

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАСТЕНИЙ

В. С. Ипатов

Санкт-Петербургский государственный университет

Взаимоотношения растений – широкое понятие, это любые соотношения видов друг с другом: соотношение их экологических амплитуд, связи, возникающие в результате воздействия на них внешних факторов, пространственное расположение видов относительно друг друга и т. п. Взаимодействия возникают в результате какого-либо влияния растений и они могут быть односторонними и двусторонними.

Полезным инструментом при анализе взаимодействий является их классификация. Используемые в экологии классификации взаимодействий между видами (например, Ю. Одум, 1975) не могут удовлетворить фитоценолога, поскольку не отражают разнообразия взаимодействия растений. Наиболее известны фитоценологические классификации В. Н. Сукачева (1956) и М. В. Маркова (1965). Они соответствуют объективной реальности, но неполно раскрывают ее многообразие.

Взаимодействия даже одной пары особей, коллективов могут рассматриваться в разных аспектах. Учитывая эти обстоятельства, нами (Ипатов, Кирикова, 1997) разработана следующая двухуровневая классификация взаимодействий между растениями

I. По субъектам

1. Индивидуальные.
2. Коллективные.

II. По способам воздействия

1. Механические.
2. Физические.
3. Экологические.
4. Ценологические.
5. Химические (аллелопатия).
6. Информационно- биологические.

III. По участию среды

1. Непосредственные.
2. Топические (опосредованные).

IV. По роли среды в питании растений

1. Трофические.
2. Ситуационные.

V. По последствиям для растений

1. Конкуренция и взаимоограничение.

2. Приспособительные (адаптационные).
3. Изживание — ограничение, изживание — элиминация.
4. Недопущение.
5. Самоограничение.
6. Самоблагоприятствование.

Согласно предложенной классификации конкретное взаимодействие между субъектами может квалифицироваться одновременно по-разному. Например, конкуренция (определение приведено далее), выделенная по последствиям для растений, относится по роли среды к трофическим отношениям, по участию среды – к топическим, по способам воздействия – к ценотическим, по субъектам – к индивидуальным. Изживание по роли среды может быть трофическим или ситуационным или одновременно и тем, и другим и т. д.

Индивидуальные взаимодействия осуществляются между особями растений.

Коллективные взаимодействия. К ним относятся взаимодействия коллективов между собой, а также коллективов с отдельными особями.

Механические взаимодействия связаны с изменением положения тела в пространстве и возникают при соприкосновении и давлении частей тела растений друг на друга.

Физические взаимодействия. Живые растения генерируют слабые электромагнитные колебания; влияют ли эти поля на жизнедеятельность растений-соседей неизвестно. Установлено электрическое взаимодействие и при контакте подземных частей разных растений (Шабана, Маслоброд, 1991). По-видимому, электрические явления в зоне сосущих корней могут играть существенную роль в распределении почвенных растворов между соседними растениями. Между сосущими корешками растений возникает разность электрических потенциалов, которая не может не влиять на интенсивность поглощения ионов, содержащихся в почвенном растворе. Исследование этих процессов может дать частичный ответ на вопрос о тонких механизмах конкуренции.

Экологические взаимодействия. Наибольшую роль в растительном покрове играют **экологические** воздействия растений друг на друга путем трансформации отдельных экологических факторов и среды в целом. Экологические воздействия не имеют специфического характера, не отличаются от воздействия на растения неживых объектов.

Ценотические взаимодействия. Это специфические отношения, свойственные только живым растениям и имеющие активный характер. Например, потребление контактирующими растениями питательных веществ одновременно из одного источника при их дефиците приводит к

определенному распределению питательных веществ между растениями. Ценоотическими являются информационные взаимодействия — передача сигналов о состоянии растений и неэквивалентная (по энергетическим затратам) по сравнению с сигналами реакция на них. Однако об этом практически ничего неизвестно.

Химические взаимодействия (аллелопатия). Выражаются в ингибировании или стимулировании жизненных процессов веществами, выделяемыми растениями прижизненно или высвобождающимися из мертвых тканей растений и не являющимися продуктами питания растений.

Информационно-биологические взаимодействия – передача генетической информации.

