

УДК 57.047:582+001.8

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ: ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ И СТАТИЧЕСКИЙ ПОДХОДЫ

Макарова Е. И., Котов С. Ф.

*Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского, Симферополь,
helen2502@list.ru, sfktv@ukr.net*

В статье рассматриваются два основных подхода к исследованию взаимодействий между растениями в растительных сообществах: экспериментальные и основанные на анализе существующего размещения растений, анализируются их достоинства и недостатки, возможности и ограничения.

Ключевые слова: взаимодействия, фитоценоз, методы, эксперимент, анализ размещения растений.

ВВЕДЕНИЕ

Биологическое разнообразие и его происхождение всегда являлись источником удивления и интереса, а также предметом многочисленных исследований со времен Уоллеса и Дарвина. Однако мы и до сих пор не знаем, например, каким образом миллионы видов живых организмов сосуществуют на Земле, поскольку механизмы, лежащие в основе их взаимодействий, изучены недостаточно [1]. Важную роль в распределении и выживании особей в сообществах играют факторы неживой среды, однако необходимо учитывать также влияние биотических факторов, поскольку они определяют успешность существования видов в условиях конкретного экотопа [2; 3]. Сегодня общепринятым является мнение о том, что, входя в состав различных растительных сообществ, зачастую очень сложно организованных, растения испытывают многообразные влияния соседних растений и сами оказывают воздействия на сообитателей [2–26]. Ведущая роль в создании особых условий среды вокруг отдельных особей и во всем ценозе принадлежит видам-эдификаторам, средообразующим действием которых в значительной степени определяется облик ценоза [27]. Многообразные взаимодействия, существующие между растительными организмами, определяют основные свойства фитоценозов, в том числе, их границы, сложение и развитие, видовое разнообразие, доминирование в их составе определенных видов, а так же оказывают влияние на фиксацию и трансформацию энергии, биологический круговорот веществ и воздействие фитоценоза на экотоп [2; 28–37]. В. Н. Сукачев [4] подчеркивал, что без учета фитосоциальных отношений невозможно рассматривать ни одного явления в жизни сообществ.

Изучение взаимных отношений растений друг с другом при совместном произрастании является одним из важнейших вопросов фитоценологии и

биоценологии [18; 37], а также имеет большое познавательное, философское значение, поскольку взаимоотношения организмов филогенетически развивались совместно с развитием самих организмов и изменениями среды их обитания, будучи одним из факторов видообразования в органическом мире и одновременно следствием самой эволюции органического мира [8]. Необходимость исследований в этой области диктуется не только теоретическими, но и практическими интересами и потребностями рационального использования естественных и искусственно созданных фитоценозов [8; 25; 39; 40]. Взаимодействия между растениями изучаются на разных уровнях [61].

Целью данного краткого обзора является описание методов исследования, применяемых при изучении внутри- и межвидовых взаимоотношений на популяционном уровне.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Формы взаимоотношений между растениями при их совместном существовании разнообразны и динамичны [25]. Существует множество классификаций взаимодействий, различающихся между собой набором основополагающих признаков [7; 10; 12; 28; 38; 41; 42]. Используемые в общей экологии классификации подобных влияний [12] не могут в полной мере удовлетворить фитоценолога, потому как они не отражают реальное разнообразие взаимодействий между растениями. Наиболее известные фитоценологические классификации В. Н. Сукачева [7] и М. В. Маркова [10]. Большую популярность также приобрела классификационная система, предложенная В. С. Ипатовым и Л. А. Кириковой [43]. Авторы убеждены, что отразить многообразие взаимодействий возможно лишь путем их группировки по разным признакам. Даже взаимоотношения между одной и той же парой особей или одними и теми же конкретными коллективами растений могут рассматриваться в разных аспектах объектов и односторонне. Односторонние воздействия нередки в растительных сообществах. На этом основании авторами была разработана двухуровневая классификация отношений между растительными организмами: по субъектам (индивидуальные и коллективные), по способам воздействия (механические, физические, экологические, ценотические, химические, информационно-биологические), по участию среды (непосредственные, топические), по роли среды в питании растений (трофические, ситуационные), по последствиям для растений (конкуренция и взаимоограничение, приспособительные, изживание – ограничение, изживание – элиминация, недопущение, самоограничение, самоблагоприятствование). Авторы отмечают, что реально в сообществе все типы взаимодействий осуществляются одновременно и образуют сплошную систему, что в результате приводит к выделению внутри популяции трех групп особей: господствующих, индифферентных и угнетенных [43].

