименте с удалением ближайших соседей установлено, что количество мужских цветков (N_{fm}), количество женских цветков (N_{ff}), общее количество цветков особи (N_f), а также масса мужских цветков (M_{fm}), масса женских цветков (M_{ff}) и общая масса цветков (M_f) превышают аналогичные показатели у особей *H. pedunculata* на контрольном участке. Это связано с тем, что растения в отсутствие конкуренции накапливают значительное количество органических веществ, которые впоследствии идут на формирование генеративных структур. Как видно из табл. 3, среднее количество цветков (N_f) у особей в эксперименте с удалением соседей-конкурентов в радиусе $12 \cdot 10^{-3}$ м ($300,5 \pm 9,9$) достоверно ($P < 0,05$) превышает (почти в 2 раза) такой же показатель в контрольной ценопопуляции ($146,1 \pm 5,1$) и достоверно ($P < 0,05$) превышает (в 1,4 раза) такой же показатель при удалении конкурентов вокруг экспериментальных особей в радиусе $3 \cdot 10^{-3}$ м ($215,2 \pm 4,9$).

Масса одного мужского и одного женского цветка *H. pedunculata* одинакова как у экспериментальных особей, так и у растений на контрольном участке. Данный показатель является генетически детерминированным генеративным параметром, не зависящим от плотности ценопопуляции. Следовательно, масса мужских и женских цветков зависит от их количества на растении. Так как для растений, изолированных от влияния соседей-конкурентов характерны, более высокие показатели N_f , по сравнению с экспериментальными особями, то соответственно в таком же направлении происходит изменение показателя M_f в условиях различной плотности ценопопуляции (табл. 3).

Масса цветков одного растения *H. pedunculata* прямо пропорциональна их количеству и отражает долю органических веществ от общей биомассы особи, вкладываемых в реализацию процесса цветения.

Масса и количество женских и мужских цветков, а также общая масса цветков и общее их количество у экспериментальных растений *H. pedunculata* характеризуется невысокой вариабельностью, что свидетельствует о стабильности этих показателей (табл. 4).

Таблица 3

Количественные показатели цветения *H. pedunculata* в эксперименте с удалением ближайших соседей и в контроле

Варианты опыта	Количественные показатели цветения, ($\bar{x} \pm S \bar{x}$)							
	N_{fm} , шт	m_{fm} , $1 \cdot 10^{-6}$ кг	M_{fm} , $1 \cdot 10^{-6}$ кг	N_{ff} , шт.	m_{ff} , $1 \cdot 10^{-6}$ кг	M_{ff} , $1 \cdot 10^{-6}$ кг	M_{f} , $1 \cdot 10^{-6}$ кг	N_{f} , шт.
1	2	3	4	5	6	7	8	9
R=3 · 10 ⁻³ м	147,3± 3,5	0,35	51,57± 1,22	68,7± 1,5	0,12	8,24± 0,18	60,93± 1,34	215,2± 4,9
R=6 · 10 ⁻³ м	151,3± 4,9		52,97± 2,01	70,7± 0,8		8,48± 0,09	61,45± 2,10	221,2± 6,7
1	2	3	4	5	6	7	8	9
R=9 · 10 ⁻³ м	164,9± 6,5	0,35	57,70± 2,28	74,4± 4,1	0,12	9,07± 1,14	66,77± 2,67	238,0± 10,4
R=12 · 10 ⁻³ м	199,8± 7,3		69,91± 2,54	100,8± 4,4		12,18± 0,49	82,09± 2,77	300,5± 9,9
Контроль	98,6± 3,6	0,35	34,52± 1,22	47,4± 1,6	0,12	5,66± 0,19	38,67± 1,44	146,1± 5,1

Таблица 4

Варьирование массы и количества цветков у экспериментальных и контрольных особей *H. pedunculata*