Непосредственные взаимодействия. Под этим подразумеваются прямые контакты между растениями, когда элементы среды не служат промежуточным звеном. Непосредственными являются все механические взаимодействия. К ним также относятся срастания корней.

Топические взаимодействия. При этом типе отношений средством взаимодействия служат трансформирование или создание растениями элементов среды (свет, тепло, питательные вещества, детрит, ингибиторы и т. п.).

Трофические взаимодействия. Воздействие при этом типе отношений заключается в изменении растениями количества, состава, состояния вещества и энергии, представляющих собой продукты потребления.

Ситуационные взаимодействия. К ним относятся воздействия на жизнедеятельность растений путем изменения и формирования элементов среды, не являющихся продуктами потребления. Ими могут быть температурный режим, влажность воздуха, кислотность почвы в той мере, насколько она определяется растениями, колины и т. п.

Рассмотрим взаимоотношения, выделяемые **по их последствиям** для растений. При совместном произрастании растений всегда обнаруживается взаимное или одностороннее влияние растений друг на друга, выражающееся в изменении ростовых процессов, а также нередко онтогенеза. Для фитоценолога наибольший интерес представляют такие признаки, как масса, размеры, плотность (проективное покрытие, число особей на единицу поверхности), встречаемость, темпы онтогенеза (например, задержка развития); по ним оценивается состояние сообщества. Результатом воздействия могут быть увеличение или уменьшение этих признаков с изменением интенсивности воздействия. В ряде случаев (например, при конкуренции и взаимоограничении) взаимодействие может быть выявлено только при рассмотрении этого процесса во времени.

Конкуренция и взаимоограничение. Имеются столь разные толкования конкуренции, что возникает трудность в понимании исследователями друг друга. Анализ различных трактовок этого термина привели G. C. Birch (1957) и А. Мильн (1964). Очень часто к конкуренции относят любые неблагоприятные влияния растений друг на друга. Столь широкая трактовка понятия делает его неэффективным при анализе взаимоотношений. О. Харпер (1964), учитывая эти обстоятельства, предложил термин «интерференция» для обозначения неблагоприятных влияний, которые возникают при взаимодействии растений, считая, что конкуренцию следует ограничить более узким кругом явлений. По Ч. Дарвину, объектами конкуренции являются пища и пространство. Но в его определении содержится неопределенность: не дано ответа на вопрос, как перераспределяются объекты конкуренции. F. Clements и V. Shelford (1939) включили в определение конкуренции указание на характер распределения ресурсов среды, понимая конкуренцию как попытку получить большую, чем при пропорциональном распределении, долю чего-либо имеющегося в ограниченном количестве: пищи, пространства, строительных материалов. К сожалению, такое представление о конкуренции не нашло последователей, и правомерность его не проверялась.

Мы используем термин «конкуренция» для обозначения только таких взаимодействий, при которых вещество и энергия, находящиеся в ограниченном количестве, распределяются между взаимодействующими субъектами непропорционально их потребностям. Иными словами, растения, имеющие большие потребности, при конкуренции получают больше той доли вещества и энергии, которой они были бы обеспечены при пропорциональном их потребностям распределении. Конкуренция возникает при потреблении из одного и того же источника и непоследовательно во времени, а одновременно (Ипатов, 1970; Ипатов, Кирикова, 1997). Теоретически необходимо допустить возможность и пропорционального потребностям распределения ресурсов среды – взаимоограничения.

Растения, имеющие большие размеры к моменту вступления в конкурентные отношения, имеют, как правило, и большие потребности. По мере увеличения размеров доля потребления у одних увеличивается, а у других – уменьшается, что приводит к дифференциации растений на господствующие и угнетенные (при равенстве потребностей – индетерминантные). Если процесс конкуренции продолжается достаточно долго, он приводит к элиминации угнетенных организмов. В лесоведении такое явление исследуется под названием «самоизреживание». Е. Н. Синская (1948) считала признаком конкуренции элимина-

цию части растений. Однако сводить конкуренцию только к элиминации было бы неверно, поскольку элиминацию растений могут вызывать и иные типы взаимоотношений. Кроме того, для элиминации требуется довольно большой срок, поэтому у короткоживущих растений до элиминации процесс конкуренции не доходит.

