

## **Проблема 14. ВЗАИМООТНОШЕНИЕ РАСТЕНИЙ В ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ**

В общепринятом выражении «взаимоотношения между растениями» остаются весьма неопределенными сами объекты взаимоотношений. По В.И. Беклемишеву (1951) в мире животных взаимоотношения между отдельными особями носят эпизодический характер, и поэтому закономерными являются лишь коллективные взаимосвязи – между видовыми популяциями. У растений в связи с их малоподвижностью взаимоотношения между особями более стабильны. Однако лишь в лесных фитоценозах особи деревьев способны создать «фитосреду», существенную для особей подчиненных ярусов. В луговых ценозах таких особей, как правило, нет. Кроме того, в луговых фитоценозах реальной счетной единицей обычно служит не особь, а побег, средообразующее воздействие которого неуловимо мало. Поэтому в луговых фитоценозах реальны лишь коллективные взаимоотношения – на уровне ценопопуляций (Куркин, Матвеев, 1981).

В маловидовых луговых фитоценозах (например, в двух-трехчленных травосмесях) взаимоотношения между видами весьма существенны и четко прослеживаются в динамике. Однако в многовидовых фитоценозах эффекты взаимодействия отдельных пар видов невелики и трудно измеримы (Василевич, 1983). Некоторые полагают, что в полидоминантных луговых фитоценозах взаимоотношения между растениями вообще несущественны – все определяют экотопические условия. Однако наши исследования показывают, что взаимоотношения между растениями и в этих фитоценозах весьма существенны, но они проявляются уже не столько на уровне видов, сколько на уровне синузид (Куркин, 1998).

Проблема взаимоотношений растений в фитоценозах является для фитоценологии одной из важнейших (Сукачев, 1953; Василевич, 1983).

Но, к сожалению, рассматривалась она в основном умозрительно. Поэтому имеющиеся классификации взаимоотношений растений мало что дают для их реального познания, а попытки их приложения к конкретным ситуациям выявляют их неадекватность. Так по наиболее популярной у нас классификации В.Н. Сукачева (1953) взаимодействия («коакции») растений разделяются на контактные, трансбиотические и трансбиотические. Однако такое разделение далеко не всегда реально. Например, «коакции» полупаразитов и автотрофов на лугах в подземной сфере являются контактными (полупаразиты посредством гаусторий срастаются с корнями автотрофов), а в надземной сфере – трансбиотическими (конкуренция за свет).

Однако главный недостаток классификации В.Н. Сукачева (1953) заключается в том, что она отражает не сами взаимодействия растений, а лишь те «каналы», по которым они осуществляются. Кроме того, «коакции» (взаимодействия, связи) не охватывают всего разнообразия отношений

между растениями: если связи растений можно характеризовать как отношения зависимости, то наряду с ними должны существовать отношения независимости (изолированности или нейтральности) растений друг от друга.

В отличие от классификации В.Н. Сукачева (1953), классификация взаимоотношений организмов, получившая популярность на Западе рассматривает уже не «каналы» отношений, а их результаты, причем включает как отношения зависимости (связи), так и отношения независимости. Согласно этой классификации выделяется шесть типов взаимоотношений: «+ +»; «- -»; «+ -»; «0 0»; «0 +»; «0 -». Если первые три типа отражают формы взаимосвязей, то последние три типа включают в себя отношения независимости.

Недостаток этой “арифметической” классификации – ее формальный характер, игнорирующий сущность и механизмы взаимоотношений. Поэтому выделенные на ее основе типы носят сугубо конвергентный характер. К одному и тому же типу этой классификации приходится относить совершенно различные по своему содержанию отношения. Например, к типу «+ -» подходит и хищничество, и паразитизм, и, так называемая «ассиметричная» конкуренция. Вместе с тем различные формы конкуренции по этой классификации приходится относить к различным типам взаимоотношений.

А взаимоотношениям злаков с бобовыми и гелофитов-аэраторов с нитратофилами в этой арифметической классификации вообще места нет.

