

УДК 630*165:630*181.35:630*182

КОНКУРЕНЦИЯ МЕЖДУ ДЕРЕВЬЯМИ В 55-ЛЕТНИХ КУЛЬТУРАХ СОСНЫ

Рогозин М.В.

*Пермский государственный национальный исследовательский университет,
Пермь, e-mail: rog-mikhail@yandex.ru*

Изучались 55-летние культуры сосны на 17 пробных площадях со сплошным картированием деревьев. Средние высота и диаметр 27.2 м и 20.6 см, полнота 0.96, густота 940–1620 шт./га. Вокруг деревьев построили полигоны питания для возраста 30–40 и 41–55 лет. Анализ 1623 полигонов в окружении 4–8 деревьев-соседей показал, что корреляция между площадью питания и диаметром ствола дерева равна $r = 0.252 \pm 0.023$ при силе влияния 6.4%. Это влияние того же порядка, что и ранее установленное в 184-летнем сосняке (7.7%). В густых местах лесных культур изучаемая корреляция понижалась до $r = 0.19 \pm 0.03$, а в редких местах возрастала до $r = 0.32 \pm 0.03$. Это указывает на то, что в микроценозе действие густоты в целом такое же, как и в древостоях: густота влияет на средние диаметры стволов на пробных площадях при $r = -0.87 \pm 0.06$. Далее изучали взаимодействие центрального дерева и соседей в 190 полигонах на двух пробных площадях с полнотой 1.0 тремя способами: 1) определяли давление суммы диаметров соседей на единицу площади питания центрального дерева; 2) определяли взаимодействие «по расстоянию» – суммировали диаметры соседей, делённых на расстояние до центрального дерева; 3) находили взаимодействие «по контакту» – суммировали диаметры соседей, умноженных на длину контактирующей стороны полигона. Первые два способа оценивали силу конкуренции, и она оказалась недостоверной при влиянии 0.9–2.2%, а третий оценивал партнёрские отношения, и они достоверны при $r = 0.348 \pm 0.064$ и силе влияния 12%. Поэтому следует преодолеть заблуждения и изменить «Правила ухода за лесами» (2017). Необходимо разработать другие модели ухода вместо логических построений на основе якобы сильной конкуренции между деревьями, которая не нашла здесь подтверждения.

Ключевые слова: древостой, густота, площадь питания, конкуренция, кооперация

COMPETITION BETWEEN TREES IN 55-YEAR-OLD PINE CROPS

Rogozin M.V.

Perm State National Research University, Perm, e-mail: rog-mikhail@yandex.ru

55-year-old pine crops were studied on 17 trial areas with continuous tree mapping. Average height and diameter 27.2 m and 20.6 cm, fullness 0.96, density 940-1620 pcs / ha. Around the trees, food polygons were built for the ages of 30-40 and 41-55 years. The analysis of 1623 polygons surrounded by 4-8 neighboring trees showed that the correlation between the feeding area and the diameter of the tree trunk is $r = 0.252 \pm 0.023$ with an influence strength of 6.4%. This effect is of the same order as previously established in the 184-year-old pine forest (7.7%). In dense areas of forest crops, the studied correlation decreased to $r = 0.19 \pm 0.03$, and in rare places it increased to $r = 0.32 \pm 0.03$. This indicates that in the microcenoze, the effect of density is generally the same as in stands: density affects the average trunk diameters in the sample areas at $r = -0.87 \pm 0.06$. Next, we studied the interaction of the central tree and neighbors in 190 polygons on two test areas with a completeness of 1.0 in three ways: 1) determined the pressure of the sum of the diameters of neighbors per unit area of supply the central tree; 2) determined the interaction «by distance» – summed the diameters of neighbors divided by the distance to the central tree; 3) found the interaction «by contact» – summed the diameters of neighbors multiplied by the length of the contacting side of the polygon. The first two methods evaluated the strength of competition, and it turned out to be unreliable at the influence of 0.9-2.2%, and the third evaluated partnerships, and they are reliable at $r = 0.348 \pm 0.064$ and the influence of 12%. Therefore, it is necessary to overcome misconceptions and change the Rules of Forest Care (2017). It is necessary to develop other models of care instead of logical constructions based on the supposedly strong competition between trees, which is not confirmed here.

