

УДК 634.948

В. С. Ипатов

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ДРЕВОСТОЯ. I¹

В статье пойдет речь о проверке гипотезы о существовании одной из закономерностей общественной² жизни деревьев, выражающейся в том, что в древостое возникают на определенном этапе развития три естественные, качественно различающиеся совокупности деревьев: господствующие, индетерминантные и угнетенные. Неизбежность их возникновения станет ясной, если признать следующие положения: 1) у каждого организма существуют в данный момент верхний и нижний пределы количества ассимилируемого вещества и энергии, фактическое количество поглощаемого вещества и энергии находится между ними; 2) существует первичная, еще до смыкания корней и крон деревьев, дифференциация по высоте, толщине, интенсивности ассимиляции; 3) между деревьями при достаточно тесном произрастании возникает конкуренция за пищу, свет, влагу и т. п. В результате конкуренции, на базе первичной дифференциации возникают три совокупности деревьев. У одних интенсивность поглощения вещества и энергии стремится к верхнему пределу поглощения — это деревья интенсивно растущие, господствующие. У других, наоборот, интенсивность поглощения приближается к нижнему пределу — замедляющие рост

¹ В настоящей статье излагаются результаты исследования, которое является непосредственным продолжением работы «Некоторые аспекты общественной жизни растений», опубликованной в 1967 г. в Вестнике ЛГУ, № 15.

² Слова «общественный», «коллективный», «социальный» в приложении к растениям очень часто вызывают возражения, в основе которых лежат два соображения. Первое — эти слова уже используются в применении к человеку. Второе — применение их якобы влечет за собой «перенесение законов человеческого общества в растительный и животный мир». Эти возражения нельзя признать справедливыми. Слова «общественный», «коллективный» по своей смысловой нагрузке очень емки и удобны в применении к разным объектам природы. Используются они химиками, физиками (например, коллектив молекул), широко ими и им подобными словами пользовался Энгельс в «Диалекте природы» (общество, государство, сотрудничество и т. п.). Самы геоботаники имеют ряд терминов с общим корнем — сообщество растений, фитоценоз. Обычно эти слова употребляются не самостоятельно, а в сочетании с другими, указывающими на конкретные объекты, например: общественная жизнь *растений*, что позволяет избежать опасности антропоморфизации. Вообще говоря, только отказ от того или иного термина не может уберечь от подобного рода ошибок. Геоботаника избрала термины: «сообщество», «фитоценоз», «ассоциация» и им подобные, отсутствующие в систематике растений, и тем не менее перенесла ряд представлений систематики и филогении в первоначальном виде на растительный покров. Видимо, можно избежать недоразумений, определив термины.

Под коллективом мной понимается любая совокупность объектов, взаимодействующих друг с другом, имеющая свойства (признаки, особенности, закономерности), возникающие как результат взаимодействия объектов. Общественный — что-либо существующее, возникающее как результат существования объекта или объектов в коллективе, т. е. свойства, признаки, особенности и т. п., возникающие и проявляющиеся только в коллективе или у коллектива.

угнетенные деревья. Наконец, у третьей группы деревьев тенденция изменения интенсивности неопределенна — индетерминантные деревья. Индетерминантные деревья частично переходят в угнетенные, частично в господствующие. Самоизреживание является следствием этих процессов.

Таким образом, можно ожидать, что постепенно, с возрастом, по мере исчезновения группы индетерминантных и отмирания угнетенных деревьев численное соотношение групп меняется в сторону преобладания господствующих деревьев. В спелом и перестойном лесу древостой должен состоять преимущественно из господствующих деревьев, равноценных по соотношению уровня ассимиляции и ее верхнего предела.

