

В.В. ГАЛИЦКИЙ

О КОЛЛЕКТИВНОМ САМОУГНЕТЕНИИ В ОДНОРОДНОМ
РАСТИТЕЛЬНОМ СООБЩЕСТВЕ И КОЛЕБАТЕЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ
БИОМАССЫ ЕГО ЧЛЕНОВ

(Представлено академиком А.Л. Курсановым 20 XII 1978)

Общепризнанным сейчас является, что рост растения с возрастом описывается S-образными кривыми. Такое заключение было сделано еще в XIX веке Ю. Саксом при измерении линейных размеров растений ⁽¹⁾. Подобный характер кривых роста отмечается, например, для объема дерева ^(2, 3). S-образность кривой роста исключает возможность уменьшения во времени рассматриваемого параметра растения, хотя известно, например ⁽¹⁾, что у некоторых однолетних растений и злаков при формировании генеративных органов возможна убыль сухого вещества. Другим обстоятельством, которое S-образные кривые роста никак не отражают, является происходящий в сообществах процесс изреживания, т.е. отмирания составляющих сообщество растений вследствие конкуренции. Отмирание растений является столь же обычным и естественным явлением, как рост и развитие. К сожалению, исследованию динамики биомассы в процессе отмирания растения уделяется недостаточно внимания в экспериментальных исследованиях и при моделировании, хотя можно предположить, что такие исследования позволили бы получить определенную информацию о структуре и интенсивности обменных процессов в растениях.

В работах ^(4, 6) был развит подход, имеющий целью разработку моделей динамики биомассы растения, пригодных и достаточных для использования в качестве субмоделей при моделировании продукционных процессов в растительных сообществах, одним из основных факторов развития которых являются конкурентные отношения растений за обладание ограниченными ресурсами сообщества. В этих работах было получено уравнение для скорости роста биомассы B растения, обладающего площадью для роста A . При выводе уравнения использовался закон сохранения вещества и представление о свободнорастущем организме ^(4, 5)

$$(1) \quad \dot{B} = \kappa * \left(\frac{B}{\tau(B)} + f_1 \left(\frac{B}{B_f(T)} \right) * \dot{B}_f(T) \right) - \frac{B}{\tau(B)} ;$$

здесь $\kappa = 1$, если $A/A_f(T) \geq 1$ и $\kappa = A/A_f(T)$, если $A/A_f(T) < 1$; $A_f(T)$ — площадь, необходимая для свободного роста растения; $B_f(T)$ — биомасса свободнорастущего растения; $1/\tau(B)$ — удельная интенсивность трат на обмен вещества; $f_1(X)$ — функция, обладающая свойствами: $f_1(0) = 0$, $f_1(1) = 1$, $0 < f_1(0 < x < 1) < 1$.

Для определенности можно принять, что функции $A_f(T)$ и $B_f(T)$ являются S-образными (это, однако, малосущественно для дальнейшего). Интенсивность трат на обмен вещества (диссимиляции) $B/\tau(B)$ по причине малой изученности у растений можно принять равной αB^k ($k < 1$), аналогично той же характеристике животных (например, ⁽⁷⁾). Феноменологическая функция $f_1(X)$ отражает физиологическое состояние растения, т.е. невозможность возрождения отмершего рас-

тения (биомасса которого обратилась в нуль) или, другими словами, невозможность угнетавшемуся ($B < B_f$) растению иметь скорость роста $\dot{B}$, равную скорости роста $\dot{B}_f$ свободно росшего ($B = B_f$) растения того же возраста. Эта функция может быть взята в виде $f_1(X) = X^\gamma$.

Балансовый характер уравнения (1) говорит о том, что оно кроме роста биомассы ($\dot{B} > 0$) описывает также и случай ее отмирания ($\dot{B} < 0$), когда относительная обеспеченность площадью для роста κ становится меньше некоторой величины κ_0 , определяемой из уравнения при условии $\dot{B} = 0$. Величина κ , равная до определенного момента 1 (пока $A_f(T) < A$), затем начинает уменьшаться (если A не возрастает), что приводит к изменению знака $\dot{B}$ на отрицательный, т.е. к отмиранию биомассы растения.

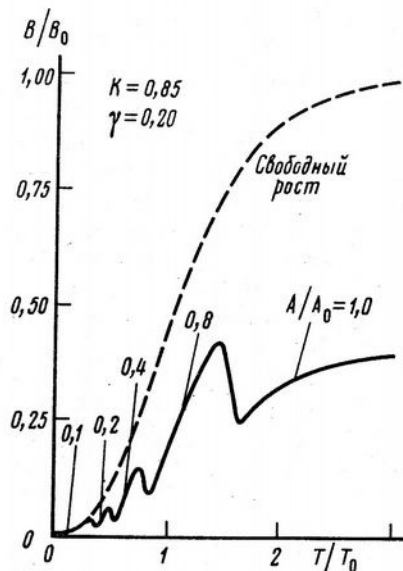


Рис. 1. Колебательные изменения биомассы (сплошная линия) растения при последовательном увеличении доступной ему площади роста A . Для свободно-растущего растения возраста T взяты следующие зависимости: $A_f(T) = A_0 \cdot t h^2(T/T_0)$, $B_f(T) = B_0 \cdot t h^3(T/T_0)$. Принято также, что $B/\tau(B) = \alpha \cdot B^k$, $f_1(x) = x^\gamma$, $\alpha = 1$.