В итоге эта классификация для взаимоотношения видов трав в луговых фитоценозах является своего родом прокрустовым ложем.

Однако не так уж важно разложить по «полочкам» любой классификации разнообразие взаимоотношений растений. Гораздо важнее познать «механизм» этих взаимоотношений. Но их невозможно познать в «чистом» (рафинированном) виде - в отрыве от экосистем, в которые они включены и которыми они предопределяются.

Экосистемная стратегия луговых фитоценозов сводится к возможно более полной утилизации важнейших ресурсов их жизнедеятельности. Она реализуется посредством создания режима задернения в почве и режима затенения в надземной сфере (Куркин, 1998). В связи с этим луговые фитоценозы интенсивно и не избирательно подавляют семенное возобновление как своих собственных, так чуждых им видов.

Наши опыты с подсевом семян трав в дернину лугов показали, что при нормальном увлажнении дернины всходы дружно появляются. Это говорит в пользу отсутствия аллелопатических факторов подавления всходов фитоценозом.

При подсеве в ненарушенную дернину красноовсянищевого луга весной корешки дружно появившихся всходов росли вертикально вниз, не ветвясь, вплоть до исчерпания запасов их семян

и затем переходили в “прозябающее” состояние. Их переход из состояния всходов во взрослое состояние проходит крайне замедленными темпами - в течение не одного десятка лет (Работнов, 1950).

При подсеве на том же лугу после измельчения его дернины болотной фрезой и прикатывания водоналивным катком, корни всходов интенсивно ветвились, а затем развивались примерно такими темпами, как и при обычном посеве трав на пашне (Куркин, 1966).

В другом опыте на сеянном травостое *Phleum pratense* (тимофеевки луговой) изучалась судьба всходов в массе появившихся под ее «материнским» пологом. В вариантах с весенней подкормкой аммиачной селитрой всходы интенсивно поглощали нитраты, но не могли их использовать вследствие нарастающего затенения и полностью погибали от самоотравления нитратами (Куркин, 2010).

Таким образом, подавление или даже полное уничтожение семенного возобновления является неизбежным следствием жизнедеятельности луговых фитоценозов. В связи с этим многие виды луговых трав дублируют семенное размножение вегетативным. Так длиннокорневищные злаки (*Phragmites australis*, *Elytrigia repens*, *Calamagrostis epigeios*) хотя и производят семена, но размножаются почти исключительно вегетативно, а их вегетативные клоны практически не имеют границ в пространстве и во времени.

У короткокорневищных злаков возможности вегетативного размножения ограничены. Так у *Phalaroides arundinacea* (канареечника тростниковидного) всходы образуют округлые куртины диаметром 3-5 м. Если эти куртины смыкаются, то создается ложное впечатление о неограниченном вегетативном размножении. У рыхлокустовых злаков возможности вегетативного размножения практически отсутствуют. В еще более трудном положении находятся монокарпические виды.

Так *Cirsium esculentum* (бодяк съедобный) в год выгонки цветоносного стебля развивает мощную многолистную розетку диаметром до 40 см. Листья этой розетки стелятся по поверхности почвы, подавляя побеги соседних конкурентов. Отмирая, монокарпик обсеменяет подготовленную им «клумбу», свободную от конкурентов и удобренную собственным трудом.

Тотальное подавление луговыми фитоценозами всходов, казалось бы, полностью исключает произрастание на лугах однолетников. Однако для однолетних полупаразитов задернение лугов является фактором не подавляющим, а благоприятствующим, ибо гарантирует встречу их корней с корнями, к которым они присасываются. Но вместе с тем всходы однолетних полупаразитов крайне светолюбивы. Поэтому их массовое появление приурочено к низкотравным травостоям или к годам засухи, когда травостой изреживается и затенение минимально (Куркин, 1964).