Таблица 1

Наименьшее расстояние между деревьями

Древостой. Состав, бонитет, сомкнутость	Возраст	Учтены деревья	n	\bar{x}	V
1. Сосняк лишайниково-зеленомошный, 10С, II, 0,8	30—35	Все	500	64	68
		Господствующие	150	134	55
2. Сосняк зеленомошный, 10С, II, 0,6	35—40	Все	191	85	64
		Господствующие	42	177	36
3. Сосняк чернично-зеленомошный, 10С + Б + Ос, II, 0,6	85—90	Все	398	161	54
		Живые	208	183	46
		Господствующие	49	679	39
4. Ельник чернично-зеленомошный*	40	Все	326	158	61
		Живые	124	205	48
5. Ельник мертвопокровный,* 10Е + Б + Ос, I, 0,8	45—50	Все	629	157	53
		Живые	141	191	38
6. Ельник чернично-зеленомошный, 8Е 2Б + Ос + С, III, 0,8	115	Все	226	134	53
		Живые	114	125	54
		Господствующие	19	585	33
7. Ельник чернично-зеленомошный, 10Е + С + Б + Ос, III, 0,7	120	Все	227	190	57
		Живые	181	194	57
		Господствующие	35	611	35
8. Ельник чернично-зеленомошный, 10Е + С + Б, III, 0,7	120	Все	199	166	61
		Живые	155	175	58
		Господствующие	37	524	45

* Участки нельзя сравнивать с остальными, так как здесь учет произведен по-иному; n — число измерений; \bar{x} — среднее арифметическое расстояние; V — коэффициент вариации.

Это возможно, если напряженность взаимовлияния между деревьями выравнена (и, по-видимому, меньше) по сравнению с ранними стадиями развития древостоя. В свою очередь такое изменение с возрастом характера взаимодействий деревьев, выравнивание (и уменьшение) напряженности взаимовлияний может происходить только в случае, если а) расстояние между деревьями увеличивается (что в природе и происходит и не требует доказательства) и б) размещение деревьев по территории становится все более равномерным.

Следовательно, возрастание равномерности размещения деревьев с возрастом является и следствием, и отражением процессов общественной дифференциации. Подтверждается ли объективно такое изменение размещения деревьев и как его можно численно выразить? Очевидно, что чем более равномерно размещены деревья, тем меньше должно варьировать расстояние между деревьями. Мерой варьирова-

ния, удобной для наших целей, может быть коэффициент изменчивости (V). Чем меньше коэффициент изменчивости, тем равномернее размещены по территории деревья.

Нами учитывалось наименьшее расстояние между деревьями. На границе участка от первого исходного дерева в полукруге, соответствующем выбранной стороне света, находилось ближайшее дерево, до которого измерялось расстояние. Таким же путем уже от этого дерева находилось расстояние до ближайшего к нему дерева и т. п. Измерение дважды одного и того же расстояния исключалось. На двух участках измерения производились по-другому (для иных целей участки были закартированы, учет проводился на плане). На участке 4 — ель, 40 лет (табл. 1) — измерялось расстояние от каждого дерева до трех случайно взятых деревьев в радиусе 4,5 м (максимальное расстояние между деревьями-соседями). На участке 5 — ель, 50 лет — бралось расстояние до двух деревьев. В обоих случаях дважды одно и то же расстояние не учитывалось.

Для того чтобы иметь возможность судить об изменении характера размещения деревьев с возрастом, необходимо было бы произвести учет на одном и том же участке в разном возрасте древостоя. Мы такой возможности не имели и пошли обходным путем. Измерение расстояний производилось в два, иногда в три приема. При первой серии измерений брались все деревья, включая сухие. Эти данные соответствуют раннему возрасту древостоя, когда еще все деревья были живыми. При второй серии измерений учитывались только живые деревья, что соответствует размещению деревьев в возрасте в момент учета. Наконец, в третий прием брались только господствующие деревья. В последнем случае можно говорить лишь о предположительном размещении деревьев, далеко не точно соответствующем тому, что когда-то будет. Во-первых потому, что нет надежных критериев для выделения в природе господствующих деревьев, во-вторых, не выявились еще все господствующие деревья из группы индетерминантных.