Keywords: forest stand, density, feeding area, competition, cooperation

При изучении роста деревьев в конкурентной среде неизбежно возникает вопрос: как на отдельное дерево влияют его соседи? Казалось бы, всё здесь ясно и так – чем они ближе и крупнее, тем сильнее конкуренция, и тем меньше по размерам будет дерево в центре. Однако в целом ряде исследований [1; 2], в том числе в работах по конкуренции, где она изучалась многими способами, в частности в 20-летних молодняках [3] и в 184-летних насаждениях сосны [4], конкурентное давление соседей

и площадь питания дерева влияли, как факторы, на размеры центрального дерева очень слабо, в пределах всего лишь 0.2–11% [4].

Площадь питания – это простой физический фактор. Но после смыкания крон в насаждении начинает действовать ещё и фактор фитоценотический – влияние деревьев-соседей. Они могут не только конкурировать, но и «помогать» друг другу. В целом присутствует и то, и другое, и правильнее назвать их отношения взаимодействием. Они могут «давить» друг на друга

(конкурировать), а могут и «дружить» друг с другом (партнёрствовать). Эти вопросы весьма актуальны в гипотезе «сильной Геи» и в эволюции биосферы на основе взаимопомощи организмов рассматриваются как основные [5].

Цель исследования: сравнить разные способы расчёта конкурентного давления и пространственных взаимодействий деревьев и выбрать лучшие из них.

Материалы и методы исследования

Для изучения пространственных взаимодействий деревьев желателен одно-возрастный массив, и этому как нельзя лучше отвечают лесные культуры. Мы выбрали культуры сосны, созданные посадкой в 1967 г. на общей площади 3.3 га в кв. 43 Нижне-Курьинского участкового лесничества Пермского городского лесничества. В возрасте 55 лет они растут по 1Б классу бонитета и имеют высокую полноту. В них на относительно ровной территории заложили серию пробных площадей с нумерацией деревьев и определением их диаметра через окружность с точностью ± 0.1 см на подготовленных с подрубыванием коры стволах на высоте 1.3 м. Деревья наносили на абрис с точностью $\pm 3-5$ см и составляли карту их размещения в программе

ArcMap-ArcView. Первоначально в 2019 г. выделили площадь 80×80 м, и её разделили на 9 пробных площадей. Но затем обнаружилось, что для выяснения ряда вопросов их нужно больше. Поэтому на следующий год нанесли на план ещё около 2 тыс. деревьев. В данной работе этот материал использован частично, и из 24 пробных площадей по всему участку выбрано 17 с высокой, средней и пониженной густотой. На них построили 1623 полигона питания вокруг живых деревьев (рис. 1).

Полигоны выстраивали также для отпавших деревьев, которые находили по старым пням, и выяснили, что они отпали примерно 15–25 лет назад [6], т.е. в возрасте 30–40 лет. Площадь питания и давление соседей рассчитывали, измеряя расположение деревьев на плане. Картирование в программе ArcMap-ArcView продолжалось более года. Данные анализировали на точечных диаграммах с оценкой достоверности корреляций и применяя показатели аппроксимации трендов связей между признаками [4; 7].

Результаты исследования и их обсуждение

Использованные для анализа данные 17 пробных площадей показаны ниже (табл. 1).

Таблица 1

Некоторые таксационные показатели культур сосны в возрасте 55 лет на площади 1.25 га на 17 пробных площадях (ПП) в порядке снижения их текущей густоты

