

УДК 581.524.44

© В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова

КЛАССИФИКАЦИЯ ОТНОШЕНИЙ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ В СООБЩЕСТВАХ

V. S. IPATOV, L. A. KIRIKOVA. CLASSIFICATIONS OF INTERACTIONS AMONG PLANTS
IN COMMUNITIES

Предложена оригинальная классификация взаимоотношений растений в сообществах. Строго иерархическая классификация не дает возможности учесть все многообразие взаимодействий, перспективным представляется группирование взаимоотношений по разным типам: по субъектам взаимодействия, способам воздействия, последствиям для растений и т. д.

Ключевые слова: взаимодействие растений в сообществе, классификация.

В литературе существует несколько классификаций взаимодействий растений в сообществе. Наиболее известны классификации В. И. Сукачева (1956) и М. В. Маркова (1965). Они соответствуют объективной реальности, но не отражают в полной мере всего многообразия взаимоотношений. Вместе с тем даже взаимоотношения одной и той же пары особей могут рассматриваться в разных аспектах: с точки зрения последствий взаимодействия, способов, какими они достигаются, по участию среды во взаимодействиях и т. п. Очевидно, что невозможно построить строго иерархическую классификацию, перспективной представляется группировка взаимоотношений по разным основаниям.

Нами разработана следующая двухуровневая классификация отношений между растениями.

I. По субъектам:

- 1) индивидуальные,
- 2) коллективные.

II. По способам воздействия:

- 1) механические,
- 2) физические,
- 3) экологические,
- 4) ценогические,
- 5) химические (аллелопатия),
- 6) информационно-биологические.

III. По участию среды:

- 1) непосредственные,
- 2) топические (опосредованные)

V. По последствиям для растений:

- 1) конкуренция и взаимоограничение,
- 2) приспособительные (адаптационные),
- 3) изживание-ограничение и изживание-элиминация,
- 4) недопущение,
- 5) самоограничение,
- 6) самоблагоприятствование.

IV. По роли среды в питании растений:

- 1) трофические,
- 2) ситуационные.

Для удобства обозначим I—V как классы отношений, а 1—6 — как типы отношений. Содержание классов отношений следует из их названия и в комментариях не нуждается. Часть типов отношений очевидна, иллюстрации их содержатся в литературе. Выделение некоторых типов потребовало специального анализа литературных данных и собственного материала, некоторые из них выделены впервые.

В классификацию не включены симбиотические (включая паразитические) взаимоотношения. Мы исходим из того, что в системе взаимоотношений со средой и друг

с другом каждое растение вместе с симбионтами выступает как целое, в определенном смысле как организм. Такие квазиорганизмы мы называемые **конфасциями**, имея в виду, что в конфасции автотрофные и гетеротрофные организмы объединены совместным физиологическим функционированием.

При исследовании взаимодействий растений обычно учитывают состояние собственно растительных организмов. Однако следует иметь в виду, что определенную, иногда решающую роль в конечных результатах взаимодействия играют их симбионты.

Согласно предложенной классификации конкретное взаимодействие может квалифицироваться по-разному. Например, конкуренция (определение дано ниже), 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 отношениям. Изживание по роли среды может быть трофическим или ситуационным или одновременно и тем и другим и т. д.

Далее рассмотрим типы отношений.

Индивидуальные отношения. Любое растение в сообществе находится под влиянием соседей. Во многих случаях обнаружить и вычлениить влияние конкретного растения на его соседа невозможно. Однако нередко, даже если во взаимодействии вовлечено некоторое количество организмов, удается выделить индивидуальные взаимодействия. Исследуя прирост деревьев по радиусу в сторону соседей с учетом расстояний между ними в синузиях сосны, ели и в смешанных синузиях, мы выявили заметное индивидуальное взаимное влияние деревьев-соседей друг на друга (Ипатов, 1976). Более того, удалось установить сравнительную силу влияния деревьев этих двух пород: $(C \rightarrow E) < (C \rightarrow C) < (E \rightarrow E) < (E \rightarrow C)$. Эти результаты свидетельствуют о том, что невозможен однозначный ответ на вопрос, сильнее ли взаимодействия между особями одного вида, чем межвидовые взаимодействия. Даже для любой пары видов ответ может быть разным в зависимости от того, по реакции особой какого вида мы судим о силе воздействия.

