

БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ОРГАНИЗМОВ



Необходимость различать индивидуальные и коллективные взаимодействия очевидна. Чаще всего, когда речь идет о конкуренции организмов за средства существования, имеются в виду индивидуальные взаимодействия (Шмальгаузен, 1946). С.Я.Соколов (1956) и К.М.Завадский (1961, 1968) в качестве особых типов выделяют отношения, в которые вступают между собой особи, и отношения между естественными группами особей. Это — одна сторона дела. С другой стороны, можно предположить, что влияние на конкретное растение складывается из индивидуальных воздействий растений-соседей (независимо от их видовой принадлежности) и их сочетания. Как правило, исследуется общий, суммарный эффект влияния, характер же индивидуальных воздействий остается не вскрытым.

При изучении взаимодействия между растениями неизбежно встает вопрос о квалификации обнаруживаемых взаимодействий. Наиболее широко в зарубежной и советской литературе используется для обозначения процессов трофического ("пищевого") взаимодействия, сопровождающегося отрицательными эффектами, термин конкуренция. Детальный анализ различных пониманий этого термина, а их накопилось довольно много, провели Берч (Birch, 1957) и Милн (1964). Если исключить очень широкие трактовки конкуренции, имеющие место, в частности, среди фитоценологов, и сводящие ее к вообще неблагоприятным влияниям (Работнов, 1960; Шенников, 1964), то наиболее объектом конкуренции служат пища и пространство. Однако при этом не исключается возможность разной интерпретации данного понятия, поскольку неизвестно, как распределяются объекты конкуренции. Теоретически мыслимо распределение вещества и энергии между взаимодействующими растениями и пропорционально, и непропорционально их потребностям (в последнем случае растения с большими потребностями получают больше не только в абсолютном выражении, но и сравнительно с потребностями, т.е. потребляют за счет слабых).

Понимание конкуренции, как такого типа взаимодействия, при котором вещество и энергия, находящиеся в ограниченном количестве,

распределяются между взаимодействующими организмами непропорционально их потребностям, было предложено еще в 1939 г. Клементсом и Шелфордом¹. С таким пониманием смыкается и представление о конкуренции, как процессе, приводящем к элиминации (Синская, 1948), поскольку конкуренция, вызывая угнетение части особей (например, прогрессирующее снижение прироста у части растений), в конечном счете приводит к элиминации в той или иной форме этой (угнетенной) группы особей.

Если принять предложенное выше определение конкуренции, то необходимо иметь термин и для иного (по крайней мере теоретически возможного) — пропорционального типа распределения вещества и энергии при взаимодействии, которое в отличие от конкуренции не приводит к угнетению. Мной для этого используется термин "ограничение" (Ипатов, 1970).

Естественно, что во многих случаях нет необходимости различать взаимодействия на два указанных типа. Поэтому должно существовать и общее понятие. Харпер (1964) предложил называть "интерференцией" неблагоприятные влияния, которые возникают при взаимодействии организмов. В этом смысле используется термин "интерференция"; в данной работе она включает в себя и конкуренцию, и ограничение. Вскрыть механизм конкуренции и тем самым ее наличие можно, изучив закономерности распределения вещества и энергии между взаимодействующими организмами. Прямое измерение всего набора и объема распределяющегося вещества и энергии крайне сложно и в настоящее время технически вряд ли возможно². Значи-

¹ Сущность конкуренции состоит в том, чтобы попытаться получить больше, чем при пропорциональном распределении, долю чего-либо, имеющегося в ограниченном количестве, например сырья, пищи, пространства, строительных материалов (цит. по: Милля, 1964, с. 60).

² Правда, использование изотопов или окрашенных растворов позволяет проследить за судьбой отдельных элементов питания. Интересно в этом отношении исследование В.Е. Барнацкого (1968), обнаружившего, что при пропитке деревьев бука водными растворами сернокислого железа и меди происходит перераспределение этих растворов таким образом, что обнаруживаются деревья — "поставщики", потребители и нейтральные. Но и в этих случаях охватывается только часть элементов.

тельно проще определить суммарный итог потребления по накоплению органической массы, по признакам, отражающим процесс роста растений (рост в толщину, высоту и т.п.). В частности, путем сопоставления хода роста взаимодействующих деревьев может быть установлен характер распределения вещества и энергии между ними и тем самым непосредственно выявлена конкуренция¹. Если рассматривать не динамику роста, а его итог на момент исследования (например, сопоставлять не ход роста, а радиусы взаимодействующих деревьев), то конкуренция не может быть выявлена, а речь может идти только об интерференции.