Сегодня существует большое количество методов, позволяющих изучать взаимодействия между растениями. Каждый из методов имеет свои достоинства и недостатки, возможности и ограничения. Все известные методы можно объединить в две группы: изучение растений в искусственно созданных и контролируемых

условиях (экспериментальные методы) и методы, основанные на анализе существующего размещения растений.

Суть экспериментального подхода заключается в изменении напряженности только одного фактора при условии неизменности всех остальных (при $n \rightarrow \infty$).

Первый вегетационный опыт по изучению конкурентных взаимодействий был проведен выдающимся немецким физиологом растений Ю. Саксом в 1860 г. Поместив в сосуды одинакового размера шесть и двенадцать экземпляров гречихи, Сакс наблюдал угнетение растений при норме 12 особей на сосуд и объяснил это недостатком элементов минерального питания. При последующем внесении удобрений им был установлен хороший рост растений и при норме 12 растений на сосуд. В последующих признанных классическими опытах Вольпи была изучена реакция нескольких видов возделываемых растений на загущение посева. Автором определялись влияние загущения на высоту растения, диаметр стебля, размеры соцветия, число плодов, время цветения и созревания семян [45].

Экспериментальное изучение взаимоотношений в фитоценозах получило широкое распространение в геоботанике. В этой области выполнено большое количество работ, получены очень интересные результаты [46]. В качестве методических приемов использовались оценка напряженности конкуренции растений в чистых и смешанных посевах [47; 48], а также степень дифференциации их экологических ниш [49], динамика вытеснения одного вида другим в чистых и смешанных культурах различных видов *Lemna* в лаборатории на питательных средах [50], исследования конкурентоспособности по способности к самовоспроизведению различных генотипов, выращиваемых в смеси, удаление доминирующих видов из сообществ [51; 52], сравнение функциональных особенностей видов, конкурирующих за лимитированный ресурс [53]. Проводились опыты по изоляции небольших площадок в различных лесных сообществах от корней деревьев [45]. К этому направлению можно также отнести опыты по фертилизации почвы [16; 44]. Исследования конкурентных взаимодействий осуществлялись и в экстремальных условиях среды обитания, например, в пустынных сообществах изучались отношения между кустарниками двух видов при удалении соседних растений и при изменении условий увлажнения [54].

Вместе с тем первые работы экспериментальной направленности зачастую не сопровождались применением статистических методов, в них отсутствовали какие-либо сравнимые оценки интенсивности взаимодействий между растениями. Следует отметить также, что в эксперименте основные параметры поддаются контролю, однако многие факторы, в том числе и эндогенные, изменяются непредсказуемо. При этом внешняя скоррелированность структур и протекающих в них процессов достигается системой баланса множества положительных и отрицательных обратных связей, где нелинейность играет первостепенную роль. Искусственная регуляция условий среды искажает полученные данные и вносит коррективу в сделанные выводы. В невозможности учесть все эти моменты и состоит ограниченность экспериментального подхода. Н. А. Журавлева называет это физиологией «снизу» [55].

Для второй группы методов характерна оценка естественно складывающейся картины проявления различных показателей, по соотношению которых судят о вызвавших их причинах. Данный подход, таким образом, связан с выяснением отношений между видами по конечному эффекту и чаще всего основан на анализе размещения особей. В противоположность экспериментальным методам регистрируется единственно возможная реакция растения на конкретный комплекс факторов среды. Такой подход Н. А. Журавлева называет физиологией «сверху» [55]. Для этой группы методов характерно выявление взаимодействий между растениями с использованием методов статистики. Последовательность действий при этом такова, что вначале устанавливается факт наличия взаимодействий, их сила, характер, затем результаты интерпретируются экологически. Полученные количественные оценки считаются объективными и легко сравнимыми между собой, всегда можно установить их достоверность.