Коллективные отношения. К ним относятся взаимодействия коллективов между собой, а также коллективов с отдельными особями. Коллективные воздействия проявляются при трансформации среды обитания, в которой участвует множество растений. Очень часто невозможно вычлениить вклад каждого из трансформирующих среду растений. Даже если и удается частично оценить вклад конкретной особи, в сомкнутом покрове большая часть напряженности экологического фактора остается обезличенной. Например, в ослаблении солнечной радиации (свет, тепло) верхним ярусом участвуют все растения этого яруса. Определенная влажность воздуха в лесу есть совокупный эффект деятельности всех растений; в дренировании почвы участвуют все особи сообщества. По-видимому, в коллективном воздействии может проявляться эффект коллектива — усиление воздействий отдельных растений, появление новых свойств. Например, можно ожидать, что влажность плотного мохового коврика (после дождя, в расчете на один побег) будет выше, чем влажность разреженного ковра. Свойства подстилки, образованной опадом разных видов, не только иные, чем подстилки порознь каждого из видов, но и не являются средними между ними. Впрочем, эффект коллектива требует специального изучения.

Естественно, непосредственное восприятие воздействия осуществляется отдельными растениями и проявляется в темпах их роста, фитомассе и т. п. Вместе с тем ряд параметров: дисперсия признаков, проективное покрытие, плотность (численность на единицу поверхности) и т. п. — могут быть признаны как реакция коллектива в целом.

Механические отношения. Они связаны с изменением положения тела в пространстве и возникают при соприкосании и давлении частей тела растений друг на друга. К ним относятся давно известные факты охлестывания ветвями березы хвой и веток сосны и ели. Наблюдается давление корней при их соприкосновении, но последствия таких контактов для жизнедеятельности растений неизвестны (кроме случаев срастания корней). Сюда же относятся взаимодействие лиан с опорными деревьями и кустарниками.

Физические отношения. Живые растения генерируют слабые электромагнитные колебания; влияют ли эти поля на жизнедеятельность растений-соседей — не известно. В результате соприкосновения корней разных растений образуется единая электропроводящая система. 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 отношения. 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 отношения. 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. Ценотическими 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 не известно. Сомнительна биологическая целесообразность получения и использования растениями информации о состоянии среды. Изменяющаяся среда одновременно влияет на все расстояния, поэтому информация об этих изменениях не может быть предупреждающей и играть какой-либо роли в подготовке растений к наступающим изменениям из-за ее запаздывания. Имеются сведения, что после выделения репеллентов растениями, поврежденными насекомыми, соседние растения, еще не подвергшиеся нападению насекомых, также выделяют репелленты, в частности фенолы (Baldwin, Schultz, 1983). Возможно, носителем сигнала служит репеллент. Попадание его в ткани растения активизирует соответствующие секроторные клетки. Такое явление, по-видимому, можно трактовать как ответ на информацию, полученную неповрежденными растениями.

Химические отношения (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 отношения — передача генетической информации.

Непосредственные отношения. 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. О масштабах этого явления в литературе сведения противоречивы. В древостоях, по-видимому, частота срастаний увеличивается по экспоненте с возрастом древостоя (Проскуряков, Коваленко, 1970). При срастании корней наблюдается перемещение питательных веществ из одного растения в другое. По данным М. М. Бескаравайного (1955), сросшиеся деревья хорошо растут только в том случае, когда их размеры сравнительно одинаковы, если же одно из них меньше другого, то рост его замедляется.

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

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

Ситуационные отношения. 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 подтвердилась анализом конкретных материалов. *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 не последовательно 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 выражается в 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 самоизреживания. Е. Н. Синская (1948) считала признаком конкуренции элиминацию части растений. Однако сводить конкуренцию только к элиминации было бы неверно, поскольку элиминацию растений могут вызывать и иные типы взаимоотношений.

Нами были рассчитаны модельные кривые хода роста деревьев для случаев непропорционального и пропорционального распределения. Теоретические кривые в первом случае в принципе оказались такими же, как и в исследованных древостоях.