Все данные представлены в табл. 1. Ошибку коэффициента вариации не приводим, поскольку нами проводился практически сплошной учет и при сравнении коэффициентов вариации в разном возрасте древостоя на одном и том же участке коэффициенты вариации нами рассматриваются как генеральные.

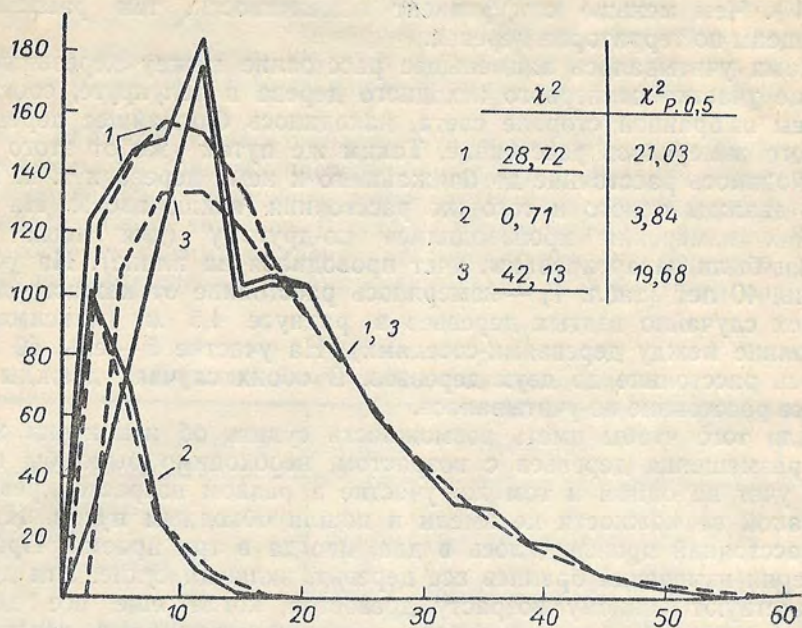
Полученные данные указывают на четкую закономерность: с увеличением возраста древостоя коэффициент вариации уменьшается. Правда, в ельниках 115—120 лет исключение из учета сухих деревьев практически не меняет величину коэффициента вариации. Но это легко объяснимо. Сухих деревьев на участках было мало, поэтому исключение их почти не сказывается на величине коэффициента вариации.

Сравнение участков с сосновым древостоем разного возраста (в строке «Все») также свидетельствует об уменьшении коэффициента вариации с возрастом. Сравнение участков 4 и 5 с еловым древостоем в возрасте 40 и 50 лет дает такую же картину (их можно сравнить только друг с другом, но не с иными ельниками, поскольку расстояния измерялись по-разному).

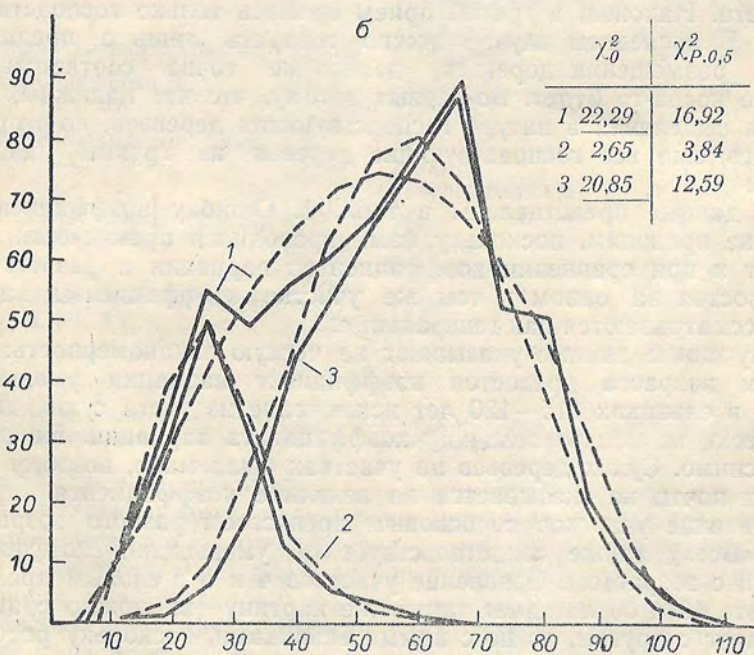
В итоге мы вправе сделать вывод, что с возрастом размещение деревьев становится равномернее. Из этого следует, что и напряженность взаимовлияний между деревьями выравнивается, что зависит от неравномерности размещения.