Для иллюстрации возможных последствий того или иного типа распределения ресурсов среды воспользуемся предельно упрощенной численной моделью, используя величины: радиус ствола – r , прирост по радиусу – Δr . Допустим, что потребности дерева соответствуют его размерам, а реальное потребление ресурсов – приросту по размерам. Примем в качестве характеристики размеров r , а прироста – Δr . Ресурсы среды обозначим как C , при этом выражать их будем в тех же единицах, что и r , Δr . Договоримся, что три взаимодействующих дерева имеют доступ одновременно ко всем ресурсам, которые постоянны и деревьями используются полностью. В действительности площади питания деревьев перекрываются только частично и ресурсы среды, как уже говорилось, непостоянны. Принципиально наше допущение не изменит результат взаимодействия, а только сделает его более четким. Во взаимодействие вступают деревья по преимуществу разных размеров, а значит, и с разными потребностями.

Для простоты рассмотрим распределение ресурсов среды между тремя деревьями.

В случае *взаимоограничения* — пропорционального распределения ресурсов среды – прирост трех деревьев будет на каждом этапе развития определяться соотношением:

$$\Delta r_1 + \Delta r_2 + \Delta r_3 = \frac{Cr_1}{r_1 + r_2 + r_3} + \frac{Cr_2}{r_1 + r_2 + r_3} + \frac{Cr_3}{r_1 + r_2 + r_3} .$$

Прирост каждого из них:

$$\Delta r_i = \frac{Cr_i}{\sum_{j=1}^3 r_j} .$$

Каждый год радиус (потребности) увеличивается на Δr . Нетрудно убедиться, что прирост у деревьев хотя и разный, но остается постоянным, а гипотетические кривые хода выражаются прямыми (рис. 1А) и отличаются от реальных (рис. 2).

При пропорциональном распределении угнетенные деревья (у которых в результате взаимодействия прирост уменьшается) не появляются и не могут появиться в принципе.

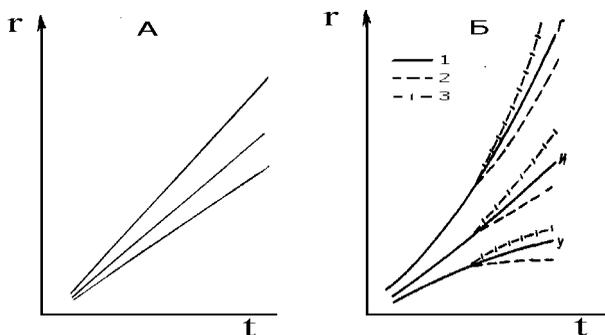


Рис. 1. Модели хода роста деревьев

А – при пропорциональном распределении ресурсов, Б – при непропорциональном распределении ресурсов; t – возраст, r – радиус, Г – господствующее дерево, И – индетерминантное дерево, У – угнетенное дерево; 1–3 – ресурсы среды не меняются (1), уменьшаются (2), увеличиваются (3)

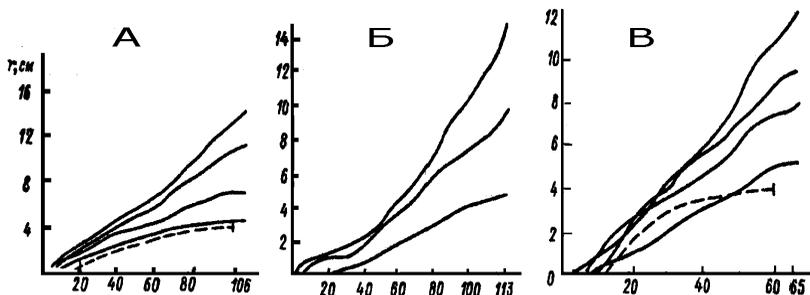


Рис. 2. Кривые хода роста деревьев по радиусу

А – ельник чернично-бруснично-зеленомошный; Б – ельник кислично-зеленомошный; В – сосняк бруснично-зеленомошный; штриховая линия – ход роста побегового дерева.