В Окской пойме нами изучены массовые инвазии *Rhinanthus angustifolius* (погремка

узколистного) на красноовсяницевых лугах, выпасаемых весной. На этих лугах всходы *Rhinanthus angustifolius* гарантированно встретят в дернине живые корни *Festuca rubra*. (овсяницы красной). Корневые гаустории всходов проникают в сосуды ксилемы корней *Festuca rubra* и стабильно поглощают их влагу и растворенные в ней элементы минерального питания. А весенний выпас устраняет затенение; отсутствие же летом выпаса позволяет *Rhinanthus angustifolius* беспрепятственно обсеменяться.

Поэтому с годами обилие *Rhinanthus angustifolius* нарастает, а *Festuca rubra* чахнет и изреживается. В итоге *Festuca* полностью исчезает, а вслед за ней и *Rhinanthus*. Бывшие красноовсянничники, «прополотые» *Rhinanthus*, характеризуются изреженным разнотравным травостоем (Куркин, 1998).

Автотрофные однолетники на ценотически замкнутых лугах практически полностью отсутствуют. На лугах ценотически незамкнутых, но замкнутых экологически, уже при слабом выпасе появляются специфичные для них однолетники: на галофитных лугах – *Salicornia europaea* и *Suaeda prostrata* (сведа простёртая), на псаммофитно-остепненных лугах - *Berteroa incana* (икотник серозеленый), а на суходолах псаммофитно-пустошного типа – псаммофильные однолетники. На ценотически замкнутых лугах автотрофные однолетники появляются лишь при интенсивном выпасе, исключая затенение. А при сбое, который исключает и задернение, они получают преобладание.

Основу взаимоотношений в луговых фитоценозах составляют различные разновидности фитоценотической конкуренции. Однако тотальное подавление всех автотрофных всходов фитоценозами - конкуренцией не является. Дело в том, что конкуренция является соревнованием (или иначе «борьбой» по Ч. Дарвину), в ходе которого победитель «в награду» получает площадь питания, которую занимал побежденный. Ни о каком соревновании между всходами и фитоценозами не может быть и речи. А подавление фитоценозами своих же всходов ничего не дает кроме необходимости вегетативного возобновления.

Ч. Дарвин считал, что внутривидовая конкуренция («борьба») более интенсивна нежели межвидовая. Однако применительно к луговой растительности с этим согласиться нельзя. Более того, внутривидовые отношения вообще не следует именовать конкуренцией. Внутривидовые отношения реально существуют лишь тогда, когда виды формируют монодоминантные фитоценозы. Между тем, на ценотически замкнутых лугах формировать такие фитоценозы способны лишь виды вегетативно размножающиеся. Таковы, в частности, *Phalaroides arundinacea* (канареечник тростниковидный), *Alopecurus pratensis* (лисохвост луговой), *Bromus inermis* (кострец безостый), *Festuca rubra* (овсяница красная). В сомкнутых зарослях *Phalaroides arundinacea* имеет нормальное жизненное состояние, а их высокая затеняющая мощность

подавляет рост более низкорослых видов. *Festuca rubra* способна формировать почти чистые красноовсяничники, формирующие плотную дернину и оглеение в поддерновом слое. Все это свидетельствует о внутривидовой кооперации, не о внутривидовой конкуренции (Куркин, 1998).

Сущность внутривидовой кооперации состоит в том, что побеги конкурентно равноценны друг другу и потому не способны к самоизреживанию, о чем свидетельствуют формируемые ими сомкнутые травостои. Хотя при этом у них нижние листья отмирают, но пластические вещества из них реутилизируются на рост побегов. Что же касается поглощающей корневой сети красноовсяничников в слое дернины, то она по нашим данным составляет менее 10% от общей корневой массы. Поэтому корневая конкуренция в слое дернины минимальна, а перехват ею ресурсов у глубоко укореняющихся видов эффективен (Куркин, 1997).

Межвидовые взаимоотношения в луговых фитоценозах весьма разнообразны, поскольку они предопределяются и экологическими особенностями почв, и их климатогенной динамикой, и экологическими, биологическими и морфологическими особенностями видов, и их средообразующими особенностями.