№ п/п	Текущая густота, шт./га	Средние для древостоя		Полнота древостоя		Число полигонов питания, шт.	Корреляции «площадь питания×диаметр ствола», г
		диаметр, см	высота, м	м ² /га	относительная		
3	1620	19.0	26.0	44.0	0.97	112	0.21*
4	1530	18.4	25.7	45.7	1.01	109	0.13
2	1490	20.0	26.3	43.5	0.96	105	0.24*
19	1490	19.4	26.8	44.1	0.96	96	0.31*
17	1400	20.2	27.3	44.9	0.98	100	0.15
24	1390	20.5	27.5	46.1	1.00	129	0.12
20	1350	20.4	27.3	44.4	0.97	89	0.16
5	1320	18.8	25.8	42.3	0.94	94	0.16
1	1310	20.8	27.5	39.9	0.87	93	0.23*
6	1270	20.3	27.6	46.0	1.01	90	0.27*
18	1260	20.7	27.4	43.3	0.95	100	0.13
23	1250	21.6	27.5	46.0	1.00	98	0.25*
21	1240	21.5	27.5	45.0	0.98	93	0.40*
22	1230	20.6	27.4	41.1	0.89	95	0.44*
9	1110	21.6	27.9	40.8	0.89	79	0.28*
8	1030	23.1	28.1	46.5	1.02	73	0.46*
7	940	22.5	28	39.2	0.86	67	0.35*
Сумма						1623	
Среднее		1308	20.6	27.2	43.7	0.96	0.252*
Корреляция с текущей густотой		-0,87*	-0.79*	0.35	0.40		-0.57*

