

УДК 581.9:630\*232.1:630\*165

## ПОСТОЯННАЯ ХАТЧИНСОНА И КОНКУРЕНЦИЯ В СОСНОВОМ ДРЕВОСТОЕ

Рогозин М.В.

Пермский государственный аграрно-технологический университет, Пермь,  
e-mail: rog-mikhail@yandex.ru

Исследовано 184-летнее насаждение сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на площади 2.2 га, где все деревья (736 шт.) нанесли на план в масштабе 1:100. Таксационные показатели древостоя на двух участках: средняя высота 32,1 и 33,5 м, средний диаметр 39,8 и 42,1 см, запасы 614 и 655 м<sup>3</sup>/га, относительная полнота 0,91 и 0,95. На основе средней площади питания рассчитали среднее расстояние между деревьями, равное 5,4 м. Это расстояние использовали для разбивки взаимодействия между деревьями на 7 уровней (цепочек взаимодействия), для которых в программе ArcMap составили слои карты. Оказалось, что в первых двух уровнях (в биогруппах), с расстоянием между соседями 84–270 см, или до ½ среднего расстояния между деревьями, растет 40,1% деревьев, и средние диаметры деревьев в них и в остальном древостое отличались недостоверно. На расстояниях между соседями 84–450 см их диаметры коррелировали при  $r = 0,52 \pm 0,037$ , а с увеличением расстояний до 451–800 см корреляция понижалась до  $r = 0,27 \pm 0,10$ . Это явление можно отнести к «толерантности» или «партнерству», в отличие от конкуренции, которая должна была бы приводить, наоборот, к рассогласованию их роста. Отношение максимального диаметра дерева в соседствующих парах деревьев к минимальному диаметру второго дерева оказалось равно в среднем 1,3. Это совпадает с «постоянной Хатчинсона», применяемой при оценке экологических ниш, и характеризует древостой как сообщество, где конкуренция за ресурсы между деревьями становится минимальной, что может быть объяснено известными из литературы различиями в ритмах роста и наступлением у деревьев ежегодных пиков прироста (и питания) с различиями в 1–2 недели.

**Ключевые слова:** древостой, конкуренция, диаметр дерева, экологическая ниша

## CONSTANT OF HUTCHINSON AND THE COMPETITION IN THE PINE FOREST STAND

Rogozin M.V.

Perm State Agrarian and Technological University, Perm, e-mail: rog-mikhail@yandex.ru

184-year-old planting of Scots pine (*Pinus sylvestris*) on the area of 2.2 ha was investigated, where all trees (736 PCs.) were plotted on the scale of 1:100. Taxational indicators of forest stand on two sites: average height of 32.1 and 33.5 m, average diameter of 39.8 and 42.1 cm, reserves of 614 and 655 m<sup>3</sup> / ha, relative completeness of 0.91 and 0.95. Based on the average of the square power calculated the average distance between trees is 5.4 m. the distance used for partitioning the interaction between trees for 7 levels (chains of interaction) for which the program ArcMap built the map layers. It turned out that in the first two levels (in biogroups), with a distance between neighbors of 84-270 cm, or up to ½ of the average distance between trees, 40.1% of trees grow and the average diameters of trees in them and in the rest of the forest stand differed unreliably. At distances between neighbors 84-450 cm their diameters correlated at  $r = 0.52 \pm 0.037$ , and with increasing distances up to 451-800 cm the correlation decreased to  $r = 0.27 \pm 0.10$ . This phenomenon can be attributed to «tolerance» or «partnership», as opposed to competition, which would lead, on the contrary, to mismatch of their growth. The ratio of the maximum diameter of the tree in the adjacent pairs of trees to the minimum diameter of the second tree was equal to an average of 1.3. This coincides with the» Hutchinson constant «used in the assessment of ecological niches, and characterizes the forest stand as a community where competition for resources between trees becomes minimal, which can be explained by the differences in the growth rhythms known from the literature and the occurrence of annual growth (and nutrition) peaks in trees with differences of 1-2 weeks.

