

Проблема 9. ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ КОНКУРЕНЦИЯ

Наметилась тенденция уклоняться от анализа сущности и механизмов фитоценотической конкуренции, заменяя его применением таких «нейтральных» терминов как: «интерференция» (Харпер), «аллелосполия» (Быков), «распределение» (Ипатов, Кирикова, 1980) и др.

Неудовлетворенность фитоценологов термином «конкуренция» в значительной мере определяется тем, что его трактовки разрабатывались в основном зоологами применительно к особенностям своих объектов, поэтому неудивительно, что общепринятые определения конкуренции фактически не соответствуют особенностям, которыми в действительности характеризуется фитоценотическая конкуренция.

Чтобы показать сущность современных представлений зоологов о конкуренции, приведем несколько типичных для них определений. По Ю. Одуму, «конкуренция — это взаимодействие двух организмов, стремящихся к одному и тому же». По Р. Даю, «межвидовой конкуренцией называют активный поиск представителями двух или нескольких видов одних и тех же пищевых ресурсов среды обитания». Р. Риклефс конкуренцию определяет как «использование какого-либо ресурса одной особью, снижающее доступность этого ресурса для других особей». Наконец, Р. Уиттекер под конкуренцией понимал ситуацию, «при которой для двух особей или для двух видовых популяций не имеется достаточного количества ресурса среды». Для всех этих определений характерно стремление предельно упростить понятие конкуренции, свести ее к конфликту «двух» за «один» и тот же ресурс. Такое упрощенное определение соответствует математической модели конкуренции в форме двух дифференциальных уравнений Лотки—Вольтерры. Вместе с тем оно в общем более или менее отвечает тем реальным ситуациям, которые складываются в мире животных. Дело в том, что для них в целом характерна узкая специализация по экологическим нишам. В результате этого межвидовая конкуренция у них нередко может быть сведена к состязанию двух видов за один ресурс.

Растительный покров является для мира животных кормовой базой. И потому стратегия животного мира к нему сводится к тому чтобы "не рубить сук на котором сидит".

Тактически эта стратегия реализуется, прежде всего, дифференциацией фитофагов по кормовым (экологическим) нишам. При этом питание многих животных приносит растениям не вред, а пользу.

Так сбор нектара обеспечивает энтомофильным видам растений перекрестное опыление, поедание плодов и ягод птицами и млекопитающими - распространение семян и т. д. и т. п.

Во избежание перетравливания численность фитофагов лимитируется теми или иными механизмами. Правда, перетравливание вызывается вспышками массового размножения саранчовых, но за вспышками следуют длительные периоды их минимальной численности, за которые травы успевают восстановиться (Куркин, Стебаев, 1959).

Стратегия растительного покрова практически прямо противоположна стратегии мира животных. Если животное население рассредоточено по разнообразным пищевым экологическим нишам, то у

растительного покрова, по сути дела, единая пищевая экологическая ниша, включающая комплекс необходимых всем зеленым растениям ресурсов (солнечный свет и элементы минерального питания в доступной для них форме).

Если животный мир в целом поглощает лишь небольшую часть производимой растительным покровом фитомассы, то сам растительный покров и в надземной и подземной сферах стремится по возможности как можно более полно использовать имеющиеся ресурсы. Поэтому модель зооконкуренции для фитоценотической конкуренции явно непригодна.

У зеленых растений конкуренция наиболее очевидна, наглядна и доступна количественной и качественной оценке в надземной сфере.

Эта конкуренция фактически за один ресурс - свет.

Выявлено два существенно различных типа такой конкуренции, именуемых симметричным и ассиметричным типами.

В луговых фитоценозах световая конкуренция практически не изучалась. Между тем полный цикл световой конкуренции луговые травостой проходят ежегодно.

Динамика световой конкуренции в луговых травостоях изучалась нами на краткочерном луговом массиве, в котором доминировали полуверховые злаки, а низовые злаки были субдоминантами. На закрепленных площадках через короткие интервалы времени (3-5 дней) с большой повторностью определялась высота травостоя (в см) и его проективное покрытие (в %) по эталонам Раменского.

Итогом этих измерений явилось выявление двух четко выраженных фаз роста данных травостоев: в начальной фазе ускоренно нарастало проективное покрытие травостоя, а рост его в высоту был крайне замедлен, напротив, на второй заключительной фазе проективное покрытие почти не изменялось, а высота травостоя стремительно нарастала (Куркин, Богатырева, 1982).