Пропорциональное распределение не подтвердилось. Математический анализ кривых распределения деревьев по размерам показал, что объективно формируются разные ценоотические классы, причем в спелых насаждениях, когда практически конкуренция затухает (угнетенные деревья погибли), остается один ценоотический класс — деревья, ранее бывшие господствующими (Ипатов, 1967, 1968, 1969, 1970). А. Б. Ястребов (1988), применив балансовые уравнения роста, показал, что наилучшее описание хода роста дерева в древостое, т. е. при взаимодействии, достигается, если принять гипотезу о непропорциональном потребностях распределении ресурсов среды. Он также подтвердил, что в древостое одновременно присутствуют разные ценоотические классы деревьев (Ястребов, 1989). В. Е. Барнацкий (1968) установил, что при пропитке живых деревьев бука водными растворами серноокислого железа и меди происходит перераспределение растворов, при этом обнаруживаются деревья-поставщики (лишающиеся этих растворов), деревья-потребители и нейтральные деревья. Видимо, первые — угнетенные, вторые — господствующие, третьи — индетерминантные (с равными потребностями).

Если ресурсы среды имеются в избытке, то потребности всех растений полностью удовлетворяются, поэтому конкуренции не возникает. Одновременное потребление из одного источника может происходить, когда ассимилирующие органы находятся в одном слое и контактируют друг с другом, т. е. при перекрывании, хотя бы частичном, пространств питания. В тех случаях, когда корневые системы и фотосинтезирующий аппарат находятся в разных слоях, потребление ресурсов происходит последовательно. Одни из партнеров по взаимодействию потребляют независимо, а другие довольствуются остатками. Это иной тип взаимодействия.

В конкурентные отношения могут вступать как растения одного вида, так и разных. В одновидовых синузиях конкуренция приводит к изреживанию (уменьшению числа особей). В смешанных синузиях, состоящих из растений разных видов, элиминация особей зависит от конкурентной силы и конкурентной выносливости растений разных видов. По-видимому, конкурентная сила при одинаковых размерах определяется интенсивностью ассимиляции, плотностью кроны и корневой системы, а конкурентная выносливость — уровнем минимального потребления, обеспечивающего жизнедеятельность. Быстрее оказываются угнетенными и скорее гибнут растения того вида, конкурентная сила которого меньше, а минимальный уровень потребления выше. Например, в смешанных из сосны и ели древостоях остаются живыми и имеют признаки господствующих те особи сосны, у которых диаметр больше, чем у ели, и варьирование его в совокупности сосен меньше. В смешанных коллективах конкуренция может приводить к полной или почти полной элиминации одного из видов, что нередко и наблюдается в смешанных посевах.

Конкуренция, в результате которой происходит изреживание в коллективах растений, образующих сомкнутые группы, является биологически целесообразной. При ограниченности ресурсов среды и увеличении с возрастом размеров растений (а значит, и потребностей) элиминация большей части растений позволяет остающимся нормально функционировать. Конкуренция обеспечивает устойчивость синузий. Взаимограничение, если оно существует, должно приводить к ухудшению роста всех участников взаимодействия, а в экстремальных условиях — и к гибели всего коллектива.

Приспособительные (адаптационные) отношения (их также можно назвать толерантными отношениями). Адаптационные отношения выражаются в том, что трансформируемая одними растениями среда оказывается толерантной для других растений. В полной мере выявить эти отношения между 2 субъектами можно только в том случае, если состояние акцептора рассматривается во всем диапазоне значений фактора воздействия. Последний следовало бы измерять степень его изменения воздействующим растением. Однако часто это непросто сделать. Обычно же в качестве фактора воздействия используются такие признаки, как обилие, фитомасса, плотность воздействующего растения (как коллектива растений). Для этого имеются достаточные основания — степень изменения среды непосредственно связана с уровнем значений этих признаков. Интенсивность же воздействия

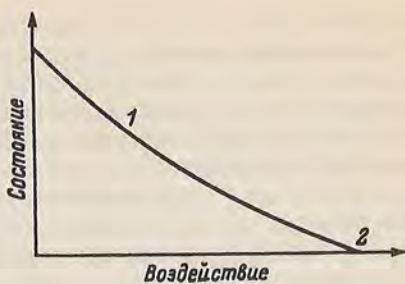
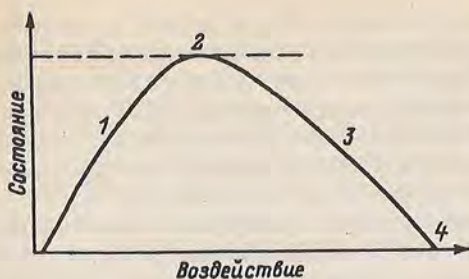


Рис. 1. Полный цикл приспособительного (адаптивно-го) отношения.