Поэтому выявить механизмы межвидовых взаимоотношений луговых трав весьма не просто, но возможно. Но для этого необходим экосистемный подход.

Прежде всего, выяснение взаимоотношений между видами луговых трав необходимо вести в конкретных экологических условиях - по типам экологической классификации лугов. При этом виды для репрезентативности получаемых выводов должны иметь достаточно высокое обилие. А поскольку виды взаимодействуют не только «в одиночку», но и объединяясь в синузии (ярус) - необходимо выяснять взаимоотношения не только между отдельными видами, но и между синузиями (ярусами). Для этой цели удобны полидоминантные фитоценозы.

Полидоминантные фитоценозы субальпийского высокогорья – моносинузиальны. Кооперируясь, они создают сомкнутые травостои, которые конкурентно исключают все менее высокорослые виды. В Окской пойме на лугах, примыкающих к коренным берегам, благодаря грунтовому увлажнению, доминирует синузия дернообразующих видов (*Deschampsia cespitosa*, *Festuca rubra*) совместно с мелкоукореняющимся низкотравьем (*Ranunculus repens*, *R. acris*, *R. auricomus*, *Potentilla anserina*, *Glechoma hederacea*, *Lysimachia nummularia*). Они перехватывают поступление кислорода, исключая произрастание более глубоко укореняющихся видов (Куркин, 2001).

Таким образом, виды трав в пределах одной эдификаторной ярусной синузии кооперируются для выполнения соответствующей средообразующей функции. И в этом эдификаторные синузии эквивалентны единоличным эдификаторам монодоминантных фитоценозов. Но если внутри эдификаторных синузий преобладает кооперация, то в отношениях между синузиями преобладает

конкурентная борьба.

При этом четко проявляется конкуренция между двумя синузиями или между двумя эдификаторами, принадлежащими к различным ярусам в надземной и подземной сферах. Необходимо различать три разные конкурентные ситуации: 1) конкурентное исключение; 2) конкурентное противостояние; 3) конкурентное сосуществование (Куркин, 1998).

Примером конкурентного исключения может служить общеизвестная смена на залежах верхового длиннокорневищного *Elytrigia repens* (пырея ползучего) низовым дернообразующим *Poa angustifolia* (мятликом узколистным). На пашне при забрасывании ее в залеж создается избыток нитратов.

Благодаря этому, нитратофильный *Elytrigia repens* быстро создает сомкнутый и высокорослый травостой. Но с годами по мере затухания процесса нитрификации *Elytrigia* начинает "чахнуть" и изреживаться. Это способствует инвазии под полог пырея (*Elytrigia repens*) – мятлика (*Poa angustifolia*), который с годами создает дернину и полностью перехватывает нисходящий поток нитратов. А это приводит к быстрому и полному выпадению из травостоя нитратофильного *Elytrigia* (Куркин, 1998).

Примером конкурентного противостояния (противоборства) может служить взаимоотношение двух синузий: синузии полуверховых неглубокоукореняющихся злаков и синузии низовых дернообразующих злаков. Их конкурентные преимущества друг перед другом различны. Полуверховые злаки умеренно затевают низовые злаки, лимитируя их обилие, дернообразующие низовые злаки тормозят семенное возобновление полуверховых злаков. Последнее приводит к тому, что полуверховые злаки представлены угнетенными вегетирующими малопобеговыми особями. В итоге обе синузии, угнетая друг друга, в тоже время не в состоянии одержать победу (Куркин, 2010).

Примером конкурентного сосуществования может служить взаимоотношения *Phragmites australis* (тростника) и *Carex cespitosa* (осоки дернистой) на торфянистых лугах (травяных болотах) в условиях Барабинской лесостепи. *Phragmites australis* здесь в многолетние периоды обилия осадков создает сомкнутый полог, интенсивно затевающий *Carex cespitosa*.