Если древостой образован не одной совокупностью качественно одинаковых деревьев, а состоит из деревьев нескольких совокупностей,

а



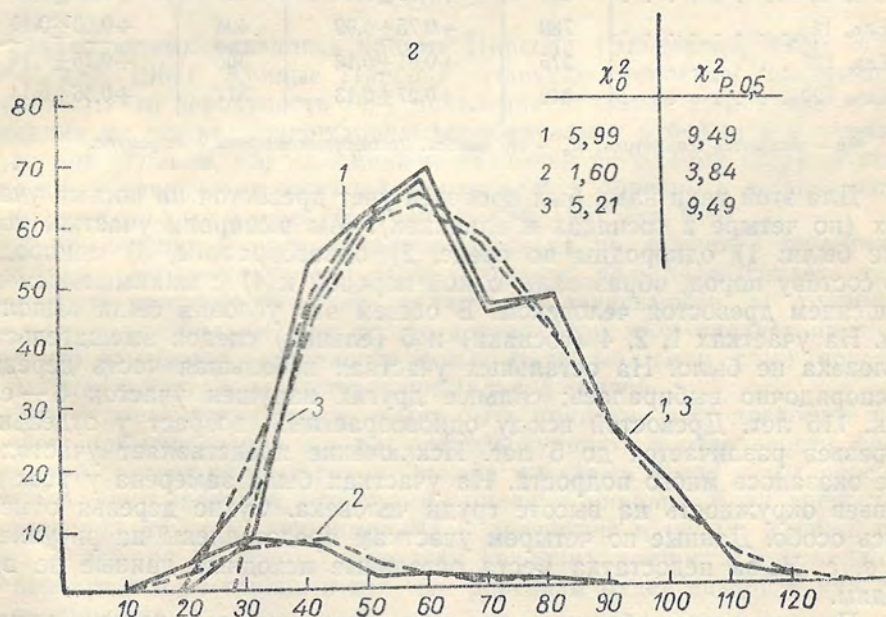
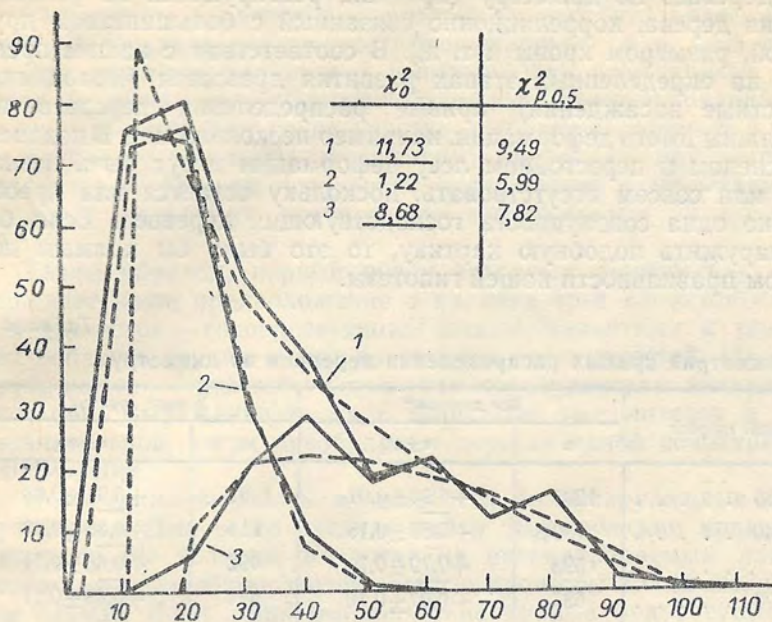
б