Изучение взаимовлияний компонентов растительного сообщества в природных местообитаниях представляет большой интерес, их результаты являются наиболее ценными для экологии [31]. Для изучения механических и эпифитных взаимоотношений наблюдения в природе могут дать практически исчерпывающий материал. Сходная ситуация обстоит с паразитическими отношениями, однако в ряде случаев требуются более детальные экспериментальные исследования для оценки вреда, наносимого паразитом растению-хозяину при прочих равных условиях. Изучение симбиоза кроме наблюдений в природе требует углубленного изучения при помощи физиологических методов. Биохимические взаимовлияния могут быть вскрыты только путем постановки соответствующих экспериментов по совместному культивированию растений и последующему изучению их выделений [38].

Наиболее сложным является изучение косвенных взаимоотношений, осуществляющихся опосредованно, путем изменения условий обитания: влажности, освещения, потребления ресурсов среды. В этом случае требуются длительные наблюдения в природе и постановка точных экспериментов. Сущность этих взаимоотношений может быть полностью вскрыта лишь при условии достаточно глубокого изучения в свете экологии и биологии компонентов данного фитоценоза в их онтогенетическом развитии; сезонных и погодичных изменений состава и структуры фитоценоза; воздействий отдельных компонентов фитоценоза на те или иные условия среды; сезонных и погодичных изменений физиологически действующих режимов среды (экотопа), которые в свою очередь тесно связаны с другими косвенно действующими физико-географическими факторами.

Для исследования аллелопатии необходимо использовать целый набор методов. Методология аллелопатии должна включать кроме сугубо субъективных методов (например, различные биотесты) как фитоценотические, так и физиолого-биохимические, биофизические, цитологические, микробиологические и прочие методы, т. е. исследования должны быть комплексными. На сегодняшний день существует множество работ по аллелопатии [40; 56–59].

В методах на основе анализа существующего размещения особей для оценки степени взаимозависимости видов, интерпретируемой как их

конкурентоспособность, используется корреляционный анализ жизненности особей с расстоянием между ними [60]. Одним из методов, позволяющих оценить роль конкурентных отношений в создании горизонтальной структуры естественных сообществ, является метод межвидовых сопряженностей. Он основывается на учете совместной встречаемости видов в серии мелких площадок [61]. Главным недостатком этого метода является невозможность получения четких недвусмысленных результатов, поскольку сопряженность обусловлена не только напряженностью конкурентных отношений между видами, но и степенью сходства их реакции на изменение условий среды, ее неоднородностью, особенностью семенного и вегетативного размножения видов, пространственным исключением [62]. Графическое отражение концентрации (покрытие, численность, микровстречаемость) одного вида (подчиненного) при увеличении концентрации другого (действующего) получило название кривых сопряженности [6; 27]. Для описания всех типов сопряженности автором было предложено дифференциальное уравнение, целью которого являлось установление формы связи, а не ее тесноты. Кроме того А. А. Урановым и его коллегами [27] был предложен метод учета микровстречаемости.

Модифицированный вариант использования сопряженностей был предложен Л. Коулом [41] и В. И. Василевичем [63; 64]. Применение метода парциальных сопряженностей позволяет выявить только сильные взаимодействия между растениями, поскольку учитывается встречаемость видов, а не их обилие. Метод предполагает однородность экологического фона. Вычисляют сопряженность какой-либо пары видов, где третий вид присутствует с высоким обилием, и на площадках, где этот вид отсутствует или редок.

Большое количество работ посвящено изучению фитогенного поля (ФП) растений [65–71]. Изучение взаимной сопряженности видов дает косвенную характеристику ФП. Это направление исследований зародилось и сложилось под влиянием учения о фитогенном поле А. А. Уранова [65]. Согласно этой теории растение в процессе своей жизнедеятельности преобразует условия первичной абиотической среды в пределах некоторого пространства – фитогенного поля и влияет тем самым на жизненность, обилие и распространение других видов.

В последнее время все большее влияние исследователей привлекают бесплощадочные методы изучения состава и строения растительных сообществ. В связи с тем, что площадка, какой бы формы и размера она ни была, представляет собой ограниченный участок растительности, у геоботаников возникла необходимость найти методы, исключающие условности в выборе учетной единицы. Бесплощадочные методы учета растительности предполагают исследование фитоценозов путем сбора информации о признаках растительности (обилии видов, проективном покрытии и пр.) без закладки пробных площадок. Данные методы заключаются в измерении расстояния от фиксированной особи (или точки) до других особей того или иного вида [61; 72].