Однако корневища *Phragmites* и отходящие от них вниз корни располагаются глубоко и потому оттаивание его корнеобитаемого слоя, а соответственно, и его отрастание происходит лишь в конце июня. Напротив, кочки *Carex cespitosa* весной быстро прогреваются и рано отрастают. Поэтому *Carex*, в основном, успевает завершить цикл сезонного развития до затенения ее *Phragmites*. При этом она обладает очень высокой тенестойкостью. В свою очередь *Carex cespitosa* является мощным дернообразователем. Ее горизонтальная корневая сеть выстилает пространство между кочками. В многолетние засушливые периоды она полностью изолирует

корнеобитаемый слой *Phragmites australis* от пополнения влагозапасов. Но *Phragmites*, исчерпав влагу в своем корнеобитаемом слое, не погибает, а переходит в состояние многолетнего полупокоя, из которого выходит на второй год обилия осадков (Куркин, 1954, 1967, 2011).

Экосистемные механизмы взаимоотношений между различными экологическими типами луговых трав весьма специфичны. Особый интерес представляют механизмы взаимоотношений между злаками и бобовыми. Большинство злаков являются в той или иной мере нитратофилами. Но интенсивно поглощая нитраты и стимулируя жизнедеятельность ризосферных денитрификаторов, они самоухудшают условия своего произрастания. Напротив, бобовые являются нитратофобами, так как нитраты инактивируют азотфиксирующую деятельность их клубеньковых бактерий. Но их надземные побеги, ежегодно отмирая обогащают верхний слой почвы нитратами, тем самым самоухудшая условия своего произрастания, но улучшая их для злаков. В связи с этим, для динамики бобовых характерны вспышки обилия, которые именуют клеверными годами, поскольку они наиболее выражены у неглубокоукореняющихся клеверов. Тогда как обилие глубокоукореняющейся *Medicago falcata* (люцерны серповидной) более стабильно. Эти вспышки обилия явно приурочены к годам или многолетним периодам с обилием осадков, которые промывают верхние горизонты почвы и подавляют в них процесс нитрификации.

При смене лет обилия осадков годами дефицита осадков в верхних горизонтах почвы прекращается отмывка нитратов и активизируется процесс нитрификации. Это приводит к исчезновению однолетних и поликарпических бобовых. Их массовое отмирание создает обилие нитратов в верхних горизонтах почвы. Это подавляет рост остальных (поликарпических бобовых), но стимулирует рост злаков, которые затеняя бобовые, завершают их подавление (Куркин, 1998, 2002).

В Барабинской лесостепи такие нитратофилы как *Sonchus arvensis* (осот полевой) и *Cirsium arvense* (бодяк полевой) на не заболоченных лугах разрастаются в многолетние засушливые периоды и переходят в состояние полупокоя в многолетние периоды обилия осадков, демонстрируя свое кажущееся «засухолюбие». Однако на торфянистом лугу с преобладанием *Phragmites australis*, *Scolochloa festucacea* (тростянки овсяницева) и *Carex cespitosa* они вели себя прямо противоположным образом: в многолетний засушливый период они встречались лишь единично, а в годы последующего многолетнего периода обилия осадков - разрастались.

При этом их обилие совпало с обилием *Scolochloa festucacea*. Ее корнеобитаемый слой, как и у *Sonchus arvensis* и у *Cirsium arvense* был приурочен к маломощному сильно разложившемуся слою торфа. На 4-й год разросшаяся *Scolochloa festucacea* катастрофически изредилась вследствие затенения ее более высокорослым *Phragmites australis*. Вслед за *Scolochloa* изредились *Sonchus* и *Cirsium*. Механизм такого парадоксального поведения указанных нитратофилов состоит в том, что

*Scolochloa* через посредство своей аэренхимы обогащает в торфе свою ризосферу кислородом. В связи с этим, в торфе возникает масса микрозон нитрификации, пользуясь которыми разрастаются указанные нитратофилы.

### **Заключение**

В основе жизнедеятельности луговых экосистем лежат два противоположно направленных процесса: 1) все, основные ресурсы их жизнедеятельности под воздействием абиотических факторов поступают сверху; 2) влага и элементы питания, растворенные в ней, поглощаются корнями трав и по ксилеме доставляются в надземные побеги. Ежегодно отмирая и разлагаясь, они передают элементы питания и прежде всего азот нитратов в нисходящий поток.