Распределение деревьев по

По оси абсцисс — окружность (см); по оси ординат — частота. Распределение: — эмпирически; — эмпирический и теоретический рядов значение χ^2 подчеркнуто. а — сосняк лишайни чернично-зеленомошный, состав ИОС+Б+Ос, бонитет II, сомкнутость 0,6, возраст 85–90 лет; б — ельник чернично-зеленомошный, состав ИОЕ+С+

6



диаметру (окружности).

ческое; --- теоретическое; 1 — все деревья; 2 — сухие, 3 — живые. При достоверном разково-зеленомошный, состав ЮС, бонитет II, сомкнутость 0,8, возраст 30–35 лет; б — сосняк а — ельник мертвопокровный, состав ЮЕ+Б+Ос, бонитет I, сомкнутость 0,8, возраст 45 лет; Б+Ос, бонитет III, сомкнутость 0,7, возраст 120 лет.

то это должно выразиться в виде каких-либо деформаций кривых распределения деревьев по диаметру (признак, реагирующий на условия произрастания дерева, корреляционно связанный с большинством других — высотой, размером кроны и т. п.). В соответствии с нашим предположением на определенных этапах развития древостоя (молодняки, средневозрастные насаждения) кривые распределения деревьев по диаметру должны иметь деформации, например несколько мод. В позднем возрасте в спелом и перестойном лесу деформации могут быть незначительными или совсем отсутствовать, поскольку остается или преобладает только одна совокупность господствующих деревьев. Если бы удалось обнаружить подобную картину, то это было бы прямым доказательством правильности нашей гипотезы.

Таблица 2

Асимметрия кривых распределения деревьев по диаметру

Участок, порода, возраст	Все деревья*		Живые деревья	
	<i>n</i>	$\alpha \pm m_\alpha$	<i>n</i>	$\alpha \pm m_\alpha$
1. Сосна, 30—35	1205	+0,94 ± 0,07	1001	+0,91 ± 0,08
2. Сосна, 35—40	180	+0,83 ± 0,18	115	+0,86 ± 0,23
3. Сосна, 60	593	+0,79 ± 0,10	492	+0,65 ± 0,11
4. Сосна, 85—90	637	-0,07 ± 0,10	494	+0,03 ± 0,11
5. Ель, 45—50	318	+0,99 ± 0,14	128	+0,33 ± 0,22
6. Ель, 115	789	+0,75 ± 0,09	494	+0,68 ± 0,11
7. Ель, 120	375	+0,01 ± 0,13	305	+0,15 ± 0,14
8. Ель, 120	342	+0,27 ± 0,13	317	+0,36 ± 0,14

* α — показатель асимметрии; m_α — его ошибка. Достоверные значения подчеркнуты.

Для этой цели нами был проведен учет древостоя на восьми участках (по четыре в сосняках и ельниках). Мы выбирали участки, которые были: 1) однородны по среде, 2) одновозрастны, 3) однородны по составу пород, образованы одной породой и 4) с минимальным нарушением древостоя человеком. В общем эти условия были выполнены. На участках 1, 2, 4 (сосняки) и 5 (ельник) следов вмешательства человека не было. На остальных участках небольшая часть деревьев беспорядочно выбиралась; сильнее других нарушен участок 6 — ельник, 115 лет. Древостой всюду одновозрастный: возраст у отдельных деревьев различается до 5 лет. Исключение представляет участок 6, где оказалось много подроста. На участках была замерена у всех деревьев окружность на высоте груди человека. Сухие деревья отмечались особо. Данные по четырем участкам представлены на рисунке а, б, в, г. Из-за недостатка места остальные исходные данные не приводим.