Зоны: 1 — благоприятствование, 2 — комфорт, 3 — изживание, 4 — элиминация.

Рис. 2. Отношения изживания.

Зоны: 1 — изживание, 2 — элиминация.

оценивается по состоянию акцептора — его морфологических, фитоценотических, возможно, физиологических параметров. Естественно, при анализе воздействующий и воспринимающий воздействия субъекты можно поменять местами.

Полный цикл приспособительного отношения можно представить в виде линии регрессии состояния акцептора по фактору воздействия (рис. 1). Она представляет собой кривую (как правило, асимметричную) с восходящей и нисходящей ветвями. Восходящая ветвь отражает благоприятствование, вершина — состояние комфорта, нисходящая ветвь может быть квалифицирована как изживание, заканчивающееся элиминацией. Полный цикл проявляется в отношениях *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea* к воздействию ели, при увеличении сомкнутости ее синузии. Кислица — корнеподстилочный вид, образованная елью мощная подстилка необходима и благоприятна для развития кислицы. При умеренной сомкнутости ели под ее пологом создаются комфортные условия для развития этого вида. Под крайне разреженным древостоем или на вырубке даже в отсутствии видов, подавляющих кислицу, этот гигрофит расти не может и гибнет. Вместе с тем и при очень высокой сомкнутости крон (0.9—1.0), характерной, в частности, для еловых молодняков, в лучшем случае сохраняются лишь отдельные особи кислицы. Ограничивает ее развитие здесь дефицит влаги и, по-видимому, света. Кроме того, обильный свежий опад беден доступными элементами питания. Эта зависимость находит выражение в одновершинной кривой изменения проективного покрытия с увеличением сомкнутости ели. В сухих сосняках с увеличением сквозистости древостоя сосны состояние особей *Festuca ovina* изменяется по полному адаптивному циклу (Самойлов, 1990).

По-видимому, чаще можно обнаружить неполный цикл приспособительного взаимодействия: «благоприятствование», «благоприятствование—комфорт», «благоприятствование—комфорт—частичное изживание». Усеченный цикл возникает в тех случаях, когда в силу биологических особенностей воздействующих видов трансформация ими среды не столь велика, чтобы приводить к изживанию подчиненного вида. Например, относительно светлюбивые древесные породы (сосна, береза, осина) не могут образовать полог такой же плотности, как теневыносливые (ель, бук). Поэтому предельно возможные воздействия их для некоторых видов являются условиями комфорта.

На бедных сухих почвах с увеличением сомкнутости полога сосны увеличивается прирост зеленых мхов (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum* и др.) и толщина мохового ковра. Максимальных значений они достигают при наибольшей сомкнутости сосны, наблюдаемой в этих условиях (адаптивное взаимодействие по варианту «благоприятствование—комфорт»). Экстремальных же воздействий сосна создать не может. При увеличении сомкнутости сосны для мхов улучшаются и достигают максимума ситуационные и трофические условия: влажность воздуха становится стабильно более высокой, колебания температуры уменьшаются, максимальные температуры понижаются, моховой ковер пересыхает реже и

на меньший срок, количество питательных веществ, поступающих со смывными с крон водами, увеличивается. В таких же условиях экотопа, но на вырубках притенение вереском *Calluna vulgaris* также благоприятно для зеленых мхов, но в силу изреженной кроны вереска условия комфорта не достигаются. М. Т. Мазуренко и А. П. Хохлаков (1989) показали адаптивные отношения у ряда трав и кустарничков со сфагновыми и бриевыми мхами. Они могут трактоваться как «благоприятствование—комфорт», не переходящий в изживание.