Методы вычисления численности по расстояниям основываются на случайном распределении особей, а этого в большинстве случаев нет. Поэтому методы измерения расстояний могут дать искаженную оценку численности. Хотя эти

методы на первый взгляд кажутся очень объективными, ряд нюансов обуславливает довольно существенную систематическую ошибку. Во-первых, экземпляры растений во многих случаях не занимают точку на поверхности почвы, а имеют определенный диаметр и не всегда правильную форму, в связи с чем, не всегда легко решить, до какой точки нужно измерять расстояния. Во вторых особи растений не всегда легко различимы. Эти методы нуждаются в доработке, что позволит более ясно очертить сферу их применения, но уже сейчас они используются довольно широко [61; 72].

Довольно перспективное направление исследований сложилось на основе анализа ростовых функций, главным образом, благодаря работам японских ученых [73] и некоторых других исследователей [74–78]. При построении моделей, характеризующих рост, продуктивность и взаимоотношения между растениями, можно выделить три направления:

1. подбор какой-либо математической зависимости к экспериментальным данным;
2. теоретическое моделирование основных механизмов взаимоотношений;
3. имитационное моделирование при помощи ЭВМ, объединяющее оба направления.

Как экспериментальный подход, так и подход, основанный на анализе существующего размещения особей, не являются взаимоисключающими, напротив, они дополняют друг друга [78]. Например, для выяснения влияния соотношения благоприятствования и конкуренции за ресурсы на отношение биомасса-плотность была применена специально разработанная математическая модель «zone of influence» (ZOI-model). Гипотезы, выдвинутые на основе этой модели, проверялись путем постановки полевых экспериментов. ZOI-model применялась этими же авторами в нескольких исследованиях [80–82]. В других исследованиях использовались серии плотностей (community density series – CDS) для определения роли биотических и абиотических факторов в экспериментальных растительных сообществах. В этой работе с помощью CDS исследуется продуктивность сообществ при уменьшающихся плотностях, иногда доходящих до нулевых значений (взаимодействия отсутствуют), и при высоких значениях плотности, приближающихся к природным системам. Такой подход на уровне сообщества является модификацией традиционных density-yield экспериментов, обычно используемых для одного вида. Полученные данные по влиянию плотности, увлажнения и внесения минеральных удобрений на экспериментальные сообщества были изучены с помощью анализа вариантов (ANOVA), анализа ковариации (ANCOVA), т. е. материал обрабатывался статистически [83].

Таким образом, статистический метод исследований является не менее информативным, чем тщательно спланированный одно- или многофакторный эксперимент. Как экспериментальные методы, так и методы исследования взаимодействий растений на основе анализа существующего размещения особей правомерны, каждый подход может оказаться преимущественным, что определяется целями исследований. Хорошие результаты дает совместное применение обоих подходов к изучению взаимодействия особей в ценопопуляциях.

ВЫВОДЫ

1. Основными методами изучения взаимодействий между растениями являются: построение теоретических моделей взаимных влияний растений с последующей проверкой в эксперименте или на природных сообществах; методы, основанные на анализе существующего размещения растений в фитоценозах, и методы, сопровождающиеся экспериментальным регулированием взаимодействий между растениями в искусственных посевах и естественных условиях произрастания.

2. Каждая группа методов имеет свои достоинства и недостатки. В идеале, полезно применение комплексных методов исследования взаимовлияний между растениями, сочетающих в себе достоинства каждой из групп.

3. Наиболее ценные результаты приносит использование методов исследования взаимодействий между видами в природных условиях.