Рассмотрим теперь непропорциональное потребностям распределение вещества и энергии как механизм конкурентных отношений. Непропорциональность распределения осуществим введением степени k у радиуса (эквивалент потребностей) – r^k . Естественно, что k должно быть более 1 ($k > 1$). В этом случае прирост (эквивалент потребления) выразится при взаимодействии трех деревьев:

$$\Delta r_i = \frac{C r_i^k}{\sum_{j=1}^3 r_j^k}$$

Приведем численный пример расчета Δg и g для гипотетического случая, когда взаимодействуют три дерева, черпающих ресурсы среды из одного источника. Примем, что к началу взаимодействия деревья имеют исходные значения g : $g_{1исх} = 2,0$, $g_{2исх} = 2,5$, $g_{3исх} = 3,5$. Показатель степени для простоты принят равным 2 ($k = 2$). Ресурсы среды $C = 6,5$, т. е. они находятся в дефиците и меньше суммарной потребности: $C < \sum_{j=1}^3 r_{jисх}$. У двух деревьев прирост уменьшается, это – *угнетенные* деревья. У одного (с наибольшими потребностями) прирост увеличивается и постепенно приближается к постоянному. Это *господствующее* дерево. Здесь не учтена возможная ситуация, когда потребности у взаимодействующих деревьев одинаковы. В таком случае прирост у них будет одинаковым, тенденция хода роста неопределенна. Такие деревья назовем *индетерминантными*. Со временем различие в потребностях у них обязательно появится, и ход роста будет формироваться по типу либо угнетенных, либо господствующих.

В реальной обстановке, как говорилось, ресурсы среды не остаются постоянными. Во-первых, идет освоение пространства на первых этапах развития деревьев, во-вторых, изменяются климатические условия. Однако дифференциация деревьев, быстрее или медленнее, все равно происходит. В принципе модель хода роста деревьев при непропорциональном потребностям распределении среды (рис. 1Б) не отличается от реально существующей (рис. 2). Отмечу, что эта модель применима до возраста биологического старения, при старении прирост у всех деревьев снижается. Впрочем, к этому времени в древостое останутся только господствующие деревья.

Жизнедеятельность любого дерева можно выразить как соотношение трех величин: потребностей (максимальное количество вещества и энергии, которые может поглотить данное растение), минимального уровня потребления, необходимого для поддержания жизни, ниже которого следует гибель, и реального уровня потребления. По мере увеличения размеров растения потребности возрастают (до начала старения). Минимальный уровень потребления также увеличивается. Реальный уровень потребления при пропорциональном распределении (взаимоограничении) снижается одинаково по отношению к потребностям всех растений. При снижении реального уровня до минимального вероятность гибели и крупных, и мелких деревьев одна и та же и носит случайный характер, а при резком снижении ресурсов среды (например, из-за погодных условий) должна наблюдаться массовая гибель деревьев независимо от размеров. В реальном процессе самоизреживания преимущественно гибнут отставшие в росте. Отмечается гибель отдельных крупных деревьев, но она но-

сит случайный характер и не является результатом взаимодействия. Таким образом, характер элиминации деревьев при взаимоограничении не имеет ничего общего с реальным процессом самоизреживания. Очевидно, взаимоограничение неприменимо для объяснения процессов, происходящих в древостое.

При непропорциональном распределении ресурсов среды уровень потребления снижается до минимального (смертельного) только у угнетенных деревьев, что приводит к их элиминации.

Модель непропорционального распределения ресурсов позволяет объяснить процесс самоизреживания древостоя. Господствующие деревья оказываются в меньшей мере зависимыми от ценотической обстановки. И прирост, и ход роста таких деревьев зависит главным образом от условий абиотической среды, что позволяет использовать в качестве индикаторов среды именно эти показатели, а не средние значения, полученные для всей совокупности деревьев. Конкуренция приводит не только к уменьшению числа деревьев на единицу площади, но и к изменению соотношения ценотических классов деревьев: доля угнетенных и индетерминантных уменьшается, а господствующих увеличивается. Со временем у индетерминантных деревьев определяется тенденция хода роста, и они переходят либо в класс угнетенных, либо господствующих. Угнетенные элиминируются; небольшая часть господствующих переходит в класс угнетенных и также элиминируется. Конкуренция постепенно затухает и, по-видимому, в спелом и перестойном древостое практически не проявляется. В спелом лесу преобладают господствующие деревья. Наличие разных ценотических классов может быть обнаружено при анализе распределения деревьев по признаку, отражающему их ценотическое положение. Еще более полувека назад Н. Кищенко (1926) и Н.В.Третьяков (1927) указывали, что на характере распределения деревьев по толщине отражаются ценотические (социальные) отношения, но, к сожалению, анализа этого явления они не проводили. Позже мной обнаружено (Ипатов, 1968, 1969, 1970), что кривые распределения деревьев по толщине (окружности) имеют деформации, разделяющие кривые на участки, каждому из которых соответствует свое распределение, принадлежащее одному из ценотических классов деревьев (рис. 3). Дифференциация особей на три группы в посевах культурных растений отмечена Л. И. Любименко и др. (1925).