Изживание, завершающееся элиминацией (рис. 2), видимо, основная форма взаимодействия при сменах растительных сообществ, поскольку приводит к изменению флористического состава и строения сообществ. Воздействие может иметь экологический и аллелопатический характер, при этом максимальное воздействие, приводящее к элиминации, должно быть столь большим, чтобы значение хотя бы одного экологического фактора выходило за пределы толерантности «подчиненного» вида. Причинами элиминации могут быть недостаток света или влаги, обильный опад, избыток некоторых питательных веществ и т. п. Например, фитогенное засоление верхнего слоя песка опадом саксаула серного *Haloxylon aphyllum* устраняет из подкранового пространства *Carex pilosa* (Мирошниченко, 1986). В лесостепной дубраве при развитии синузии *Carex pilosa* исчезают эфемероиды, и прежде всего *Scilla sibirica*. Осока волосистая является сильным задерживателем почвы, в результате чего ухудшается аэрация почвы, к которой чувствительны эфемероиды. Кроме того, отрицательную для эфемероидов роль играет и перехват влаги осокой. Как процесс изживания может трактоваться сокращение проективного покрытия приземных светолюбивых видов на лугах (*Potentilla anserina*, *Ranunculus repens*, *Stellaria palustris* и др.), с увеличением проективного покрытия синузии верховых злаков — *Elytrigia repens*, *Poa palustris*, *Beckmannia eruciformis* (Куркин, 1998).

Недопущение выражается в создании растениями одних видов неблагоприятных условий для прорастания и развития зачатков растений других видов, что приводит к гибели всходов. Например, моховой ковер создает такое препятствие для проростков ели и сосны.

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. Это явление подтверждается сельскохозяйственной практикой, вызывает необходимость подкормки растений в периоды их интенсивного роста.

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 фитосреды. Комфортность возникает в результате трансформации среды в благоприятную сторону (смягчение термического режима, поддержание влажности на определенном уровне, накопление органики и т. п.). Создание комфорта может происходить и опосредованно, через другие виды. Это имеет место, например, в сосняках с моховым ковром. Полог сосны создает благоприятные условия для развития зеленых мхов. Моховой ковер в свою очередь, участвуя в создании органического слоя почвы и стабилизируя режим увлажнения в корнеобитаемом слое, способствует росту сосны (Ипатов, Трофимец, 1988; Трофимец, Ипатов, 1990).

Явление благоприятствования мы обнаружили в сосновых и ольховых древостоях, моховых и лишайниковых синузиях, в синузиях кислицы (Ипатов, Кирикова, 1989). Для выявления комфортности экологических условий в древостоях необходимо брать для учета господствующие деревья (а не средние параметры древостоя), прирост которых относительно независим от ценотической обстановки и наиболее полно отражает условия экотопа и биотопа. Обнаружилось, что от периферии древостоя к его центру увеличиваются прирост в высоту, прирост окружности и бонитет господствующих деревьев. Бонитет определяется по разработанному нами шкалам (Ипатов и др., 1995). Шкала 10-балльная, обладает аддитивностью, позволяет

вычислить бонитеты как отдельных деревьев, так и любой их совокупности. На 2 участках с разной плотностью стояния сосны (110 и 11 000 деревьев на 1 га) в возрасте около 23 лет были определены (до 10 % самых крупных деревьев) за последние 10 лет прирост по радиусу, по высоте, по объему ствола, по весу, а также текущий бонитет по радиусу и высоте. Все показатели имели более высокие значения на участке с большей плотностью древостоя. В массивах сероольшаников, граничащих с лугами, бонитет ольхи от опушки к центру древостоя увеличивается. В отдельных латках *Pleurozium schreberi* и *Cladina arbuscula*, периферия которых открыта, годичный прирост в центре больше, чем на краю латок. Уровень жизнеспособности и мхов, и лишайников прямо зависит от их влажности и от влажности воздуха в ковре, поскольку они весьма гигроскопичны. Вместе с тем влажность воздуха в центральной части латки поддерживается на более высоком уровне, чем на периферии, граничащей со свободной от растений поверхностью. О самоблагоприятствовании свидетельствуют и данные, полученные Л. Я. Смоляницким (1977) при изучении формирования ковра сфагновых мхов.

В ельнике кисличном нами обнаружено, что с увеличением проективного покрытия *Oxalis acetosella* до 20—30 % (практически без примеси иных видов) кислотность подстилки изменялась в среднем с рН 4.0 до рН 4.7—5.0 и оставалась на том же уровне при дальнейшем увеличении проективного покрытия. Вместе с тем максимального обилия кислица достигала также при кислотности 4.7—5.0, отсюда возможен вывод, что кислица изменила кислотность до оптимального для нее уровня.