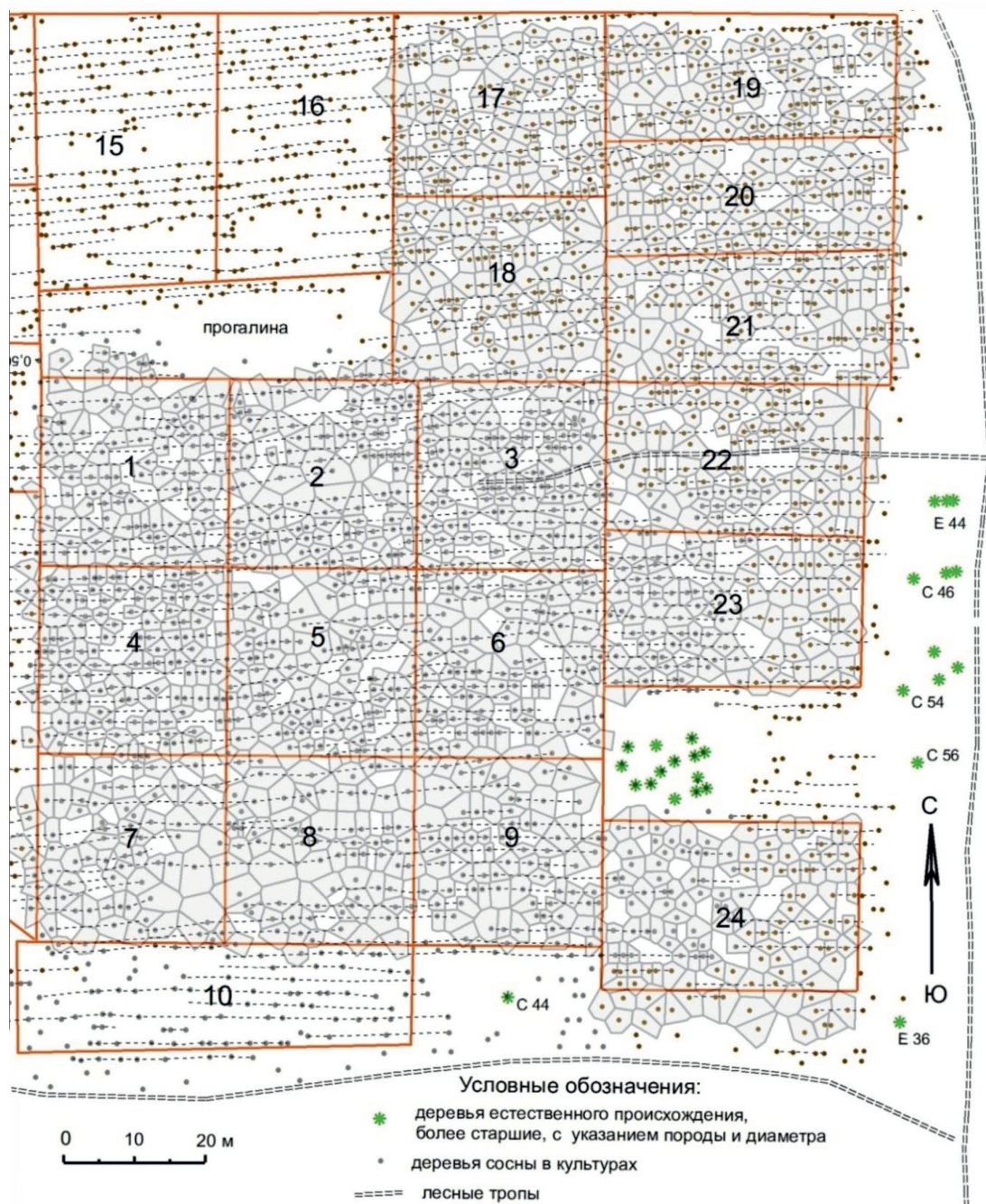


Рис. 1. Полигоны питания, доставшиеся деревьям в возрасте 30–40 лет на 17 пробных площадях в 55-летних культурах сосны. У отпавших деревьев полигоны питания показаны светлым тоном (фрагмент плана участка)

В целом средняя корреляция между площадью питания и диаметром ствола на 17 пробных площадях равна $r = 0.252 \pm 0.023$ и высоко достоверна при $t = 10.8 > t_{0.99} = 2.6$. Возведение её в квадрат и перевод в проценты даёт нам силу её влияния 6.4%. Это влияние того же порядка, что и в 184-летнем сосняке, где оно равнялось 7.7% [4]. Поэтому важен поиск любых

факторов, его усиливающих. Рассмотрим влияние густоты.

На пробных площадях с малой густотой (<1308 шт./га) в большинстве случаев корреляция между площадью питания и диаметром ствола была достоверна и возрастала до значений 0.40–0.46, тогда как при густоте 1320 шт./га и выше она была достоверной только в трёх случаях из восьми.

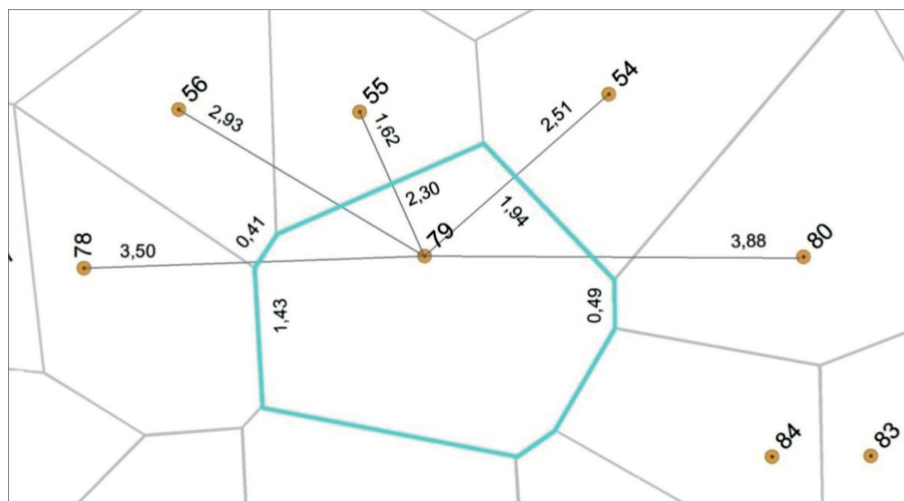


Рис. 2. Полигон питания дерева № 79 в окружении 8 соседей. Показаны расстояния до пяти соседей и «контакт» с каждым по стороне полигона питания

И если построить зависимость между густотами на 17 пробных площадях и корреляциями в последней графе табл. 1, то получим связь $r = -0.57 \pm 0.16$. Для 9 «густых» пробных площадей эта корреляция в среднем равна $r = 0.19$, а для 8 пробных площадей в «редких» местах она возросла в среднем до $r = 0.32$. При этом сила влияния фактора, рассчитанная через квадраты этих корреляций, возросла от 3.7 до 11.4%, т.е. увеличилась в 3 раза.