В данной статье представлены результаты исследования интерференции при индивидуальных взаимодействиях деревьев. Вместе с тем обнаружены некоторые эффекты, которые могут быть удовлетворительно объяснены только исходя из наличия конкурентных взаимодействий. Для выявления интерференции использован радиус дерева на высоте 50 см от корневой шейки, направленный в сторону "соседей". Эта величина выбрана по следующим причинам. 1. Радиальным ростом дерево четко реагирует на изменение факторов абиотической среды (эта особенность позволяет использовать рост по диаметру в дендроклиматологических исследованиях). 2. Обнаруживается ясная реакция радиального роста на ценотические условия произрастания дерева. Об этом свидетельствует уменьшение среднего диаметра насаждения с увеличением густоты древостоя. 3. Использование радиуса дает возможность сравнивать рост в сторону соседних деревьев.

Материал собирался следующим образом. На пробных площадях спиливали от 5-10 до нескольких десятков деревьев всех ступеней толщины. На кальку наносили контур торца (без коры) и его центр. Положение всех деревьев относительно друг друга обозначали на плане. Таким образом, можно было получить все необходимые исходные данные: радиус в любую сторону, окружность каждого дерева, расстояние до соседей. Для оценки влияния деревьев использовались следующие показатели: радиус "испытываемого" влияния дерева в

¹ Косвенные свидетельства конкуренции могут быть более многообразны. Например, логично видеть причины самоизреживания в конкуренции, которая в результате непропорционального распределения вещества и энергии приводит к угнетению части особей, т.е. к прогрессирующему уменьшению прироста у них, к снижению ассимиляции до такого уровня, при котором обеспечение жизнедеятельности организмов становится невозможным и происходит гибель угнетенных особей.

сторону соседа (r - средний радиус в секторе 45° , на биссектрисе которого находится центр соседнего дерева), расстояние до влияющего дерева (l) и его окружность (o). Из числа влияющих исключались деревья, расположенные тесными группами. Из оставшихся влияющими считались только ближайшие к испытуемому, находящиеся же за ними в счет не принимались. В итоге такой выбраковки, а также связанной с систематической ошибкой измерения (об этом будет сказано ниже) для каждого испытуемого дерева осталось по 2-3 влияющих дерева, расположенных с разных сторон.

Если исходить из гипотезы о наличии интерференции, то можно предположить, что сила отрицательного воздействия тем больше, чем больше окружность влияющего дерева и меньше расстояние до него. Ее можно выразить через $\frac{o}{l}$. Чем больше $\frac{o}{l}$, тем меньше радиус в сторону данного дерева. Для каждой пары влияющих деревьев находились разности $(\frac{o_1}{l_1} - \frac{o_2}{l_2})$ и $(r_1 - r_2)$. Если интерференция существует, то можно ожидать, что обнаружится положительная связь между разностью силы влияния и разностью радиусов в соответствующие стороны. Примеры исходных данных приведены в табл. I.

Т а б л и ц а I

Влияние деревьев-соседей на рост по радиусу. Примеры исходных и трансформированных данных. Ель

| Окр., см | r, м | l, см | o, см | $\frac{o}{l}$ | $(\frac{o_1}{l_1} - \frac{o_2}{l_2}) \times 100$ | $r_1 - r_2$ | $\frac{r_1 - r_2}{\% \text{ Окр}}$ | Ранги | |
|----------|------|-------|-------|---------------|--|-------------|------------------------------------|-------|---------------|
| | | | | | | | | r | $\frac{o}{l}$ |
| 10 | 16,5 | 97 | 15 | 0,155 | -8 | +1,5 | +15 | I | I |
| | 15 | 22 | 4 | 0,182 | -8 | +5,5 | +55 | 2 | 2 |
| | 11 | 78 | 18,5 | 0,237 | -6 | +4 | +40 | 3 | 3 |
| 5 | 6 | 6 | 4,5 | 0,750 | +61 | -2 | -40 | 3 | 3 |
| | 8 | 58 | 8 | 0,138 | +51 | -1,5 | -30 | I | I |
| | 7,5 | 49 | 12 | 0,245 | -11 | +0,5 | +10 | 2 | 2 |
| 12,5 | 20,5 | 47 | 6 | 0,128 | -7 | +1 | +8 | I | I |
| | 19,5 | 45 | 9 | 0,200 | | | | 2 | 2 |

П р и м е ч а н и е. Окр. - окружность дерева, испытывающего влияние соседей.