Приведенная модель предельно упрощена и не может быть использована для описания конкуренции между множеством деревьев в древостое. Для этой цели А. Б. Ястребов (1988, 1989) применил балансовые уравнения роста. Им показано, что наилучшее описание хода роста дерева в дре-

востое, то есть при взаимодействии, достигается, если принять непропорциональное потребностям распределение ресурсов среды. Траты дерева на поддержание жизнедеятельности оказались пропорциональными квадрату площади сечения ствола.

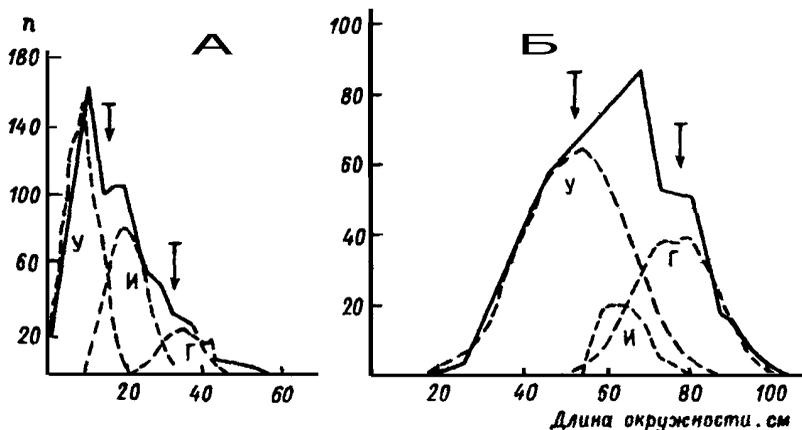


Рис. 3. Распределение деревьев по толщине (окружности)

А – сосна, сосняк лишайниково-зеленомошный, возраст 35 лет; Б – сосна, сосняк чернично-зеленомошный, возраст 100 лет; Сплошная линия – все деревья; штриховая: У – угнетенные, И – индетерминантные, Г – господствующие, n – число деревьев

Итак, конкуренцию можно определить как процесс непропорционального потребностям распределения ресурсов среды между растениями, приводящий к дифференциации растений на разные ценоотические группы и к элиминации угнетенных. Конкуренция между растениями может возникнуть только при определенных условиях: 1) качественном сходстве потребностей; 2) одновременном потреблении ресурсов из одного источника; 3) дефиците ресурсов среды. Понятно, что, если ресурсы имеются в избытке, то потребности всех растений полностью удовлетворяются, поэтому о взаимодействии путем распределения ресурсов среды говорить не приходится. Одновременное потребление из одного источника может происходить, когда ассимилирующие органы (активные корни, кроны) находятся в одном слое и контактируют друг с другом. Это наблюдается при перекрывании, хотя бы частично, площадей питания. Если корневые системы и фотосинтезирующий аппарат находятся в разных слоях, то потребление ресурсов происходит не одновременно, а последовательно. Одни из партнеров по взаимодействию по-

требляют независимо, а другим приходится довольствоваться остатками. Это уже иной тип взаимодействия.

Приспособительные (адаптивные) взаимодействия (их также можно назвать толерантными отношениями). Они выражаются в том, что трансформируемая одними растениями (воздействующими) среда оказывается в пределах толерантности для растений-акцепторов. В полной мере проявляются эти взаимодействия, только если воздействующий вид является мощным эдификатором и к тому же представлен в данном исследовании во всем диапазоне своего развития. Полный цикл приспособительной реакции акцептора можно представить в виде кривой (рис. 4). Восходящая ветвь отражает благоприятствование, вершина – состояние комфорта. Нисходящая ветвь может быть квалифицирована как изживание, заканчивающееся элиминацией.