Взаимоотношения растений в луговых фитоценозах, в основном, являются опосредованными, ибо реализуются через изменения условий произрастания, что «под силу» не отдельным особям трав, а лишь их коллективам.

Изменение луговыми травами условий произрастания сводятся к перехвату потока ресурсов и пополнение этого потока.

Для перехвата ресурсов необходима кооперация растений, совместно выполняющих его. Таковы внутривидовые взаимоотношения в ценопопуляции единоличного эдификатора. Таковы они и между видами одной и той же эдификаторной синузии. Таковы и в луговом ценозе в целом.

Луговой фитоценоз как целое перехватывает все ресурсы как в надземной, так и подземной сферах, блокируя семенное размножение.

Адаптируясь к этому, многие виды луговых трав дублируют семенное размножение вегетативным.

Конкуренцией являются взаимоотношения двух эдификаторов (или эдификаторных синузий), из которых один перехватывает ресурсы в надземной сфере, а другой - в подземной. При этом возможны три основные конкурентные ситуации. Если одна из конкурирующих сторон по интенсивности перехвата явно превосходит другую, то происходит конкурентное исключение. Если конкурирующие стороны по интенсивности перехвата ресурсов примерно равны и поэтому не способны к конкурентному исключению, но взаимно угнетают друг друга, то возникает конкурентное противоборство. А если конкурирующие стороны адаптированы к перехвату ресурса соперником, то возникает конкурентное сосуществование.

На торфянистых лугах (Барабинской лесостепи) высокорослые гелофиты в надземной сфере создают затенение, а в подземной сфере аэрируют торф, вызывая накопление в нем нитратов, чем «пользуются» теневыносливые и влагоустойчивые нитратофилы.



## Литература

- Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюл. МОИП, Отд. биол. 1951. Т. 56, вып. 5.
- Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983.
- Куркин К.А. Некоторые био-экологические особенности осоки дернистой // Вестник МГУ, Биология. 1954. № 12.
- Куркин К.А. Цикл многолетней изменчивости двух ценозов формации *Hordeeta brevisubulati* в условиях лесостепи Западной Сибири // Бюл. МОИП, отд. биологии. 1964. Вып. 4.
- Куркин К.А. Факторы замкнутости луговых биогеоценозов // “Естественные кормовые угодья СССР”. 1966. М.: Наука, 1966.
- Куркин К.А. Основные эколого-ценотические особенности эдификаторов торфянистых лугов (травяных болот) Барабинской лесостепи // Бот. журн., 1967. Т.52, № 1.
- Куркин К.А. Опыт мониторинга пойменных лугов. Динамика устойчивости фитоценозов // Бюл. МОИП, Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 5.
- Куркин К. А. Взаимоотношения растений в луговых фитоценозах: особенности, типы, механизмы // Экология. 1998. № 6.
- Куркин К.А. Экологическая классификация растительности пойменных лугов как основа для изучения синэкологических оптимумов видов // Бот. журн., 2001. Т. 86. № 1.
- Куркин К.А. Фитоценоотипы и эколого-ценотические потенциалы луговых трав // Экология. 2002. № 1.
- Куркин К. А. Анализ прямого и опосредованного действия азотных удобрений на растительность лугов Окской поймы // Бюл. МОИП, Отд. биол., 2010. Т.115. вып. 5.
- Куркин К. А. Экосистемный анализ климатогенной динамики тростяково-тростниково-дернистоосокового луга (Барабинская лесостепь) // Бот. журн., 2011. Т. 96. № 4.
- Куркин К.А., Матвеев А.Р. Ценопопуляции как системы особей и как элементы фитоценозов (системно-иерархический подход) // М.: Изд-во МГУ, 1981г.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Геоботаника. Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 4.
- Сукачев В.Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений // Бот. журн., 1953. Т. 38. № 1.