**Keywords:** forest stand, competition, diameter of a tree, ecological niche

Идея конкурентного сосуществования деревьев пронизывает множество исследований лесных насаждений. Имеются попытки моделирования развития одноярусных древостоев [1, 2], а также моделей сложных [3] и простых [4] насаждений, где конкуренция за ресурсы питания принята в качестве главного биотического фактора, со сложными расчетами пропорциональных площадей питания и областей доминирования. Конкурентная концепция древостоя вытекает из давних представлений о том, что лесной фитоценоз является сообществом растений, организованных

борьбой за существование. Однако есть предельно старые леса, где конкуренция между деревьями должна закончиться, так как древостой образует устойчивые социальные структуры (биогруппы), где пики минерального питания и прирост разнесены во времени на 1–3 недели [5]. Генезис таких социальных структур начинается в самом раннем возрасте, и они сохраняются вплоть до спелости насаждений [1, 5]. Это позволяет рассматривать деревья как организмы, питание которых разнесено во времени и в пространстве, а значит, к ним применимы правила и законы экологии,

в том числе концепция экологических ниш Мак-Артура [6].

Обсуждение применяемых для этого методов и первые результаты по изучению роста сосны в зависимости от расстояний до соседних деревьев в старом сосновом насаждении показало, что расстояние до ближнего соседа весьма слабо влияет на диаметр соседствующих деревьев при  $r = 0,148 \pm 0,063$ . При этом сила влияния этого расстояния на их средний диаметр составляет всего лишь 4% [7]. Эти данные позволяют предполагать, что в старых насаждениях конкурентное давление за ресурсы питания снижается до столь незначительных величин, что ими уже можно пренебречь в моделях структуры таких предельно старых древостоев.

Цель данной работы: выяснить структуру расположения деревьев в старом сосновом древостое и определить влияние взаимодействия (конкуренции) между деревьями на их размеры. В частности, влияет ли размер (рост) дерева на размер другого дерева, соседнего с ним? Если размер второго дерева снижается при увеличении размера первого, то это будут конкурентные отношения с подавлением роста. Однако если второе дерево точно так же увеличивает свои размеры при увеличении размеров первого, то это будут уже отношения партнерства, но никак не конкуренции в обычном ее понимании, когда один из партнеров рано или поздно начинает доминировать, а второй снижает свои размеры. Это упрощенное понимание, но оно позволяет заострить вопрос о том, в чем же собственно проявляется конкуренция, и можно ли измерить ее результат.

Объект работ – массив сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Пермском городском лесничестве (леса г. Перми), в кв. 61 Нижне-Курьинского участка лесничества, где на площади 2 га сохранились деревья с диаметрами до 68 см. Древостой оставляет хорошее впечатление; его структура не нарушена, так как вывозку древесины от санитарных рубок осуществляли по просветам между деревьями. Были заложены две пробные площади: участок «Южный» и участок «Северный» площадью 1,09 и 1,11 га соответственно, примыкающие друг к другу. Каждое дерево, всего 736 шт., нанесли на план в масштабе 1:100 с точностью  $\pm 10$ –35 см. Взаимное расположение деревьев в биогруппах определялось точнее ( $\pm 3$ –5 см). Для работы карта была оцифрована в программе ArcMap. У каждого дерева делали отметку на высоте 1,3 м, где измеряли окружность ствола с округлением до 0,5 см, после чего расчетным путем опре-

деляли диаметр с округлением до  $\pm 0,1$  см. Возраст определили в 2017–2018 гг. по кернам древесины на высоте 1,3 м. Для определения высоты яруса сосны измеряли 149 деревьев. История заселения массива сосной связана со сплошной рубкой леса и выжиганием угля на этой территории в 1820-е гг. В 2003 г. (14 лет назад) здесь прошел ветровал с повреждением около 7% деревьев.