Результаты расчета корреляционных отношений оказались по всем участкам, на первый взгляд, неожиданными: все значения η^2 очень малы (до 0,1) и недостоверны. Связь между разницей радиусов и разницей сил влияния обнаружить не удалось. Это объясняется тем, что на любом участке представлены деревья разной толщины и одно и то же значение разницы радиусов имеет разный вес для тонких и толстых деревьев. Очевидно, для тонкого дерева значимость ее выше. Поэтому была использована относительная разность $(\frac{r_1 - r_2}{o})$. Связь между $(\frac{r_1 - r_2}{o})$ и $(\frac{o_1}{l_1} - \frac{o_2}{l_2})$ оказалась более тесной и достоверной. Так, для одного из участников, на котором в первом случае было найдено наибольшее значение $\eta^2 = 0,09$ (недостоверно), во втором случае связь стала теснее ($\eta^2 = 0,20$) и достоверной. Но можно было ожидать, что связь окажется более тесной: у абсолютного большинства деревьев всех участков чем больше значение $\frac{o}{l}$ влияющего дерева, тем меньше r в его сторону. Это противоречие объясняется тем, что рост в толщину у деревьев зависит не только от данной пары влияющих деревьев, но и от всех остальных соседей - деревьев, как от суммы их воздействий, так и от их сочетания. Число же деревьев-соседей, их суммарное влияние и воздействие их сочетания не являются одними и теми же для разных испытываемых воздействии деревьев.

Для устранения этих трудностей исходные данные были трансформированы в двух вариантах. Во-первых, учитывались только знаки разностей $(\frac{o_1}{l_1} - \frac{o_2}{l_2})$ и $(r_1 - r_2)$; во-вторых, для каждого испытуемого дерева установлены ранги $\frac{o}{l}$ и соответствующие им ранги r . Всем значениям $\frac{o}{l}$ присвоен ранг в порядке из возрастания. Ранжирование радиусов произведено в обратном порядке^I. Ранги и знаки разниц равноценны у всех деревьев, независимо от бонитета, возраста и ценологических условий произрастания каждого дерева. Это об-

^I В выборках объединяются данные по испытуемым деревьям, имеющим и по два и по три влияющих дерева. Если ранжировать радиусы в том же порядке, что и $\frac{o}{l}$ (при ожидаемой отрицательной зависимости между r и $\frac{o}{l}$), то наибольший ранг r будет в одних случаях 2, в других 3 и они будут соответствовать одному и тому же первому рангу $\frac{o}{l}$. Средний ранг r по каждому рангу $\frac{o}{l}$ окажется искусственно заниженным.

стоятельство дает возможность использовать данные и тех участков, где взято небольшое число модельных деревьев, объединяя их в одну выборку.

При использовании знаков разниц и ранжирования особенно наглядной становится необходимость выбраковки части "воздействующих" деревьев с учетом систематической ошибки измерения. Допустим, что имеется $r_1 - r_2 \leq a_1 + a_2$, где a - систематическая ошибка n . Об истинном соотношении r_1 и r_2 известно только, что возможны три варианта: $r_1 > r_2$; $r_1 < r_2$; $r_1 = r_2$. Допустим, что условно приняли один из них, например, $r_1 = r_2$. С разницей отношений окружности к расстоянию имеет место такая же ситуация. Если $\frac{O_1}{r_1} - \frac{O_2}{r_2} \leq A_1 + A_2$, где A - систематическая ошибка $\frac{O}{r}$, то возможны три варианта $\frac{O_1}{r_1} > \frac{O_2}{r_2}$; $\frac{O_1}{r_1} < \frac{O_2}{r_2}$; $\frac{O_1}{r_1} = \frac{O_2}{r_2}$. Допустим, и здесь условно принят один из трех возможных вариантов. В итоге, в сочетании с радиусами оказалась одна из 9 возможных истинных комбинаций разниц радиусов и отношений окружностей к расстояниям. Вероятность совпадения выбранной комбинации с истинной невелика. По-янтно, что подобные случаи будут искусственно завышать долю случайного варьирования. Поэтому исключалось из дальнейших расчетов одно из значений ранжируемых величин, разница между которыми лежит в пределах суммы их систематических ошибок. Правомочность такой выбраковки подтверждают сами выбракованные данные. Так, например, у ели радиусы в сторону соседей оказались равными друг другу 24 раза, ранги $\frac{O}{r}$ (без учета систематических ошибок) разделились поровну: 24 раза отмечен 1-й ранг, 24 раза - 2-й ранг. Распределение по рангам r и $\frac{O}{r}$ для случаев, когда $r_1 \neq r_2$ (но разница между ними оказалась меньше суммы систематических ошибок), имеет случайный характер - отмечено сочетание рангов $\frac{O}{r}$ и r : 1-1 и 2-2 по 16 раз, 2-1 и 1-2 по 17 раз.