Необходимо отметить, что в данном сообщении речь идет о биомассе, как той части полной массы растения, в которой имеет место значимый обмен вещества. Это вполне соответствует представлениям Э.С. Бауэра о "живой массе" (8) и Д.А. Сабина о механизме, приводящем к ограниченности приложения уравнения Блекмана (экспоненциальный рост) и к "возможному разнообразию кривых роста при различных условиях питания организмов" (1), стр. 22). Можно полагать, что на начальном этапе роста растения (свободный рост) так понимаемая биомасса близка по величине к полной массе растения, определяемой экспериментально. При дальнейшем развитии растения (к концу сезона для однолетних и в среде сезонов для многолетних) различие величин биомассы и полной массы растения значительно возрастает.

Используя уравнение (1) и вышесказанное, рассмотрим однородное растительное сообщество, под которым будем понимать сообщество, состоящее из генотипически одинаковых растений одного возраста, расположенных на гомогенной территории исходно геометрически правильным образом (например, квадратная решетка). Эти условия обеспечивают для всех членов сообщества одинаковость начальной величины площади A и функций $A_f(T)$, $B_f(T)$, $1/\tau(B)$ и $f_1(X)$. Как следует из уравнения (1) при достаточной густоте в таком сообществе в некоторый момент времени из-за коллективного самоугнетения должно произойти одновременное массовое отмирание растений (в идеальном случае — всех сразу). Можно предполагать, что сходный эффект в свое время имел место при катастро-

фическом усыхании насаждений в Бузулукском бору ⁽⁹⁾. Реально, конечно, что даже культурное растительное сообщество генотипически не вполне однородно; территория, им занимаемая, мозаична по своим свойствам, а расположение растений отклоняется от геометрически правильной решетки. Это приводит к тому, что обычно не наблюдается таких катастрофических отмираний всех растений, а имеет место более или менее постепенное изреживание естественных сообществ. Следствием этого и являются S-образные кривые хода роста объемов средних модельных деревьев естественных древостоев, обычно приводимые в литературе.

В культурных сообществах (насаждениях) при достаточной их однородности и густоте, как следует из изложенного, должно наблюдаться следующее явление. К некоторому возрасту почти все растения сообщества должны попасть в угнетенное состояние и биомасса каждого из них начнет уменьшаться. При наличии некоторой неоднородности сообщества (например, наличие достаточно узкого распределения растений по величине площади роста, приходящейся на растение) часть (близкая к $1/2$) растений успеет несколько раньше отмереть или настолько ослабнуть, что за их счет их соседи фактически смогут увеличить (в среднем удвоить) свои площади роста и биомасса каждого из оставшихся в живых начнет снова увеличиваться. При достаточно высокой исходной геометрической однородности после такого изреживания определенная геометрическая однородность сообщества должна сохраниться и через определенное время коллективное самоугнетение и изреживание сообщества должны повториться. Такие колебательные коллективные изменения биомассы доживших до рассматриваемого момента членов сообщества (и сообщества в целом) могут происходить пока имеется рост функций $A_f(T)$ и $B_f(T)$ и сохраняется достаточная геометрическая однородность сообщества. На рис. 1 приведена рассчитанная по уравнению (1) при указанных на рисунке значениях параметров зависимость биомассы растения от возраста, когда на этапах отмирания биомассы растения имитируется увеличение доступной ему площади роста (увеличивается параметр κ).

Можно полагать, что описанное выше явление коллективного самоугнетения в однородном растительном сообществе и колебательных изменений биомассы его членов может, кроме очевидного теоретического, представлять также и практический интерес, так как образование хозяйственно ценных органов связано с уменьшением биомассы растений (понимаемой в указанном выше смысле). Учет факторов, определяющих динамику биомассы растения и сообщества и, в первую очередь, геометрических факторов представляется весьма важным для понимания процессов, происходящих в естественных сообществах и для правильной организации процесса получения урожая в культурных сообществах.

Институт агрохимии и почвоведения
Академии наук СССР
Пушино Московской обл.

Поступило
19 II 1979

ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Д.А. Сабинин, Физиология развития растений, М., 1963.
- ² Х. Лир, Г. Польстер, Г.И. Фидлер, Физиология древесных растений, М., 1974.
- ³ В.В. Кузьмичев, Закономерности роста древостоев, Новосибирск, 1977.
- ⁴ В.В. Галицкий, А.С. Комаров, Несвободный рост биомассы организма, Пушино, 1974.
- ⁵ В.В. Галицкий, А.С. Комаров, В сб.: Моделирование почвенных процессов и автоматизация их исследований, М., 1976.
- ⁶ В.В. Галицкий, А.С. Комаров, Модель динамики биомассы дерева, Пушино, 1978.
- ⁷ Г.Г. Винберг, Журн. общ. биол., т. 37, в. 1, 56 (1976).
- ⁸ Э.Р. Бауэр, Теоретическая биология, М.-Л., 1935.
- ⁹ В.И. Рубцов, Культуры сосны в лесостепи, М., 1969.