Таксационная характеристика насаждений на участках в 2017 г. оказалась следующей.

Участок «Южный» – формула состава 10СедЕ, возраст 184 года, средняя высота 32,1 м, средний диаметр 39,8 см, тип леса сосняк кисличниковый с преобладанием 70% черники и 30% брусники, класс бонитета 1, абсолютная полнота 42,8 м<sup>2</sup>/га, относительная полнота 0,91, запас 614 м<sup>3</sup>/га. Если учесть 29 ветровальных деревьев, то по отношению к ныне имеющимся (376 шт.) их число и, соответственно, полнота и запас могли бы увеличиться на 7,7% и составить 660 м<sup>3</sup>/га при полноте 0,98. Текущая густота 344 шт/га.

Участок «Северный» имеет тот же состав, возраст и близкий тип леса – сосняк кисличниковый, но здесь уже явно преобладает черника (95%), что свидетельствует о несколько более влажных условиях. Средняя высота 33,5 м, средний диаметр 42,1 см. Густота древостоя меньше на 6%, но полнота выше и достигает 0,95, запас составляет 655 м<sup>3</sup>/га. Если же учесть 23 ветровальных дерева, что составляет 6,5% к ныне живым деревьям, то по отношению к ним (359 шт.) их число, полнота и запас древостоя могли бы увеличиться на 6,5% и составить 700 м<sup>3</sup>/га при полноте 1,01. Текущая густота здесь 324 шт/га.

На обоих участках единично встречается ель в возрасте 120 лет с диаметрами 20–45 см, образующая невыраженный второй ярус. Представлен также подрост ели в основном поколении высотой 3–6 м в возрасте 35 лет, возникшим после низового пожара и двойного обильного урожая семян ели в 1981 и 1982 г. Сравнение данных таксации показало достоверное увеличение среднего диаметра сосны на участке «Северный» на 5,5% и высоты на 3%. В целом данные таксации подтвердили предположения о том, что на участке «Северный» условия более благоприятны. Это могут быть как лучшие почвенные условия, так и меньшая на 6% густота, при которой сформировалось больше крупных деревьев.

#### Результаты исследования и их обсуждение

Самое короткое из ближних расстояний между деревьями составило 84 см, а самый дальний «ближний» сосед был обнаружен

на расстоянии 790 см. Всего на участках «Южный» и «Северный» было учтено 244 и 235 расстояний соответственно. Их частоты показаны на диаграммах, из которых становится понятно, что на участке «Северный» соседи располагаются заметно дальше (в среднем 350 см), чем на участке «Южный» (в среднем 315 см), что обусловлено меньшей густотой участка «Северный». Модальные классы расстояний на этих участках также различаются на 100 см (рис. 1).

Далее эти две совокупности были разбиты на пять выборок. За основу было взято расстояние в 270 см, которое составляет 1/2 от среднего расстояния между деревьями

на обоих участках, составляющего 5,45 м, и которое послужило основанием для градуировки взаимодействия и отнесения соседствующих деревьев к био группе. Это расстояние разделили на две части – до 170 см и от 171 до 270 см. Оставшийся промежуток 271–800 см разделили на три неравных интервала с расчетом, чтобы в них оказались выборки, достаточные по объему для определения корреляций. Корреляции рассчитывали после ранжирования диаметров в парах, т.е. на первое место ставили дерево с большим, а на второе – с малым диаметром. В результате получили следующие данные (табл. 1).