Самоблагоприятствование может проявляться не только в одновидовых, но и в разновидовых синузиях (как это имело место в зеленомошных синузиях). Вместе с тем не следует думать, что доминирующие виды всегда создают для себя комфортные условия. Прежде всего необходима достаточно сильная трансформация среды доминантами, чтобы ее изменения проявлялись на общем фоне воздействия совокупности всех видов сообщества. Кроме того, следует иметь в виду, что самоблагоприятствование может проявляться при длительном воздействии как кумулятивный эффект.

Реально в сообществе все типы взаимодействия осуществляются одновременно, поскольку они складываются неодинаково между разными видами. Кроме того, при взаимодействии одних и тех же субъектов типы воздействия в одно и то же время могут быть разными. Например, в коллективе растений одной жизненной формы (одного яруса) самоблагоприятствование, вызванное ситуационным воздействием, может сопровождаться в отдельные периоды самоограничением в результате исчерпания одного или нескольких ресурсов среды вследствие интенсивного потребления. А особи этого коллектива в то же время конкурируют друг с другом. Во времени взаимодействия могут сменять друг друга (Кайрюкштис, Юодвалькис, 1976).

Таким образом, в совокупности все взаимоотношения образуют сложную систему.

Работа выполнена при поддержке Конкурсного центра фундаментального естествознания Минобразования РФ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барнацкий В. Е. Роль срастания корней в дифференциации деревьев в лесу // Лесн. хоз-во. 1968. № 6. С. 10—17.
- Бескаравайный М. М. Срастание корней некоторых древесных пород в районе г. Камышин // Агробиология. 1955. № 3. С. 9—12.
- Ипатов В. С. Некоторые аспекты общественной жизни растений // Бот. 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.* Опыт статистической оценки взаимодействия между деревьями в чистых и смешанных синузиях сосны и ели // Биоценологические отношения организмов: Тр. Петергоф. Биол. ин-та. 1976. № 24. С. 29—44.
- Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Комолова С. А.* Новые бонитировочные шкалы для оценки жизнеспособности деревьев и древостоев // Вестн. СПбГУ. 1995. № 24. С. 42—48.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Самоблагоприятствование в растительном сообществе // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 14—21.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.
- Ипатов В. С., Трофимец В. И.* Влияние лишайниковых и зеленомошных ковров на водный режим верхнего корнеобитаемого слоя почвы в сухих сосняках // Экология. 1988. № 1. С. 19—24.
- Кайрюкитис Л. А., Юдовалькис А. И.* Явление смены характера взаимоотношений между индивидами внутри вида // Лесоведение и лесн. хоз-во. 1976. Вып. 11. С. 16—24.
- Куркин К. А.* Взаимоотношения растений в луговых фитоценозах: особенности, типы, механизмы // Экология. 1998. № 6. С. 419—423.
- 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.
- Мильтн 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.
- Проскуряков М. А., Коваленко Е. М.* Корневая система ели тянь-шаньской // Тр. Алма-Атинского заповедника. 1970. Вып. 9. С. 8—46.
- Самойлов Ю. И.* Влияние сквозистости древесного полога на жизненное состояние овсяницы овечьей (*Festuca ovina*) в лишайниковом сосняке // Экология. 1990. № 5. С. 29—35.
- Смоляницкий Л. Я.* Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 9. С. 1262—1272.
- Синская Е. Н.* Динамика вида. М.; Л., 1948. 526 с.
- Сукачев В. И.* О внутривидовых отношениях в растительном мире // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1956. Т. 61. Вып. 2. С. 5—19.
- Трофимец В. И., Ипатов В. С.* Средообразующая роль лишайникового и мохового покровов в сухих сосняках // Бот. 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. Нижний 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.
- Baldwin J. T., Schultz J. C.* Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants // Sci. 1983. N 221. P. 227—279.
- 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.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 8 IV 1999

SUMMARY

Current hierarchic classifications of interactions between plants do not reflect all their diversity. It seems to be perspective grouping the interactions according to different bases. The authors propose an original classification of interactions based on the aspects of interacting subjects, ways of interaction, their consequences for plants, etc.