Чаще можно обнаружить неполный цикл приспособительного взаимодействия (рис. 5). Усеченный цикл возникает в тех случаях, когда в силу биологических особенностей воздействующих видов максимальная трансформация ими среды не столь велика, чтобы приводить к изживанию и элиминации воздействующего вида.

Изживание (рис. 6) – видимо, основная форма взаимодействия при сменах растительных сообществ.

Недопущение выражается в создании растениями одних видов неблагоприятных условий для прорастания и развития зачатков растений других видов, что приводит к гибели всходов. Его можно трактовать и как пространственное исключение.

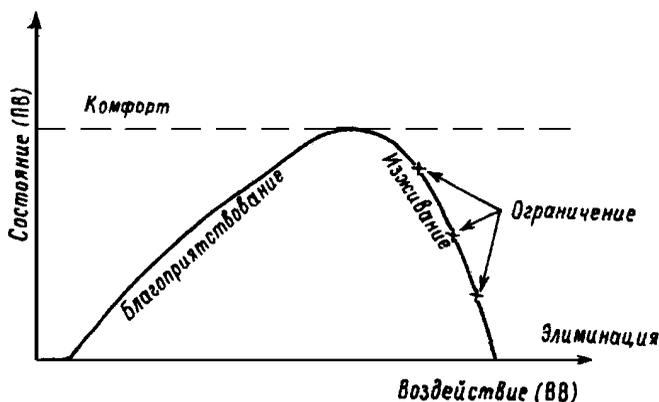


Рис. 4. Полный цикл приспособительного (адаптационного) взаимодействия
ПВ – подчиненный вид, ВВ – воздействующий вид

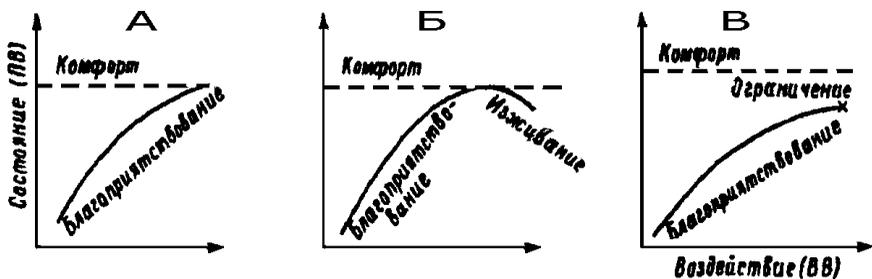


Рис. 5. Варианты неполного цикла приспособительного (адаптационного) взаимодействия:

А – благоприятствование–комфорт; Б – благоприятствование–комфорт–частичное изживание; В – благоприятствование–ограничение

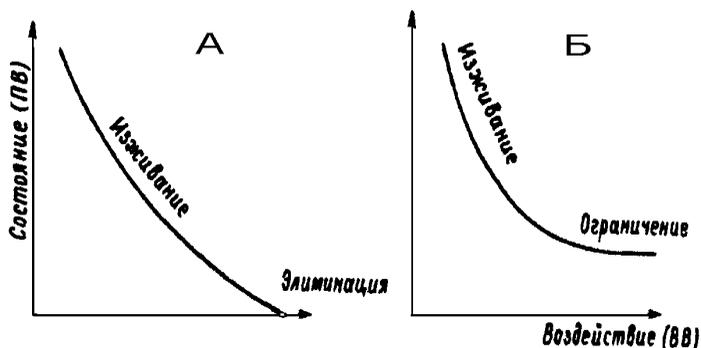


Рис. 6. Взаимодействие, выражающееся в изживании подчиненного вида:

А – изживание–элиминация; Б – изживание–ограничение.

Самоограничение возникает в период интенсивного роста растений, когда переход элементов минерального питания из недоступных в доступные для питания формы отстает от их потребления растениями, что приводит к существенной задержке или даже прекращению роста растений.