И тут возникает парадоксальная ситуация – влияние площади питания увеличивается отнюдь не в густых местах, как это следовало бы из логики усиления там конкуренции за ресурсы и повышения роли площади питания, а наоборот, в редких местах культур. Здесь необходимо пояснить, что площадь питания в микроценозе – это обратная его густоте величина. И повышение влияния площади питания именно в редких по густоте местах чрезвычайно важно – оно показывает, что в микроценозе действие его густоты такое же, как и в целом по древостою, хотя и слабее. Так, при снижении общей густоты на 17 пробных площадях диаметры стволов в них возрастают (табл. 1), и корреляция между густотами и средними диаметрами высоко достоверна ($r = -0.87 \pm 0.06$). Также высоко достоверно густота влияет на высоты ($r = -0.79 \pm 0.09$). Поэтому можно полагать, что снижение густоты в сообществе деревьев полнее раскрывают их задатки, и они намного лучше используют увеличенную площадь питания.

Далее мы продолжили поиск иных факторов и задействовали диаметры стволов со-

седей. Этот более сложный пространственный анализ мы осуществили пока только на двух пробных площадях средней густоты и с высокой полнотой – на ПП 21 и 23.

Давление соседей в самом простом варианте можно рассчитать в виде суммы их диаметров, которую надо разделить на площадь питания центрального дерева. При этом будет получено некое «давление конкуренции» с единицей измерения см/м². В более сложных вариантах диаметр ствола дерева-соседа делят на расстояние до центрального дерева либо умножают на ширину «контакта» с ним по стороне полигона питания. Разумеется, такой «контакт» – условная величина, но более простого способа для измерения взаимодействия между деревьями пока нет. Похожие способы в числе 8 способов измерения конкуренции использовал В.А. Усольцев [3] в молодняках сосны, изучая 20 насаждений и выбирая в каждом по 10 модельных деревьев. Однако на таких малых выборках определить лучший способ В.А. Усольцеву не удалось; не удалось его выбрать и после обзора множества работ, где эти способы применялись [8].

Поэтому рассмотрим измерение взаимодействий и конкурентное «давление» соседей на примере центрального дерева № 79 (рис. 2).

Здесь дерево № 79 окружают 8 соседей. Покажем пять из них, указывая диаметр их ствола, расстояние до центрального дерева и ширину «контакта» с ним:

№ 78 – 13.8 см, расстояние 3.50 м, контакт 1.43 м;

№ 56 – 17.4 см, расстояние 2.93 м, контакт 0.41 м;

№ 55 – 17.6 см, расстояние 1.62 м, контакт 2.30 м;

№ 54 – 24.5 см, расстояние 2.51 м, контакт 1.94 м;

№ 80 – 18.8 см, расстояние 3.88 м, контакт 0.49 м.

Заметим, что такие измерения можно получить без пропусков деревьев-соседей только при наличии уже построенных полигонов, где виден и каждый сосед, и ширина его «контакта» с центральным деревом. Подобные данные мы рассчитали для 190 центральных деревьев и 1069 их соседей; показатели их взаимодействия с центральным деревом показаны ниже в таблице после данных по площадям питания (табл. 2).

Использование сложных показателей взаимодействия деревьев в микроценозе в их сравнении с простой площадью питания центрального дерева не дало существенной прибавки по корреляциям. Так, если усреднить корреляции для площади питания 1 и 2, то её значение будет равно $r = 0.345$, а для взаимодействия «по контакту» она равна $r = 0.348$.

Наиболее быстрый для расчётов способ № 4, который можно применить без выстра-

ивания полигонов, оказался не достоверным при $r = -0.147 \pm 0.071$ и силе влияния 0.022 или 2.2%. Также не достоверным было давление суммы диаметров соседей при делении этой суммы на площадь питания дерева в центре, при $r = 0.096 \pm 0.072$ и силе влияния 0.009 или 0.9%. То есть фитоценотическое давление соседей на центральное дерево, рассчитанное двумя способами, почти на порядок оказалось ниже по своей силе (0.9–2.2%), чем влияние площади питания, доставшейся дереву в возрасте 30–40 лет при силе влияния 0.103 или 10.3%, а затем в возрасте 41–55 лет при силе влияния 0.135 или 13.5%.