Список литературы

1. Tilman D. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search of general principles / D. Tilman // *Ecology*. – 1999. – 80 (5). – P. 1455–1474.
2. Ungar I. A. Are biotic factors significant in influencing the distribution of halophytes in saline habitats? / I. A. Ungar // *The botanical review*. – 1998. – 64 (2). – P. 176–199.
3. Aerts R. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant–soil feedbacks / R. Aerts // *Journal of Experimental Botany*. – 1999. – Vol. 50, № 330. – P. 29–37.
4. Сукачев В. Н. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию) / В. Н. Сукачев. – Ленинград-Москва, 1928. – 232 с.
5. Бялович Ю. П. К вопросу внутривидовых и межвидовых взаимоотношений / Ю. П. Бялович // *Бюллетень МОИП, отделение биология*. – 1953. – Т. LVIII, № 2. – С. 76–92.
6. Уранов А. А. Количественное отношение межвидовых отношений в растительном сообществе / А. А. Уранов // *Бюллетень МОИП, отделение биология*. – 1955. – Т. LX, № 3. – С. 31–48.
7. Сукачев В. Н. О внутривидовых отношениях в растительном мире / В. Н. Сукачев // *Бюллетень МОИП, отделение биология*. – 1956. – Т. LXI, № 2. – С. 5–20.
8. Сукачев В. Н. Новые данные по экспериментальному изучению взаимоотношений растений / В. Н. Сукачев // *Бюллетень МОИП, отделение биология*. – 1959. – Т. LXIV, № 4. – С. 35–46.
9. Новые физиологические и биологические стороны взаимоотношений между высшими растениями / [А. Винтер] // *Механизмы биологической конкуренции (сборник научных трудов)*: [ред. кол. Р. Л. Берг, А. Л. Тахтаджян]. – Москва: «Мир», 1964. – С. 289–308.
10. Фитоценоз как форма совместного существования растительных организмов / [М. В. Марков] // *Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах (сборник научных трудов)*: [ред. кол. А. М. Гродзинский и др.]. – К.: «Наукова думка», 1970. – Вып. 1. – С. 12–15.
11. Взаимоотношение между видами растений / [Я. П. Ван Ден Берг, Г. С. Энник] // *Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах (сборник научных трудов)*: [ред. кол. А. М. Гродзинский и др.]. – К.: «Наукова думка», 1973. – Вып. 4. – С. 47–57.
12. Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – Москва: «Мир», 1975. – 740 с.
13. Горышина Т. К. Экология растений / Т. К. Горышина. – М.: Высш. школа, 1979. – 368 с.
14. Куркин К. А. Фитоценотическая конкуренция. Системные особенности и параметрические характеристики / К. А. Куркин // *Ботанический журнал*. – 1984. – Т. 69, № 4. – С. 43–447.
15. Марков М. В. Популяционная биология растений / М. В. Марков. – Изд-во Казанского ун-та, 1986. – 111 с.
16. Работнов Т. А. Экспериментальная фитоценология / Т. А. Работнов. М.: МГУ, 1987. – 160 с.
17. Котов С. Ф. Количественный подход к оценке конкурентных взаимодействий на уровне сообщества. I. Моноценозы однолетников / С. Ф. Котов // *Экология та ноосферология*. – 1996. – Т. 2, № 3–4. – С. 134–139.