Первую фазу роста травостоя луговеды именуют фазой кущения. Ее можно рассматривать как фазу симметричной конкуренции, в которой низовые злаки "на равных" конкурируют с полуверховыми злаками за площадь светопользования, но можно рассматривать и как биологически целесообразную тактику фитоценоза в целом, направленную на ускоренное разворачивание фотосинтезирующей поверхности и уменьшение потерь почвенной влаги на прямое испарение с поверхности почвы.

Вторую фазу роста травостоев луговеды именуют "выходом в трубку". Конкуренция за свет при этом явно ассиметрична, поскольку полуверховые злаки, вынося кверху облиственные генеративные побеги затеняют низовые злаки.

Конкуренция за свет практически отсутствует в тех типах пустошных и галофитных (солончаковых) лугов, проективное покрытие трав на которых не превышает 50 %.

Конкуренция за почвенные ресурсы в отличие от конкуренции за свет практически недоступна прямому измерению. Поэтому открывает широкие возможности для гипотетических умозаключений. Таковой была концепция тотальной конкуренции. Суть ее заключалась в том, что фитоценозы,

поглощая весь комплекс ресурсов, создают их тотальный дефицит, а последний в порядке обратной связи оказывает конкурентное давление на все виды фитоценоза. В свое время я не только принял эту концепцию, но и пытался развить ее до логического конца. С этой целью я, прежде всего, предложил именовать конкуренции за отдельные ресурсы—парциальными (Куркин, 1984).

Совокупность парциальных давлений конкуренции должна была соответствовать интегральному давлению фитоценотической конкуренции в целом. Но при этом возник вопрос: является ли интегральное давление простой суммой парциальных давлений или же между парциальными давлениями существует взаимозависимость. В этой связи я обратил внимание на гипотезу И.А.Купермана (1969), согласно которой наземные растения транслоцируют продукты фотосинтеза в те органы и части, которые "не справляются со своими функциями". При всей спорности этой гипотезы она привлекла меня своей логической целесообразностью, и я решил взять ее "на прокат", "пересадив" ее с организменного уровня на фитоценозный (Куркин, 1986).

И действительно, на лугах внесением NPK и орошением мы явно ослабляем давление корневой конкуренции и, в связи с этим, резко возрастает конкуренция за свет в травостоях. Однако, для подтверждения гипотезы при противоположной ситуации, когда в засуху травостой луга изреживается и, следовательно, давление конкуренции за свет ослабевает, должно было бы возрасти давление корневой конкуренции.

Таблица 1

Воздушно сухая масса (ц/га) травостоя и корней (в метровом слое почвы) краткочерного луга на основных вариантах двухфакторного опыта (с орошением и дозами удобрений) в засуху 1972 года (Куркин, 1987)

	Без орошения		При орошении	
	N ₀	N ₄₀₀	N ₀	N ₄₀₀
Травостой	9	17	35	70
Корневая масса в целом	446	452	294	340
В том числе:				
Живых	19	32	32	21
Мертвых негумифицированных	80	86	80	68
Гумифицированных	346	334	184	234

В таблице 1 представлены данные по воздушно сухой массе (ц/га) травостоя и корням (в метровом слое почвы) по основным вариантам опыта с внесением удобрений и орошением на

краткопоемном лугу в засуху 1972 года. Как показывают эти данные на контроле (без орошения и без удобрений) масса травостоя была крайне низкой и, следовательно, конкуренция за свет в нем практически отсутствовала.

Согласно гипотезе о взаимосвязи и между световой и корневой конкуренциями корневая масса их должна быть максимальной. Между тем она оказалась минимальной (19 ц/га). Внесение удобрений без орошения повысило массу травостоя в 2 раза, орошение без удобрений — в 4 раза, а орошение и удобрение - в 8 раз.

Масса живых корней при этом изменялась относительно слабо, а 8-ми кратное повышение массы травостоя обеспечила масса живых корней близкая к минимальной (21ц/га).

Все эти данные показывают полную несостоятельность нашей гипотезы о наличии функциональной (обратно пропорциональной) зависимости между давлениями конкуренции за свет и почвенные ресурсы.