Наиболее интересно взаимодействие «контактное». По смыслу это получилась уже не конкуренция, а партнерское взаимодействие, так как при увеличении расстояния (ширины) контакта по стороне полигона и диаметров соседей возрастал и его результат – диаметр дерева в центре полигона увеличивался при $r = 0.348 \pm 0.064$. Иными словами, либо каким-то образом деревья «помогали» друг другу в росте, например срастанием корней [9], либо в насаждении есть места благоприятные (где деревья согласованно увеличивали размеры) и неблагоприятные (где деревья также согласованно уменьшали свои размеры).

Таблица 2

Влияние площади питания и взаимодействия соседей с центральным деревом в 55-летних культурах сосны при относительной полноте 1.0 в результате анализа размещения 190 центральных деревьев и их 1069 соседей на пробных площадях 21 и 23

Взаимодействие деревьев в микроценозе	Порядок расчётов показателя	Единицы измерения	Корреляция с диаметром центрального дерева	Показатель аппроксимации линейной связи (сила влияния)
1. Площадь питания 1 (до возраста 30–40 лет)	Определение площади после выстраивания полигона через центры расстояний между соседями (включая старые пни) и центральным деревом	м ²	$0.322 \pm 0.065^*$	0.103
2. Площадь питания 2 (в возрасте 41–55 лет)	Тот же порядок расчётов, но старые пни не учитывались	м ²	$0.368 \pm 0.063^*$	0.135
3 Давление диаметров стволов	Суммируем диаметры стволов всех соседей. Делим эту сумму на площадь питания центрального дерева	см / м ²	0.096 ± 0.072	0.009
4. Взаимодействие «по расстоянию»	Диаметр ствола соседа делим на расстояние до центрального дерева. Суммируем эти показатели	см / м	-0.147 ± 0.071	0.022
5. Взаимодействие «по контакту»	Диаметр ствола соседа умножаем на его контакт с центральным деревом по стороне полигона. Суммируем эти показатели от всех соседей	см × м	$0.348 \pm 0.064^*$	0.120

В связи с вышеизложенным следует освободиться от идеологии о сильной конкуренции между деревьями, восходящей к идее «борьбы» видов за существование Ч. Дарвина [10], и взять на вооружение модели ухода с регуляцией густоты в более раннем возрасте. Для этого нужно отказаться от активных прореживаний в среднем возрасте и сместить их на возраст 10–25 лет, когда можно эффективно менять траекторию развития насаждений целевым регулированием их густоты [4].

Выводы

1. На 17 пробных площадях по 1623 деревьям корреляция между площадью питания и диаметром ствола равна $r = 0.252 \pm 0.023$ при силе влияния фактора площади питания 6.4%. Это влияние того же порядка, что и ранее установленное в 184-летнем сосняке (7.7%).

2. Текущая густота культур изменялась от 940 до 1620 шт./га, и на 9 «густых» пробных площадях на 928 полигонах питания корреляция «площадь питания × диаметр ствола» была равна $r = 0.19 \pm 0.03$, а в «редких» местах на 695 полигонах она возрастала до $r = 0.32 \pm 0.03$. При этом сила влияния площади питания увеличивалась от 3.7 до 11.4%, т.е. в 3 раза.

3. Влияние площади питания на диаметр ствола возрастает отнюдь не в густых местах, как это диктует парадигма конкуренции, а наоборот, в редких местах культур. Это указывает на то, что в микроценозе действие его густоты в целом такое же, как и по древостою, хотя и слабее. Так, при снижении густоты на 17 пробных площадях диаметры стволов в них возрастали при корреляции $r = -0.87 \pm 0.06$.

4. Взаимодействие деревьев изучали на двух пробных площадях с полнотой 1.0 на 190 полигонах тремя способами: 1) определяли давление суммы диаметров стволов соседей на единицу площади питания дерева в центре; 2) определяли взаимодействие «по расстоянию» в виде суммы диаметров соседей, делённых на расстояние до центрального дерева; 3) рассчитывали взаимодействие «по контакту», когда суммировали диаметры соседей, умноженных на длину соответствующей стороны полигона. Первые два оценивали конкурентное давление, и оно недостоверно при силе влияния 0.9–2.2%, а третий оценивал партнёрские отношения, и их влияние достоверно при $r = 0.348 \pm 0.064$ и силе влияния 12%.