18. Василевич В. И. Количественный анализ фитогенного поля ценопопуляций некоторых древесных видов / В. И. Василевич, С. Ф. Котов // Труды Никитского ботанического сада. – 1997. – Т. 117. – С. 81–92.
19. Котов С. Ф. Количественный анализ взаимодействий в ценопопуляциях некоторых галофитных растений / Котов С. Ф. // Укр. ботан. журн. – 1997. – Т. 54, № 1. – С. 57–62.
20. Котов С. Ф. Конкуренция в сообществах галофитов при двух уровнях почвенного плодородия / С. Ф. Котов // Укр. бот. журнал. – 1997. – Т. 54, № 6. – С. 525–529.
21. Миркин Б. М. Современная наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. – М.: Логос, 2001. – 261 с.
22. Крышень А. М. Структура растительного сообщества вейниковой вырубki. 2. Взаимоотношения доминантов / А. М. Крышень // Ботанический журнал. – 2003. – Т. 88, № 12. – С. 73–83.
23. Журавлева Е. Н. Взаимоотношения видов растений в заболоченных сосновых лесах Северо-Запада России. 1. Влияние экологических факторов, формируемых древостоем, на виды мохового и травяно-кустарничкового ярусов / Е. Н. Журавлева, В. С. Ипатов // Ботанический журнал. – 2005. – Т. 90, № 5. – С. 702–712.
24. Журавлева Е. Н. Взаимоотношения видов растений в заболоченных сосновых лесах Северо-Запада России. 2. Альтернативная изменчивость / Е. Н. Журавлева, В. С. Ипатов // Ботанический журнал. – 2005. – Т. 90, № 10. – С. 1486–1498.
25. Котов С. Ф. Влияние увлажнения, засоленности и конкурентных взаимодействий на жизнеспособность и продукционную деятельность *Salicornia europaea* (Chenopodiaceae) / С. Ф. Котов, С. Н. Жалдак // Вісник Дніпр. НУ, сер. Біологія, Екологія. – 2005. – Т. 2., вип. 13. – С. 84–90.
26. Ипатов В. С. Роль взаимоотношений видов растений в организации фитоценозов в заболоченных сосняках / В. С. Ипатов, Е. Н. Журавлева // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: 22–27 сентября 2008 г.: материалы всероссийской конференции. – Петрозаводск, 2008. – Ч. 5. – С. 120–122.
27. Уранов А. А. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения) / А. А. Уранов, Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова. – Изд-во Наука, 1977. – 131 с.
28. Goldberg D. E. Competition ability: definitions, contingency and correlated traits / D. E. Goldberg / Phil. Frans. Roy. Soc. London. B. – 1996. – 351, № 1345. – P. 1377–1385.
29. Экология. Особи, популяции и сообщества / [отв. ред. А. М. Гиляров]. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.
30. Keddy P. A. Plant zonation on lakeshores in Nova Scotia: a test of the resource specialization hypothesis / P. A. Keddy // Journal of Ecology. – 1984. – 72. – P. 797–808.
31. Работнов Т. А. Фитоценология / Т. А. Работнов. – М.: Изд-во МГУ. – 1992. – 352 с.
32. Котов С. Ф. Взаимодействия в ценопопуляциях *Salicornia perennans* Willd.: соотношение конкуренции и благоприятствования / С. Ф. Котов // Уч. зап. Тавр. нац. ун-та. Сер. Биология, химия. – 2009. – Т. 22, № 1. – С. 42–49.
33. Johanson M. E. Intensity and asymetry of competition between plant pairs of different degrees of similarity: an experimental study on two guilds of wetland plants / M. E. Johanson, P. A. Keddy // Oikos. – Vol. 60, № 1. – 1991. – P. 27–34.
34. Fowler N. Competition and coexistence in a North Carolina grassland. II. The effects of experimental removal of species / N. Fowler // Journal of Ecology. – 1981. – 69. – P. 843–854.
35. Grace J. B. Habitat partitioning and competitive displacement in cattails (*Typha*): experiment field studies / J. B. Grace, R. Wetzel // American Naturalist. – 1981. – 118. – P. 463–474.
36. Silander J. A. Analysis of interspecific interactions in a coastal plant community – a perturbation approach / J. A. Silander, J. Antonovics // Nature. – 1982. – 298. – P. 557–560.
37. Platt W. J. An experimental study of competition among fugitive prairie plants / W. J. Platt, I. M. Weis // Ecology. – 1985. – 66. – P. 708–720.
38. Полевая геоботаника / [Под ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина]. – Изд-во АН СССР, 1959. – Т. 1. – 445 с.
39. Якушев Б. И. Межвидовые и внутривидовые отношения растений в искусственных фитоценозах / [Б. И. Якушев, И. Н. Рахтеенко, Б. С. Мартинович и др.]. – Мн.: Наука и техника, 1987. – 175 с.
40. Значение аллелопатического фактора во взаимоотношениях растений в фитоценозах / [Р. П. Шеф] // Аллелопатия и продуктивность растений (сборник научных трудов): [ред. кол. А. М. Гродзинский и др.]. – К.: Наука, 1990. – С. 114–120.