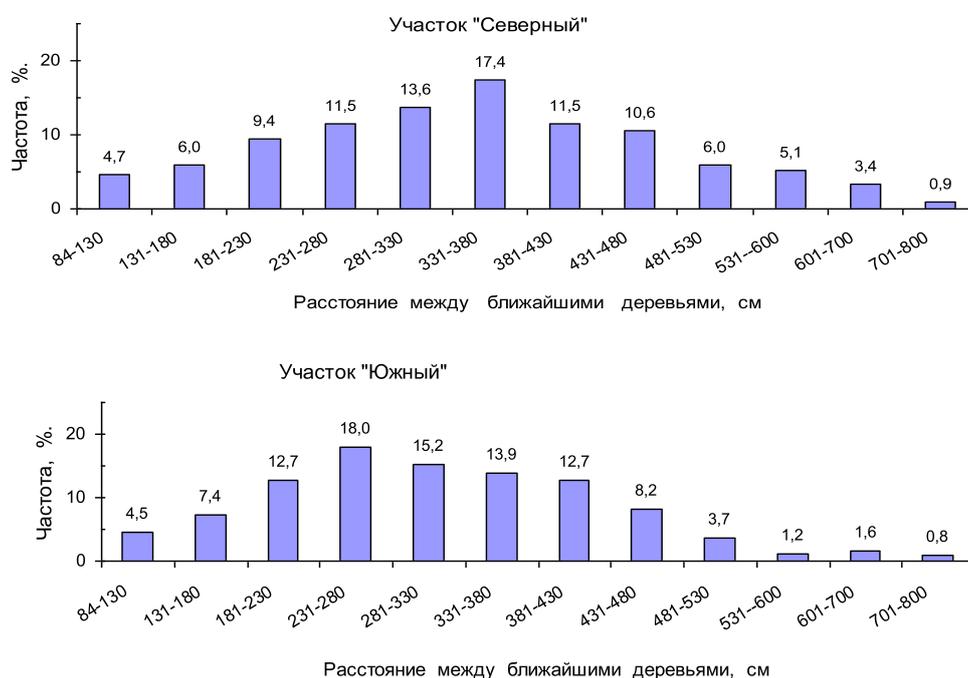


Рис. 1. Расстояния между ближними соседствующими деревьями в 184-летнем сосновом древостое на участках «Северный» и «Южный»

Таблица 1  
Соседствующие деревья и корреляция (r) диаметра более крупного дерева с его малым соседом

Расстояние между соседями, см	Участок «Южный»			Участок «Северный»			Оба участка		
	п, шт.	r	ошибка r	п, шт.	r	ошибка r	п, шт.	r	ошибка r
84–170	27	0,31*	0,17	24	0,67	0,11	51	0,48	0,11
171–270	67	0,53	0,09	45	0,55	0,10	112	0,54	0,07
271–350	65	0,26	0,12	56	0,67	0,07	121	0,45	0,07
351–450	57	0,46	0,10	57	0,54	0,09	114	0,50	0,07
451–800	28	0,34	0,17	53	0,23*	0,13	81	0,27	0,10
Общие	244	0,429	0,052	235	0,509	0,048	479	0,463	0,036
В том числе для 84–450 см	216	0,441	0,055	182	0,589	0,048	398	0,520	0,037

0,31\* – корреляция недостоверна

Сравнение общих корреляций показывает их повышение от  $r = 0,429$  на участке «Южный» и до  $r = 0,509$  на участке «Северный». Это повышение, однако, не достоверно даже при  $t = 1,12 < t_{0,10} = 1,66$ , и поэтому корреляции по этим участкам можно объединить. Полученные коэффициенты корреляций диаметра крупного дерева с его малым соседом оказались достоверно выше корреляций в контроле, рассчитанных в случайных парах, также образованных крупным и малым деревом (рис. 2).