Варианты опыта	Коэффициенты вариации количественных показателей цветения, ($\bar{V} \pm S \bar{V}$)					
	N_{fm} , шт.	M_{fm} , $1 \cdot 10^{-6}$ кг	N_{ff} , шт.	M_{ff} , $1 \cdot 10^{-6}$ кг	M_{f} , $1 \cdot 10^{-6}$ кг	N_{f} , шт.
R=3 · 10 ⁻³ м	8,19± 1,67	8,18±1,67	7,54±1,54	7,40±1,51	7,63±1,56	7,93±1,62
R=6 · 10 ⁻³ м	0,66±0,16	11,38±2,69	3,17±0,78	3,18±0,75	10,25± 2,42	9,05±2,14
R=9 · 10 ⁻³ м	10,46±2,80	10,47±2,80	14,62±3,91	12,57± 3,36	10,59± 2,83	11,55± 3,09
R=12 · 10 ⁻³ м	7,25±2,56	7,25±2,56	8,64±3,05	7,96±2,81	6,74±2,38	6,55±2,32
Контроль	19,87±2,56	19,87±2,56	18,39±2,37	18,55± 2,39	20,35± 2,63	19,25± 2,48

ВЫВОДЫ

1. В условиях Центрального Присивашья *H. pedunculata* характеризуется летним циклом цветения с коротким периодом пребывания в данной фазе; при этом календарные сроки начала и окончания цветения, а также его продолжительность не зависят от интенсивности конкурентных взаимодействий, но могут варьировать в зависимости от метеорологических условий региона.

2. Масса одного мужского и одного женского цветков у *H. pedunculata* является генетически детерминированной, стабильной репродуктивными показателями, не зависящими от плотности произрастания растений в ценопопуляции.

3. Элиминация конкурентных взаимодействий в эксперименте с удалением ближайших соседей приводит к увеличению количества и массы цветков, развиваемых одной особью *H. pedunculata*.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Багрикова Н. А. Распространение и структура сообществ однолетних суккулентных галофитов в Центральной и Восточной части Крымского Присивашья / Н. А. Багрикова, С. Ф. Котов // Уч. зап. Тавр. нац. ун-та. Сер. Биология. – 2003. – Т. 16 (55), № 2. – С. 3-13.

Багрикова Н. А. Современное состояние растительного покрова Крымского Присивашья и перспективы охраны // Современное состояние Сиваша. Сб. науч. ст. – К.: Wetlands international. – АЕМЕ, 2000. – С. 27-37.

Білик І. Г. Рослинність засолених ґрунтів України. – К.: Вид-во АН УРСР, 1963. – 297 с.