Прежде всего обращает на себя внимание асимметрия кривых (табл. 2). Распределение всех деревьев в сосняках резко асимметрично, в возрасте 90 лет почти симметрично. Асимметрия уменьшается при исключении сухих деревьев. То же самое обнаруживается и в ельниках. Нарушает закономерность участок 6, где кривая живых деревьев в возрасте 15 лет асимметрична, что объясняется, видимо, прошедшей здесь рубкой. Асимметрия в раннем возрасте может быть объяснена численным преобладанием угнетенных и индетерминантных деревьев. В позднем возрасте преобладают господствующие деревья,

вероятность прироста у которых выравнена и, видимо, близка к 0,5, поэтому и распределение становится близким к симметричному.

Рассмотрим характер деформаций кривых, что более интересно и важно. В сосняках все кривые деформированы, т. е. имеют несколько мод или участков, где кривая выпукла. При этом кривые «всех» деревьев (включая сухие) имеют по четыре деформированных участка, а у живых — три. Только на участке 3 обнаруживается и в том и другом случае по три моды, но с сухими деревьями пик выше и резче обозначается. Меньше выражены деформации в 90-летнем возрасте. Так же и в ельниках: значительны деформации в 50 лет и малы в 120 лет.

Таким образом, первый обзор исходных данных как будто подтверждает наше предположение о наличии трех совокупностей деревьев в древостое — господствующих, индетерминантных и угнетенных, а если добавить группу сухих, то четырех совокупностей. На кривых обнаруживаются соответствующие этим совокупностям возмущения — деформации. Выраженность их с возрастом уменьшается и становится незначительной, когда преобладают деревья одной совокупности — господствующие.

Необходимо выяснить, не являются ли обнаруженные деформации случайными. Для этого следует найти теоретические кривые, которые описывали бы явления, аналогичные рассматриваемым нами. Иными словами, описывающие вероятностные процессы такие же, как и в нашем случае. Если наши эмпирические кривые будут существенно отличаться от теоретических, то деформации действительно реальны, существуют.

Подходящими оказались кривые Пирсона (Эльдертон, 1924; Митропольский, 1961). Кривые Пирсона отвечают условиям следующей задачи: «Найти вероятность $P_{n,m}$ появления m белых шаров при n извлечениях из ящика, содержащего первоначально a белых и b черных шаров при условии, что из ящика вынимается по одному шару, и после каждого извлечения вынутый шар кладется обратно в ящик вместе с α шарами того же цвета» (Митропольский, 1961, стр. 209).

В применении к распределению деревьев по диаметру теоретическая схема, соответствующая этим условиям, должна выглядеть так: вероятность прироста деревьев меняется в зависимости от толщины деревьев, и тем больше, чем толще дерево. При этом следует иметь в виду, что изменение вероятности может быть малым и сама вероятность равна 0,5, что соответствует нормальной кривой.

Эта теоретическая схема может быть принята, если древостой однороден; применима она и к каждой совокупности в отдельности, если древостой состоит из трех групп. Такова же схема и для сухих деревьев, с той лишь разницей, что она обращена в прошлое. Если древостой неоднороден, то схема неприменима к древостою в целом, а лишь порознь к каждой из групп, поскольку величина прироста и изменение его вероятности от тонких к толстым деревьям будет разной в каждой из совокупностей.