41. Миркин Б. М. Фитоценология. Принципы и методы / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг. – М.: Наука, 1978. – 212 с.
42. A neighborhood view of interactions among individual plants / [P. Stoll, J. Weiner] // The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity: [eds. U. Dieckmann, R. Law & Metz JAJ]. – Cambridge University Press, 2000. – P. 11–27.
43. Ипатов В. С. Фитоценология / В. С. Ипатов Л. А. Кирикова. – Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1997. – 316 с.
44. Clements F. E. Plant competition / F.E. Clements, J.E. Weaver, H.C. Hanson. – Washington: Carnegie Inst. Publ. House, 1929. – 256 p.
45. Работнов Т. А. История фитоценологии / Т.А. Работнов. – М.: «Аргус», 1995. – 158 с.
46. Современные достижения и перспективы развития каузальной фитоценологии в Советском Союзе / [В. Г. Карпов] / Основные проблемы современной геоботаники. – Ленинград, 1968. – С. 131–152.
47. McGilchrist C. A. Analysis of competition experiments / C. A. McGilchrist // Biometrics. – 1965. – V.21, № 4. – P. 975–985.
48. McGilchrist C. A. A revised analysis of plant competition experiments / C. A. McGilchrist, V. R. Trenbath // Biometrics. – 1971. – V.27, № 3. – P. 659–671.
49. Василевич В. И. Экспериментальное изучение взаимоотношений *Trifolium pratense* (Fabaceae) со злаками / В.И. Василевич, В.П. Кириллова // Ботанический журнал. – 1993. – Т. 75, № 9. – С. 34–43.
50. Clatworthy J. N. Studies on the nature of competition between closely related species / J. N. Clatworthy // D. Phil. Thesis, University of Oxford.
51. Карманова И. В. Конкуренция за питательные вещества и семенное возобновление в травянистых сообществах таежной зоны / И. В. Карманова // Докл. АН СССР. – 1960. – Т. 133, № 6. – С. 1468–1471.
52. Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии / В. И. Василевич. – Л.: Наука, 1983. – 248 с.
53. Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений / Дж. Харпер // Механизмы биологической конкуренции (сборник научных трудов): [ред. кол. Р. Л. Берг, А. Л. Тахтаджян]. – Москва: «Мир», 1964. – С. 11 – 54.
54. Manning S. J. Root systems, spatial patterns and competition for soil moisture between two desert subshrubs / S. J. Manning, M. G. Barbour // Amer. J. Bot. – 1988, № 75. – P. 885–893.
55. Журавлева Н. А. Физиология растительного сообщества. Принципы конкуренции / Н. А. Журавлева. – Новосибирск: ВО «Наука», 1994. – 172 с.
56. Работнов Т. А. Условия проявления аллелопатии в фитоценозах / Т. А. Работнов // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Серия биология. – 1974. – № 6. – С. 811–820.
57. Райс Э. Л. Аллелопатия / Э. Л. Райс. – М.: Мир, 1978. – 392 с.
58. Симагина Н. О. Влияние эдафических факторов на проявление аллелопатического эффекта галофитов / Н. О. Симагина, Н. Ю. Лысякова // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2009. – Т. 21 (61), № 3. – С. 140–147.
59. Гродзінський А. М. Основи хімічної взаємодії рослин / А. М. Гродзінський. – К.: «Наукова думка», 1973. – 205 с.
60. Pielou E. C. A single mechanism to account for regular, random and aggregated population / E. C. Pielou // J. Ecol. – 1960. – Vol. 48, № 3. – P. 575–584.
61. Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике / В. И. Василевич. – Л.: «Наука», 1969. – 232 с.
62. Василевич В. И. Взаимоотношения ценопопуляций растений в фитоценозах и их количественная оценка / В. И. Василевич // 6 чтения памяти академика В. Н. Сукачева. – М.: «Наука», 1988. – С. 59–82.
63. Василевич В. И. Использование парциальных сопряженностей для анализа структуры фитоценоза / В. И. Василевич // Докл. АН СССР. – 1963. – Т. 148, № 1. – С. 214–216.
64. Василевич В. И. Парциальные сопряженности между видами в луговом сообществе / В. И. Василевич // Докл. АН СССР. – 1970а. – Т. 190, № 5. – С. 1246–1249.
65. Уранов А. А. Фитогенное поле / А. А. Уранов // Проблемы современной ботаники. – 1965. – Т. 1. – С. 251–254.