Весь материал организован в 7 выборок. Ель: 1) молодняки, класс возраста I и II; 2) средневозрастные, класс возраста III-LV; 3) приспевающие и спелые, класс возраста V-VI; 4) сборная выборка, класс возраста I-VIII. Сосна: 1) молодняки, класс возраста I-II; 2) средневозрастные и приспевающие, класс возраста III-V; 3) сборная выборка, класс возраста I-IV.

Теперь обратимся непосредственно к полученным результатам. Несовпадение знаков разниц ($r_1 - r_2$) и ($\frac{O_1}{r_1} - \frac{O_2}{r_2}$) свидетельству-

ет о том, что большей силе влияния ($\frac{O}{r}$) соответствует меньший рост по радиусу (r) в эту сторону. Очевидно, что по соотношению числа случаев несовпадения (+ - или - +) и совпадения (+ + или - -) знаков разниц можно судить об имеющейся закономерности. Если число случаев несовпадения существенно превышает число случаев совпадения, то имеет место отрицательное взаимодействие. Например, в молодом ельнике получены следующие данные: знаки не совпали 83 раза (a), совпали 17 раз (b). Проверку существования различия между a и b произведем с помощью критерия χ^2 . Нулевая гипотеза здесь сводится к $a : b = 1 : 1$ (k), $\chi^2 = \frac{(a - bk)^2}{k(a+b)} = 43,6$. Степень свободы - одна. Найденное значение χ^2 , превышающее критическое значение при уровне значимости 1%, приводит к отбрасыванию нулевой гипотезы, поэтому действительно $a > b$ (различие не случайно). Иными словами, отрицательное влияние елей на ель, выраженное величиной $\frac{O}{r}$, имеет место. Для этих же данных можно найти значение η^2 , показывающее тесноту связи между ростом по толщине и силой влияния, выраженных качественно (η совпадает с коэффициентом сопряженности для четырехпольной таблицы). Связь оказалась достоверной и тесной: $\eta^2 = 0,44$. Аналогичные данные по всем выборкам сведены в табл.2.

Сила влияния деревьев-соседей измерялась величиной $\frac{O}{r}$. Может возникнуть подозрение, что отрицательное влияние определяется расстоянием до соседнего влияющего дерева, его же размер (толщина) не играет роли. В табл.3 приведены данные для тех же случаев, когда расстояние до сравниваемых соседей не различалось и определялся знак разниц ($O_1 - O_2$). Эти результаты несомненно свидетельствуют, что задержка роста испытуемого дерева зависит не только от расстояния до соседнего дерева, но и от его толщины.

Сопоставление рангов $\frac{O}{r}$ и r приводит к таким же результатам (табл.4). Этот способ анализа материалов несколько нагляднее, так как дает возможность получить средний ранг r для каждого ранга $\frac{O}{r}$. Обнаружена четкая и устойчивая закономерность: средний ранг r возрастает с увеличением ранга $\frac{O}{r}$ (ранжирование радиусов проведено начиная с наибольшего). Теснота связи у ели, выраженная

Влияние деревьев-соседей на рост в толщину
(по знакам разниц)

| Выборка | Знаки разниц | | | | χ^2 | η^2 |
|---|--------------|---|----|---|----------|----------|
| | + | - | + | - | | |
| | Ель | | | | | |
| Молодняки | 88 | | 17 | | 43,6 | 0,44 |
| Средневозрастные | 85 | | 3 | | 26,9 | 0,71 |
| Приспевающие и спелые | 68 | | 14 | | 35,6 | 0,43 |
| Сборная | 51 | | 12 | | 24,2 | 0,58 |
| | Сосна | | | | | |
| Молодняки | 70 | | 16 | | 34,0 | 0,40 |
| Средневозрастные и приспевающие | 58 | | 12 | | 25,9 | 0,40 |
| Сборная | 54 | | 18 | | 18,0 | 0,25 |

Примечания:

- + - Не совпадают знаки разниц ($r_1 - r_2$) и ($\frac{a_1}{l_1} - \frac{a_2}{l_2}$).
- +
- + - Совпадают знаки разниц. Все значения χ^2 и η^2 существенны.
- + -

Таблица 3

Влияние деревьев-соседей, находящихся на одинаковом расстоянии от "испытуемого" дерева (знаки разниц $r_1 - r_2$ и $a_1 - a_2$)

| Порода | Знаки разниц | | | | χ^2 |
|-----------------|--------------|---|---|---|----------|
| | + | - | + | - | |
| Ель | 24 | | 2 | | 18,6 |
| Сосна | 20 | | 3 | | 12,6 |

Примечание. Значения χ^2 существенны.

Таблица 4

Влияние деревьев-соседей на рост в толщину (по рангам)

| Выборки | Средний ранг при ранге: | | | n | η^2 |
|---|-------------------------|-----|-----|-----|----------|
| | 1 | 2 | 3 | | |
| | Ель | | | | |
| Молодняки | 1,2 | 1,8 | 2,6 | 145 | 0,43 |
| Средневозрастные | 1,1 | 1,9 | 3,0 | 52 | 0,82 |
| Приспевающие и спелые | 1,2 | 1,8 | 2,7 | 115 | 0,55 |
| Сборная | 1,3 | 1,9 | 2,0 | 94 | 0,55 |
| | Сосна | | | | |
| Молодняки | 1,3 | 1,7 | 2,7 | 167 | 0,31 |
| Средневозрастные и приспевающие | 1,3 | 1,7 | 2,7 | 167 | 0,31 |
| Сборная | 1,2 | 1,8 | 2,6 | 127 | 0,35 |

Примечание. Все значения η^2 достоверны.

η^2 высокая, несколько меньше оказалась у сосны¹.

Таким образом, выявляется интерференция при индивидуальном взаимодействии деревьев одной и той же породы. При этом задержка роста в толщину зависит как от размеров влияющего дерева, так и от расстояния до него. Вместе с тем обнаруженное различие в тесноте связи между r и $\frac{a}{l}$ в сосульях ели и сосны указывает на большую силу взаимодействия в древостоях ели по сравнению с сосной.

Использованный выше подход позволяет сравнить силу индивидуального воздействия сосны и ели на ель и сосны и ели на сосну. Для

¹ Применяя ранговую оценку данных, нельзя придавать значения η^2 такой же смысл, что и при вычислении тесноты связи на основе прямых измерений. Интервалы между рангами одинаковы, тогда как исходные данные, оцененные рангами, могут иметь неравные интервалы. Но в данном случае оно пригодно для сравнения тесноты связи в разных выборках с учетом того, что всюду использована ранговая оценка.

этого вновь применим знаки разниц ($r_1 - r_2$) и ($\frac{a_1}{l_1} - \frac{a_2}{l_2}$), причем всегда будем брать первой одну и ту же породу, например сосну. Допустим, рассматривается воздействие сосны и ели на ель. Все данные можно свести в четырехпольную таблицу (табл.5).

Таблица 5

Схема организации данных для расчета силы влияния пород

| | | $\frac{a_1}{l_1} - \frac{a_2}{l_2}$ | |
|---|---|-------------------------------------|-------|
| | | + | - |
| Е | + | a | b |
| | - | c | d |
| | | $a+c$ | $b+d$ |

Внимание, что имеется отрицательное взаимодействие не только между деревьями одной и той же породы, но и между деревьями разных пород. Правильность такого допущения подтверждается данными табл.6: наблюдается соотношение $c > a, b > d$, которое возможно только при отрицательной связи. Будем исходить также из условия, что $(a+c)$ и $(b+d)$ отличны от нуля, у нас оно всегда соблюдается.

Таблица 6

Сравнительная сила влияния сосны и ели на сосну и ель

| На ель | | | | На сосну | | | |
|--------|---|---|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-------------------------------------|------|
| | | $\frac{a_1}{l_1} - \frac{a_2}{l_2}$ | | | | $\frac{a_1}{l_1} - \frac{a_2}{l_2}$ | |
| | | + | - | | | + | - |
| Е | + | 29 | 18 | 32 | 18 | N=75 | N=96 |
| | - | 31 | 2 | 42 | 4 | | |
| | | 60 | 15 | 74 | 22 | | |
| | | $a+c$ | $b+d$ | $a+c$ | $b+d$ | | |
| | | $\frac{a}{a+c} = 14,5$ | $\frac{c}{b+d} = 2,4$ | $\frac{a}{a+c} = 8,0$ | $\frac{c}{b+d} = 2,3$ | | |
| | | $\frac{a+c}{b+d} = 4$ | $\frac{a+c}{b+d} = 4$ | | | | |
| | | $\chi^2 = 6,1$ | | | | | |
| | | $\frac{a}{a+c} > \frac{a+c}{b+d} > \frac{c}{b+d}$ | | | | | |

Примечание. Различия между отношениями существенны; первая порода в обоих случаях влияет слабее.