- Василевич В. И.** Количественный анализ фитогеенного поля ценопопуляций некоторых древесных видов / В. И. Василевич, С. Ф. Котов // Тр. ГНБС. – 1997. – Т. 117. – С. 81-92.
- Василевич В. И.** Очерки теоретической фитоценологии. – Л.: Наука, 1983. – 247 с.
- Вульф Е. В.** Флора Крыма. – М.; Л.: Сельхозгиз, 1947. – Т. 2, вып. 1. – 330 с.
- Голубев В. Н.** Методические рекомендации по изучению антэкологических особенностей цветковых растений. Функционально-экологические принципы организации репродуктивной структуры / В. Н. Голубев, Ю. С. Волокитин. – Ялта: ГНБС, 1986. – 37 с.
- Голубев В. Н.** Методические рекомендации по составлению региональных биологических флор. – Ялта: ГНБС, 1981. – 28 с.
- Голубев В. Н.** Ритмика цветения растительных сообществ Керченского полуострова Крыма / В. Н. Голубев, Т. В. Сова // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биологический. – 1988. – Т. 93, вып. 3. – С. 77-87.
- Дубина Д. В.** Галофитна рослинність / Д. В. Дубина, Т. П. Дзюба, З. Нойголозова та ін. – К.: Фітосоціоцентр, 2007. – 313 с.
- Жалдак С. Н.** Анализ влияния конкурентных взаимодействий на продукционную деятельность растений в моноценозах *Salicornia europaea* L. / С. Н. Жалдак, С. Ф. Котов // Укр. фітоцен. зб. – 1999. – Сер. С, вип. 1(15). – С. 63-67.
- Жалдак С. Н.** Влияние конкуренции на рост однолетних галофитов / С. Н. Жалдак, С. Ф. Котов, О. В. Степанова // Уч. зап. Тавр. нац. ун-та. Сер. Биология. – 2001. – Т. 14 (53), № 1. – С. 70-74.
- Зайцев Г. Н.** Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
- Злобин Ю. А.** Репродукция у цветковых растений: уровень особей и уровень популяций // Биол. науки. – 1989. – № 7. – С. 77-89.
- Ильин М. М.** Семейство Маревых – *Chenopodiaceae* // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. – 1936. – Т. 6. – 956 с.
- Котов М. И.** Ботанико-географические исследования в причерноморских степях // Наук. зап. по біології Наркомосвіти. – Х., 1927. – С. 19-52.
- Котов С. Ф.** Анализ межвидовых взаимодействий в сообществах ассоциации *Halimionetum (pedunculatae) salicorniosum* // Уч. зап. Тавр. нац. ун-та. Сер. Биология, химия. – 2004. – Т. 17 (56), № 1. – С. 137-142.
- Котов С. Ф.** Влияние влажности, засоления, конкуренции и аллелопатических взаимодействий между растениями на жизненность и рост сведы в галофитных сообществах Крыма / С. Ф. Котов, С. Н. Жалдак, Н. О. Симагина // Уч. зап. Тавр. нац. ун-та. Сер. Биология, химия. – 2006. – Т. 19 (58), № 1. – С. 57-67.
- Котов С. Ф.** Влияние стрессовых значений влажности почвы на *Salicornia perennans* Willd. / С. Ф. Котов, А. И. Репецкая // Ботанические исследования в Азиатской России. Материалы XI съезда РБО (Новосибирск – Барнаул, 18–22 августа), 2003. – Т. 2. – С. 234-235.
- Котов С. Ф.** Количественный подход к оценке конкурентных взаимодействий на уровне сообщества. I. Моноценозы однолетников // Екологія та ноосферологія. – 1996. – Т. 2, № 3-4. – С. 134-139.
- Котов С. Ф.** Конкуренция между ценопопуляциями некоторых галофитов вдоль градиента повышения рельефа // Питання біоіндикації та екології. – 2000. – Вип. 5, № 1. – С. 52-56.
- Котов С. Ф.** Механизмы конкуренции в сообществах однолетних суккулентных галофитов // Укр. ботан. журн. – 2001. – Т. 58, № 4. – С. 465-470.
- Котов С. Ф.** Растительный покров Калиновского регионального ландшафтного парка: современное состояние и перспективы сохранения ценогенофонда / С. Ф. Котов, Л. П. Вахрушева // Бюл. ГНБС. – 2003. – Вып. 88. – С. 34-38.
- Котов С. Ф.** Функциональная структура некоторых сообществ класса *Thero-Salicornieta* R. Tx. et Oberd. 1958 в Крыму // Укр. фітоцен. зб. – 1998. – Сер. С, вип. 1(10). – С. 76-83.
- Левина Ф.** Матеріали до вивчення рослинності надсивашської смуги України (нарис геоботанічних умов ділянки № 100 и № 64). // Матеріали досліджень земель Мелітопільщини на Мелітопільщині. – Х., 1929. – С. 133-219.
- Павлов В. В.** Ритм річного розвитку рослин галофільних луків Північного Присивашся // Уч. зап. Тавр. нац. ун-та. Сер. Биология. – 2001. – Т. 14 (53), № 1. – С. 155-157.
- Павлов В. В.** Флора Північного Присивашся: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Херсон, 2003. – 20 с.
- Репецкая А. И.** Анализ популяций *Salicornia europaea* L. на градиенте эколого-ценотических факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Ялта, 2001. – 20 с.
- Рубцов Н. И.** Определитель высших растений Крыма. – Л.: Наука, 1972. – 549 с.
- Симагина Н. О.** Взаимодействия между растениями в сообществах галофитной растительности Крыма: аллелопатический аспект: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Ялта, 2005. – 20 с.

- Снедекор Дж. У.** Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии: Пер. с англ. – М.: Сельхозиздат, 1961. – 503 с.
- Уранов А. А.** Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. – М.: Наука, 1965. – Т. 1 – С. 251-254.
- Фегри П.** Основы экологии опыления / П. Фегри, Л. Пейл, Д. Вандер. – М.: Мир, 1982. – 377 с.
- Шамсутдинов Н. З.** Мировые растительные ресурсы галофитов и проблемы их многоцелевого использования в сельском хозяйстве / Н. З. Шамсутдинов, З. Ш. Шамсутдинов // Сельскохозяйственная биология. – 1998. – № 1. – С. 3-17.
- Schwinning S., Weiner J.** Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants // Oecologia. – 1998. – 113. – P. 447-455.

Надійшла до редколегії 05.03.08