5. Сравнение способов оценки конкуренции между деревьями показало, что

лучшим является простое определение площади питания. Более сложные способы, с расчётом давления диаметров соседей, неожиданно снижали силу её влияния.

Список литературы / References

1. Колобов А.Н. Моделирование пространственно-временной динамики древесных сообществ: индивидуально-ориентированный подход // Лесоведение. 2014. № 5. С. 72–82.

Kolobov A.N. Modeling of the spatial-temporal dynamics of tree communities: an individually oriented approach // Lesovedeniye. 2014. No. 5. P. 72–82 (in Russian).

2. Суховольский В.Г., Захаров Ю.В., Ковалев А.В. Моделирование дефектов в горизонтальной структуре лесных насаждений // Хвойные бореальной зоны. 2016. Т. 34. № 3–4. С. 174–179.

Sukhovolsky V.G., Zakharov Yu.V., Kovalev A.V. Modeling of defects in the horizontal structure of forest plantations // Khvoynyye boreal'noy zony. 2016. Vol. 34. No. 3-4. P. 174–179 (in Russian).

3. Усольцев В.А. Продукционные показатели и конкурентные отношения деревьев. Исследование зависимостей. Екатеринбург: УГЛТУ, 2013. 556 с.

Usoltsev V.A. Production indicators and competitive relations of trees. Dependency research. Yekaterinburg: UGLTU, 2013. 556 p. (in Russian).

4. Рогозин М.В. Структура древостоев: конкуренция или партнерство? Пермь: ПГНИУ, 2019. 223 с.

Rogozin M.V. Structure of forest stands: competition or partnership? Perm: PGNIU, 2019. 223 p. (in Russian).

5. Лапенис А.Г. Принцип биогеохимической селекции организмов и направленная эволюция биосферы // Рассеянные элементы в бореальных лесах / Отв. ред. А.С. Исаев. М.: Наука, 2004. С. 290–306.

Lapenis A.G. The principle of biogeochemical selection of organisms and directed evolution of the biosphere // Rasseyannyye elementy v boreal'nykh lesakh / Отв. ред. A.S. Isayev. M.: Nauka, 2004. P. 290–306 (in Russian).

6. Чирков Г.В. Закономерности формирования древесного отпада в хвойных древостоях Ленинградской области: автореф. дис... к.с.-х. наук. Санкт-Петербург, 2004. 24 с.

Chirkov G.V. Regularities of the formation of wood decay in coniferous stands of the Leningrad region: avtoref. dis... k.s.-kh. nauk. Sankt-Peterburg, 2004. 24 p. (in Russian).

7. Демаков Ю.П. Структура и закономерности развития лесов республики Марий Эл. Йошкар-Ола: ПГТУ, 2018. 432 с.

Demakov Yu.P. Structure and patterns of forest development in the Republic of Mari El. Yoshkar-Ola: PGU, 2018. 432 p. (in Russian).

8. Усольцев В.А., Часовских В.П., Акчурина Г.А., Осмирко А.А., Кох Е.В. Фитомасса деревьев в конкурентных условиях: исследование системных связей средствами информационных технологий. Екатеринбург: УГЛТУ, 2018. 526 с.

Usoltsev V.A., Chasovskikh V.P., Akchurina G.A., Osmirko A.A., Koch E.V. Phytomass of trees in competitive conditions: research of system connections by means of information technologies. Yekaterinburg: UGLTU, 2018. 526 p. (in Russian).

9. Колтунова А.И. О формировании горизонтальной структуры и срастании корневых систем в древостоях сосны // Эко-потенциал. 2013. № 3–4. С. 136–142.

Koltunova A.I. On the formation of a horizontal structure and the fusion of root systems in pine stands // Eko-potentsial. 2013. No. 3–4. P. 136–142 (in Russian).

10. Костерин О.Э. Дарвинизм как частный случай «бритвы Оккама» // Вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 416–431.

Kosterin O.E. Darwinism as a special case of «Occam's razor» // Vestnik VOGiS. 2007. Vol. 11. No. 2. P. 416–431 (in Russian).