Поэтому далее мы взяли объединенный диапазон расстояний от 84 до 450 см, исключая дальние расстояния. Полученная при этом общая для обоих участков корреляция оказалась равна  $r = 0,52$ , а ее отличие с корреляцией на расстояниях 451–800 см, равной  $r = 0,27$ , оказалось достоверно при  $t = 2,33 > t_{0,05} = 2,0$ . В этом диапазоне расстояний получились достоверные отличия в корреляциях также и между «Южным» и «Северным» участками, где они оказались равны соответственно,  $r = 0,441 \pm 0,055$  и  $r = 0,509 \pm 0,048$  при  $t = 2,02 > t_{0,05} = 1,98$ . Участок «Южный» имеет несколько боль-

шую сухость почвы и большую текущую густоту, и поэтому снижение корреляций на нем вполне может объясняться действием этих факторов. Однако утверждать это однозначно пока нельзя. Данное явление, насколько нам стало известно после обзора литературы и анализа моделей динамики роста и развития древостоев [1] изучается вообще впервые. Данных пока мало, и различие по взаимным корреляциям размеров деревьев-соседей по экотопам может быть только на этих двух конкретных участках.

Однако взаимодействие между деревьями может быть рассмотрено и в совершенно иной плоскости – в концепции экологической ниши, которую деревья делят между собой десятилетиями. И вопрос в таком контексте также рассматривается впервые.

Важно внимательно рассмотреть экспериментальные факты с показателями размеров деревьев в биогруппах и в контроле, т.е. в парах деревьев, которые были образованы первым крупным и вторым более мелким деревом в биогруппе, а в контроле пары образовывали каждое дерево из биогруппы с ближайшим деревом за ее пределами (табл. 2).

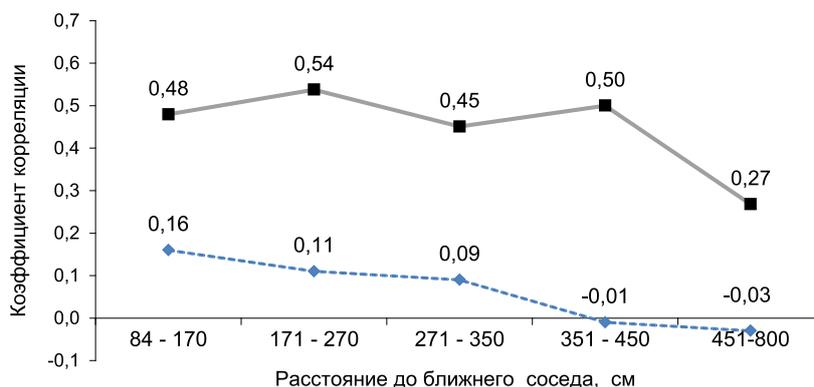


Рис. 2. Корреляции между диаметрами крупного и малого дерева у соседствующих деревьев (вверху) и у случайных пар деревьев (внизу)

Таблица 2

Отношение максимального диаметра дерева в паре ( $D_{\max}$ ) к минимальному ( $D_{\min}$ ) в биогруппах и в контроле на участке «Южный»

Показатели	Статистики					
	n	x	$\pm m$	CV, %	min	max
Биогруппы из двух деревьев (56 шт.)						
Диаметр, см	112	39,0	0,76	20,6	24	65
Расстояние, см	56	195	7,0	26,8	84	271
$D_{\max} / D_{\min}$	56	1,272	0,03	20,1	1,01	2,14
Контрольные пары деревьев-соседей (56 шт.)						
Диаметр, см	112	39,2	0,70	18,9	25	63
Расстояние, см	112	525	19,0	38,4	126	1427
$D_{\max} / D_{\min}$	112	1,274	0,022	18,2	1,00	2,29

Полученное отношение  $D_{\max} / D_{\min}$ , при округлении одинаковое в биогруппах и контроле и равно 1,27, можно сравнить с так называемой «постоянной Хатчинсона». Эту постоянную предложил Дж. Хатчинсон в 1959 г. для оценки конкуренции среди видов птиц, животных и насекомых, занимающих разные экологические ниши в пределах одного ареала. Ее значение рассчитывается отношением массы или размеров тела более крупных видов к соседствующим мелким видам; она равна для массы тела 2,0 и для линейных размеров 1,3 при минимальной конкуренции видов за ресурсы питания [6].