Самоблагоприятствование. Растения, меняя среду, не могут не влиять и сами на себя. Такое влияние должно проявляться прежде всего в эдификаторных синузиях, поскольку в первую очередь они определяют состояние биотопа. Комфортность возникает в результате трансформации среды в благоприятную для самих растений сторону. Явление благоприятствования мы обнаружили в сосновых и ольховых древостоях, в моховых и лишайниковых синузиях, в синузиях кислицы

(Ипатов, Кирикова, 1989). О самоблагоприятствовании свидетельствуют и данные, полученные Л. Я. Смоляницким (1977) при изучении формирования ковра сфагновых мхов.

Реально в сообществе все типы взаимодействия осуществляются одновременно и образуют сплошную систему.

ЛИТЕРАТУРА

Барнацкий В. Е. Роль срастания корней в дифференциации деревьев в лесу // Лесн. хоз-во. 1968. № 6. С. 10–17.

Ипатов В. С. Некоторые аспекты общественной жизни растений // Ботан. журн. 1967. Т. 52. № 1. С. 97–105.

Ипатов В. С. Дифференциация древостоя. 1 // Вестн. ЛГУ. 1968. № 21. С. 59–68.

Ипатов В. С. Дифференциация древостоя. 2. Выявление деформаций у кривых распределения деревьев по толщине // Вестн. ЛГУ. 1969. № 15. С. 44–53.

Ипатов В. С. Дифференциация древостоя. 3. Разложение кривых распределения деревьев по толщине на составляющие // Вестн. ЛГУ. 1970. № 3. С. 66–77.

Ипатов В. С. Некоторые вопросы теории организации растительного покрова // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 2. С. 184–195.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Самоблагоприятствование в растительном сообществе // Ботан. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 14–21.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб, 1997. 316 с.

Кайрюкитис Л. А., Юодвалькис А. И. Явление смены характера взаимоотношений между индивидами внутри вида // Лесоведение и лесн. хоз-во. 1976. Вып. 11. С. 16–24.

Кищенко И. Опыт применения статистического метода к изучению строения древесно-астительных сообществ // Лесоведение и лесоводство. 1926. № 2.

Куркин К. А. Взаимоотношения растений в луговых фитоценозах: особенности, типы, механизмы // Экология. 1998. № 6. С. 419–423.

Любименко В. Н., Щеглова О. А., Булгакова З. П. Опыт над соревнованием за место у растений // Журн. Русск. ботан. об-ва. 1925. № 3, 4.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Бриофилы – своеобразная экологическая группа растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 4. С. 64–73.

Марков М. В. Экспериментальное изучение взаимоотношений между растениями в растительном сообществе // Экспериментальная геоботаника. Казань, 1965. С. 9–89.

Мильн А. Определение понятия конкуренция у животных // Механизмы биологической конкуренции. М., 1964. С. 55–81.

Мирошниченко Ю. М. Динамика и продуктивность пустынной растительности. Л., 1986. 158 с.

Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с.

Смоляницкий Л. Я. Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов // Ботан. журн. 1977. Т. 62. № 9. С. 1262–1272.

Сукачев В. И. О внутривидовых отношениях в растительном мире // Бюл. МО-ИП. Отд. Биол. 1956. Т. 61. Вып. 2. С. 5–19.

Третьяков Н. В. Закон единства в строении насаждений. М.; Л., 1927.

Трофимец В. И., Ипатов В. С. Средообразующая роль лишайникового и мохового покровов в сухих сосняках // Ботан. журн. 1990. Т. 75. № 8. С. 1102–1110.

Харпер О. Некоторые подходы к изучению конкуренции растений // Механизмы биологической конкуренции. М., 1964. С. 11–54.

Шабана С. Н., Маслоброд С. Н. Некоторые биофизические особенности функционирования фитоценозов // Биоэлектрогенез и транспортные процессы у растений. Н. Новгород, 1991. С. 58–65.

Ястребов А. Б. Математическая модель роста дерева в древостое // Вестн. ЛГУ. 1988. Сер. 3. Вып. 3. № 17. С. 44–52.

Ястребов А. Б. О процессе дифференциации древостоя // Вестн. ЛГУ. 1989. Сер. 3. Вып. 1. № 3. С. 45–53.

Birch G. C. The meanings of competition // J. Amer. Nat. 1957. Vol. 91. N 5. P. 5–18.

Clements F. E., Shelford V. E. Bio-Ecology. New York, 1939. 165 p.