Каков ожидаемый характер изменения кривой распределения господствующих деревьев? По принятой нами логической модели можно ожидать, что на ранних стадиях формирования совокупности господствующих деревьев вероятность прироста будет меняться от тонких к толстым деревьям больше, чем в приспевающих, и будет стабилизироваться в спелом и перестойном лесу. Эти изменения соответствуют соотношению уровня поглощения вещества и энергии с верхним его пределом у господствующих деревьев, которое по модели с возрастом

должно меняться, а разрыв между ними уменьшаться и выравниваться. Кривая распределения должна с возрастом становиться симметричнее, а в спелом и перестойном лесу быть, по-видимому, близкой к нормальной (если, конечно, древостой одновозрастный).

Исходя из изложенного, если окажется, что эмпирические кривые распределения существенно отличаются от теоретических, мы должны будем отвергнуть предположение, что имеется одна совокупность деревьев, и принять альтернативу о наличии нескольких совокупностей, и этим объяснить наличие деформаций кривых.

Для выравнивания эмпирических частот нами использованы два типа кривых Пирсона — I и IV. Уравнение кривой типа I имеет вид (Митропольский, 1961)

$$f_{I(x)} = f_{I.0} \left(1 + \frac{x}{l_1}\right)^{q_1} \cdot \left(1 - \frac{x}{l_2}\right)^{q_2},$$

где

$$f_{I.0} = \frac{1}{l} \cdot \frac{q_1^{q_1} \cdot q_2^{q_2}}{(s-2)^{s-2}} \cdot \frac{\Gamma(s)}{\Gamma(q_1+1) \cdot \Gamma(q_2+1)},$$

а кривой типа IV

$$f_{IV(x)} = f_{IV.0} \left(1 + \frac{x_2}{l^2}\right) \cdot e^{-\nu \arctg \frac{x}{l}},$$

где

$$f_{IV.0} = \frac{1}{l} \cdot \frac{1}{F(r, \nu)}.$$

Параметры эмпирических распределений, постоянные, входящие в уравнения, выравнивающие частоты для одного участка, как пример приведены в табл. 3.

Существенность различия эмпирических и теоретических распределений определялась при помощи критерия χ^2 . Число степеней свободы, определение которого необходимо для установления существенности различия, находится для кривых I и IV типов из соотношения $df = k - 5$, где k — число классов распределения.

Распределение сухих деревьев на ряде участков у нас выражено числом классов, меньшим 5. Более дробное деление нецелесообразно потому, что в большинстве классов оказалось бы мало вариантов. При вычислении χ^2 пришлось бы классы теоретического распределения с малой частотой объединять, и в итоге степеней свободы все равно не оказалось бы. Поэтому мы аппроксимировали наши данные в этих случаях биномиальным распределением, для которого $df = k - 2$, что, в общем, является грубым приемом, поскольку наше распределение непрерывное, а биномиальное дискретно. Все же оно оказалось пригодным: различие между эмпирическими и теоретическими частотами у сухих деревьев несущественно во всех случаях.

Эмпирические и теоретические распределения показаны в виде графиков на рисунке. Здесь же приведены опытные и табличные значения χ^2 . При существенном различии эмпирических и теоретических рядов соответствующие значения χ^2 подчеркнуты.

Рассмотрим результаты. На участках 1, 3, 4 и 5 (сосна 35, 60, 90 лет и ель 50 лет) у кривых «все» деревья различия между эмпирическими и теоретическими данными существенны (достоверны). Следовательно, можно считать, что деформации кривых действительно имеют место, и распределение деревьев образовано несколькими совокупностями. У живых деревьев различие также существенно, поэтому и здесь вывод такой же. Эмпирическое распределение сухих деревьев

Таблица 3

Распределение деревьев по диаметру (окружности). Сосняк лишайниково-зеленомошный, возраст 30—35 лет