На наш взгляд, идея ввода «постоянной Хатчинсона» была нужна для понимания того, что при таком ее значении конкуренция между близкими видами фауны за ресурсы питания минимальна, и они прекрасно сосуществуют вместе. По аналогии можно считать, что деревья-соседи – это разные организмы, имеющие различия по множеству показателей и по разному питающиеся (занимающие разные экологические ниши в освоении доставшихся им ресурсов питания). При округлении полученного нами  $D_{\max} / D_{\min}$  получаем значение  $1,27 \approx 1,3$ . То есть данные «из фауны» Дж. Хатчинсона вполне адекватно совпадают с нашими данными «из флоры» по сосне. Это весьма неожиданно, и подтверждает глубинную связь биологических явлений, которые приходится нащупывать порой интуитивно.

Таким образом, изучение структуры расположения 736 деревьев сосны на двух участках 184-летнего насаждения 1 класса бонитета на общей площади 2,2 га на супесчаной почве, несколько отличающихся увлажнением (сосняк чернично-брусничниковый и сосняк кисличниковый), с полнотой 0,91 и 0,95 позволяет сделать следующие выводы.

### Выводы

1. Живые деревья сосны растут в 184 года от ближнего соседа на расстояниях от 84 до 790 см; в 82% случаев диапазон расстояний составляет 150–450 см.

2. Коэффициент корреляции диаметра более крупного дерева в биогруппе с его

малым соседом достоверно выше корреляций в контроле, рассчитанных в случайных парах в той же выборке, также образованных крупным и малым деревом. При этом корреляция на расстояниях между соседями 84–450 см оказалась равна  $r = 0,52 \pm 0,037$ , а с увеличением расстояний до 451–800 см она достоверно понижалась до  $r = 0,27 \pm 0,10$ .

3. Достоверная связь между диаметрами пар деревьев в биогруппах указывает на явление, которое можно назвать «толерантностью» или «партнерством», в отличие от конкуренции, которая должна приводить, наоборот, к рассогласованию их роста.

4. Отношение максимального диаметра дерева в соседствующих парах к минимальному равно в среднем 1,3, что совпадает с «постоянной Хатчинсона» и характеризует древостой как сообщество, где к 184 годам конкуренция за ресурсы питания между деревьями становится минимальной, что может быть объяснено известным из литературы наступлением пиков ежегодного прироста (и пиков питания) с различиями в 1–2 недели.

### Список литературы

1. Рогозин М.В., Разин Г.С. Развитие древостоев. Модели, законы, гипотезы: монография / Под ред. М.В. Рогозина. Пермь: ПГНИУ, 2015. 277 с.
2. Комаров А.С., Шанин В.Н. Имитационное моделирование круговоротов углерода и азота в лесных экосистемах бореальной зоны // Научные основы устойчивого управления лесами: матер. Всеросс. научной конф. М.: ЦЭП РАН, 2014. С. 168–169.
3. Грабарник П.Я. Анализ горизонтальной структуры древостоя: модельный подход // Лесоведение, 2010. № 2. С. 77–85.
4. Иванов В.В., Борисов А.Н., Петренко А.Е., Семякин Д.А., Собачкин Д.С., Собачкин Р.С. Густота сосновых древостоев при интенсивном лесовыращивании // Сибирский лесной журнал. 2017. № 6. С. 102–109.
5. Горячев В.М. Влияние пространственного размещения деревьев в сообществе на формирование годичного слоя древесины хвойных в южнотаежных лесах Урала // Экология. 1999. № 1. С. 9–19.
6. Розенберг Г.С. Экология в картинках: учеб. пособие. Тольятти: ИЭВБ РАН. 2007. 218 с.
7. Рогозин М.В. Рост сосны в зависимости от расстояний до соседних деревьев // Вестник Нижневартского государственного университета. 2018. № 3. С. 64–69.