Вместе с тем "бросается в глаза" обилие отмерших гумифицированных корней, по весу в десятки раз превышающих вес живых корней (особенно в вариантах без орошения). Ранее нами было показано, что большая часть гумифицированных корней сконцентрирована в слое дернины, а с глубиной процент их явно уменьшается (Куркин, 1987).

Это связано с тем, что дернина чаще и интенсивнее подвергается иссушению, нежели нижележащие горизонты. Поэтому в дернине гумификация отмерших корней ускоряется, а их измельчение панцирными клещами - тормозится (Тишлер, 1971). Как показывают данные таблицы, в вариантах с орошением, поддерживающим стабильное увлажнение дернины, масса гумифицированных корней существенно снижается за счет интенсивного измельчения клещами и превращения в аморфный гумус. Поскольку этот процесс и без орошения идет постоянно (хотя и гораздо медленнее) содержание гумуса в дернине гораздо выше, чем в нижележащих горизонтах.

Травостой, ежегодно отмирая, постоянно обогащает дернину элементами минерального питания, которые в доступной (обменной) форме адсорбируются в ней. Исключение составляют ионы нитратов, которые остаются в почвенном растворе и поглощаются только живыми корнями дернины.

При достаточной мощности и плотности дернина способна весьма полно перехватывать все поступающие сверху ресурсы.

В итоге на лугах имеется две противостоящие друг другу синузии (антагонистически конкурирующие): синузия верховых глубокоукореняющихся злаков (а также высокорослых стержнекорневых двудольных) и синузия низовых дернообразующих злаков. Полуверховые злаки занимают между ними промежуточное положение: обладают более слабой затеняющей мощностью, чем верховые злаки и более слабой дернообразующей способностью, чем низовые дернообразующие злаки.

Что же касается взаимоотношений растений в пределах одного и того же яруса (синузии), то их целесообразно именовать не конкуренцией, а кооперацией. Так, чем более сомкнут верховозлаковый травостой, тем сильнее он затеняет находящиеся под его пологом низовые дернообразующие злаки,

изреживая их и, тем самым, ослабляя перехват дерниной поток ресурсов, что улучшает корневое питание верховых глубокоукореняющихся злаков.

В свою очередь, чем выше обилие низовых дернообразующих злаков, тем плотнее формируемая ими дернина и тем полнее перехват ею ресурсов у глубокоукореняющихся злаков, в следствии чего, они слабее затеняют низовые дернообразующие злаки.

В лесах конкурентная обстановка иная. На лугах рост травостоя имеет однолетний цикл, поскольку ежегодно начинает свой рост с "нуля", а рост древостоя - многолетний или даже вековой цикл. Поэтому в древесном ярусе отчетливо проявляются и внутривидовая и межвидовая конкуренция, а говорить о конкурентном антагонизме между верхним и нижним ярусами в ельнике-зеленомошнике или ельнике-кисличнике нет оснований.

Поэтому, лесоведы именуют взаимоотношения между ярусами не конкуренцией, а средообразованием и распределением (Ипатов, Кирикова, 1980).

ЛИТЕРАТУРА

- Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Функциональный подход к синузии // Бот. журн., 1980, № 4
- Куперман И.А. К построению принципиальной схемы саморегуляции темов накопления биомассы у наземных растений // Рост, развитие и устойчивость растений. Ч. 2. Иркутск, 1969.
- Куркин К. А. Фитоценотическая конкуренция. Системные особенности и параметрические характеристики // Ботанический журнал, 1984. № 4.
- Куркин К.А. Фитоценотическая конкуренция. Системная взаимосвязь парциальных давлений конкуренции за различные ресурсы // Ботанический журнал, 1986 .№6.
- Куркин К.А. Методика структурно-функционального анализа корневой массы луговых фитоценозов // Ботанический журнал, 1987. № 6.
- Куркин К.А. Фитоценотическая конкуренция. Влияние конкуренции на экотопическое распределение видов // Ботанический журнал, 1989. № 5.
- Куркин К. А. Экологические ниши и синузии в луговых фитоценозах // Экология, 1999. № 3.
- Куркин К. А., Богатырева В. В. Динамика приростов надземной массы орошаемых луговых фитоценозов // Ботанический журнал , 1982. № 12.
- Куркин К. А., Стебаев И. В. Вспышка массового размножения нестадных саранчовых в Барабе и ее влияние на луговую растительность // Бюлл. МОИП. Сер. Биол. Т. 64, 1959.- № 1.