Окружн., см.	Все деревья			Сухие			Живые			
	Эмпир.	Теорет.	χ^2	Эмпир.	Теорет.	χ^2	Эмпир.	Теорет.	χ^2	
2,5	124	119	0,21	100	100	0	24	13	10,31	
5,5	146	143	0,06	70	76	0,43	76	106	8,49	
8,5	151	157	0,23	24	24	0	127	132	0,19	
11,5	184	146	9,90	8	4	2,56	176	133	13,91	
14,5	100	132	7,80	1	0,4		99	123	4,67	
17,5	104	110	0,33	1	0,1		103	108	0,23	
20,5	102	92	1,08				102	92	1,09	
23,5	78	75	0,12				78	76	0,07	
26,5	57	60	0,15				57	61	0,21	
29,5	44	47	0,19				44	47	0,22	
32,5	31	36	0,70				31	36	0,65	
35,5	30	27	0,33				30	26	0,52	
38,5	19	19	0				19	19	0	
41,5	17	14	0,64				17	13	1,30	
44,5	7	9	0,44				7	9	0,27	
47,5	4	6	0,67				4	5	0	
50,5	3	4	0,13				3	3		
53,5	2	2					2	2		
56,5	2	2					2	1		
Всего	1205							1001		
χ^2 <i>d, f</i>	22,98			2,99			42,13			
$\chi^2 P.05$	12			2			11			
Различие	21,03			5,99			19,68			
	Существенно			Не существенно			Существенно			
Кривая Пирсона I				Биномиальное распределение			Кривая Пирсона I			
\bar{x} = 15,683				$p \pm 0,112$			\bar{x} = 17,917			
σ = 10,458				$k = 6$			σ = 10,037			
r_3 = 0,940							r_3 = 0,911			
r_4 = 3,539							r_4 = 3,561			
l_1 = 1,604	$x = -0,524$						l_1 = 2,313	$x = -0,556$		
l_2 = 21,540	$f 1,0 = 0,137$						l_2 = 22,190	$f 1,0 = 0,133$		
q_1 = 0,299							q_1 = 0,530			
q_2 = 4,007							q_2 = 5,083			

не отличается от теоретического. Это естественно — сухие деревья образуют одну совокупность. Этот факт одновременно подтверждает правильность выбранного нами метода. На участке 2 (сосна 40 лет) не обнаружено различия между эмпирическими и теоретическими данными у всех деревьев, но в остальном результат тот же. На участке 6 (ель 115 лет) существенно различие у всех деревьев, а при исключении сухих и частично подроста, т. е. у живых различие несущественно. Это может объясняться тем, что преобладают среди живых деревьев господствующие.

Несущественно во всех случаях различие между эмпирическим и теоретическим распределением на участках 7 и 8 (ель 120 лет). Сухих деревьев на каждом участке менее 30, поэтому включение их не делает различие существенным. Надо полагать, что в действительности на участках имеются угнетенные деревья, а возможно, и индетер-

минантные, но возмущения кривой оказались не столь значительными, чтобы их можно было обнаружить. Следует обратить внимание и на тот факт, что кривые, как и ожидалось, приближаются к нормальным.

Таким образом, анализ кривых распределения по толщине (окружности) позволяет сделать вывод, что древостой на определенных этапах развития неоднороден и состоит из нескольких качественно различных совокупностей деревьев.

Мы установили, что кривые распределения деревьев по толщине деформированы. Но остается неясным, сколько же имеется статистически достоверных деформаций и соответствует ли их число ожидаемым совокупностям деревьев.

Summary

In this article the hypothesis has been checked that tree population consists of three qualitatively different sub-populations or groups: dominant, indeterminate and suppressed. The distribution of trees becomes more homogeneous with increasing of trees age. It was proved that distribution of trees diameter has some deformations or, in particular, modes. It is consequence of tree population heterogeneity.

ЛИТЕРАТУРА

- Митропольский А. К. 1961. Техника статистических вычислений. М., Физматгиз.
Эльдертон В. П. 1924. Кривые распределения численностей и корреляция. М., Изд. Центр. стат. упр.

Статья поступила в редакцию 15 марта 1968 г.