66. Демьянов В. А. Метод изучения фитогенного поля древесных пород / В. А. Демьянов // Бот. журн. – 1978. – Т. 63, № 9. – С. 1302–1308.
67. Самойлов Ю. И. Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* L. (*Fabaceae*) / Ю. И. Самойлов // Ботанический журнал. – 1983. – Т. 68, № 8. – С. 1022–1034.
68. Ястребов А. Б. Интерференция фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках / А. Б. Ястребов // Ботанический журнал. – 1993. – Т. 78, № 6. – С. 54–65.
69. Ястребов А. Б. Исследования фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках / А. Б. Ястребов, Н. В. Лычаная // Ботанический журнал. – 1993. – Т. 78, № 5. – С. 78–92.
70. Норин Б. Н. Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле / Б. Н. Норин // Ботанический журнал. – 1987. – Т. 72, № 9. – С. 1161–1174.
71. Грейг-Смит П. Количественная экология растений / П. Грейг-Смит. – Москва: «Мир», 1967. – 359 с.
72. Карманова И. В. Математические методы изучения роста и продуктивности растений / И. В. Карманова. – Москва: «Наука», 1976. – 223 с.
73. Weiner J. Size variability and competition in plant monocultures / J. Weiner, S. C. Thomas // Oikos. – 1986. – № 47. – P. 211–222.
74. Miller T.E. Local density variation may vivic effects of asymmetric competition on size variability / T.E. Miller, J. Weiner // Ecology. – 1989. – 70 (40). – P. 1188–1191.
75. Damgaard C. Plant competition experiments: testing hypotheses and estimating the probability of coexistence / C. Damgaard // Ecology. – 1998. – 79 (5). – P. 1760–1767.
76. Damgaard C. Plant competition experiments: testing hypotheses and estimating the probability of coexistence / C. Damgaard // Ecology. – 1998. – Vol. 79, № 5. – P. 1760–1767.
77. Damgaard C. Modelling individual growth and competition in plant populations: growth curves of *Chenopodium album* at two densities / C. Damgaard, J. Weiner, H. Nagashima // Journal of Ecology. – 2002. – 90. – P. 666–671.
78. Трасс Х. Х. Развитие количественно-статистических методов изучения растительного покрова / Х.Х. Трасс // Ботанич. журн. – 1971. – Т. 56, № 4. – С. 457–464.
79. Chu C. J. Balance between facilitation and resource competition determines biomass–density relationships in plant populations / C. J. Chu, F. T. Maestre, X. Sa, J. Weiner et al. // Ecology Letters. – 2008. – 11. – P. 1189–1197.
80. Chu C. J. Positive interactions can increase size inequality in plant populations / C. J. Chu, J. Weiner, F. T. Maestre, X. Sa // Journal of Ecology. – 2009. Vol. 97. – P. 1401–1407.
81. Chu C. J. Effects of positive interactions, size symmetry of competition and abiotic stress on self-thinning in simulated plant populations / C. J. Chu, J. Weiner, F. T. Maestre, Wang Y. S. et al. // Annals of Botany. – 2010. – V. 106. – P. 647–652.
82. Treberg M. A. Density dependence in an experimental boreal forest understory community / M. A. Treberg, R. Turkington // Botany. – 2010. – 88. – P. 753–764.

Макарова О. И., Котов С. Ф. Методи вивчення взаємодій між рослинами: експериментальний та статичний підходи // Екосистеми, їх оптимізація та охорона. Сімферополь: ТНУ, 2012. Вип. 6. С. 225–234.

У статті розглядаються два основні підходи що до дослідження взаємодій між рослинами у рослинних співтовариствах: експериментальні та засновані на аналізі існуючого розміщення рослин, аналізуються їх переваги і недоліки, можливості та обмеження.

Ключові слова: взаємодії, фітоценоз, методи, експеримент, аналіз, розміщення рослин.

Makarova H. I., Kotov S. F. Methods of study of the interactions between plants: experimental and static approach // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2012. Iss. 6. P. 225–234.

The article discusses two basic approach to the study of interactions between plants in plant community: experimental and based on an analysis of the existing placement of plants, analyzes their strengths and weaknesses, opportunities and constraints.

Key words: interaction, phytocenosis, methods, experiments, analysis, plant location.

Поступила в редакцію 19.10.2012 г.