Рассмотрим случай, когда обе породы по силе влияния на данную породу одинаковы, т.е. при одинаковом значении $\frac{a}{l}$ сосны и ели, вызывается одинаковый эффект в задержке роста, например ели. Очевидно, клетки a и d , так же как c и b , качественно одинаковы. Доля a и b от сумм по столбцам одинакова, т.е. $\frac{a}{a+c} = \frac{d}{b+d}$; $\frac{c}{a+c} = \frac{b}{b+d}$, откуда $\frac{a}{d} = \frac{a+c}{b+d} = \frac{c}{b}$ (здесь и дальше знак равенства означает, что отношения не различаются статистически значимо). К такому же выводу можно прийти и другим путем. Первый и второй столбцы представляют собой два одинаковых распределения (принадлежат к одной генеральной совокупности), одно из которых перевернуто, а различаются они только суммами частот. Если это два одинаковых распределения, то отношения частот должны быть равны $\frac{a}{c} = \frac{d}{b}$ (возможно лишь случайное различие). Преобразуя равенство, получаем $\frac{a}{d} = \frac{a+c}{b+d} = \frac{c}{b}$.

При неодинаковой силе воздействия деревьев двух пород полученное соотношение нарушается и возможны два варианта: первая порода влияет слабее или сильнее. Если первая порода влияет слабее, то при каких-то значениях $\frac{a_1}{l_1}$, больших $\frac{a_2}{l_2}$, действительное отрицательное влияние второй породы будет все же большим, т.е. при меньшем $\frac{a}{l}$ она будет больше тормозить рост в свою сторону. Таким образом, по сравнению со случаем равенства влияний значение a увеличится за счет c, b также увеличится, но за счет d . В итоге получится соотношение $\frac{a}{d} > \frac{a+c}{b+d} > \frac{c}{b}$. Обратный результат будет, если первая порода влияет сильнее: $\frac{a}{d} < \frac{a+c}{b+d} < \frac{c}{b}$.

Таким образом, для выяснения сравнительной силы влияния сосны и ели на ель и сосну необходимо установить, не случайно ли различаются $\frac{a}{d}$ и $\frac{c}{b}$, воспользовавшись критерием χ^2 для сравнения двух распределений (Урбах, 1964): $\chi^2 = \frac{1}{n_1 n_2} \sum \frac{(f_{12} - f_2 n_1)^2}{f_{1+} + f_2}$.

Нулевая гипотеза заключается в том, что отношения численностей взяты из одной совокупности. Альтернатива, естественно, сводится к различию этих отношений. По существу этот способ есть выявление согласия в четырехпольной таблице. С использованием наших обозначений таблица и формула χ^2 будут выглядеть так:

$$\frac{a}{d} \Big| \frac{c}{b}, \quad \chi^2 = \frac{(ab - cd)^2 N}{(a+d)(b+c)(a+c)(b+d)}$$

В табл.6 представлены результаты расчетов, из которых следует, что при одинаковых $\frac{a}{c}$ сосна на ель влияет слабее, чем ель на ель, и также сосна на сосну влияет слабее, чем ель на сосну.

Соотношение $\frac{a+c}{b+d}$ также несет информацию о сравнительной силе влияния сосны и ели. Если силы влияния пород, выраженные через $\frac{a}{c}$, одинаковы, то значения величин $(a+c)$ и $(b+d)$ не будут существенно отличаться друг от друга. У нас $(a+c) > (b+d)$. По таблицам доверительных интервалов (Weber, 1961) на 95% доверительном уровне эти значения достоверно различаются. Такое соотношение может образоваться только, если сосна конкурентно слабее ели и для выживания ей надо иметь в среднем большее значение $\frac{a}{c}$, уравнивающее ее с елью (в условиях экологически примерно равноценных для той и другой породы). Вместе с тем размах варьирования $\frac{a}{c}$ сосны должен быть меньше, чем у ели, так как большая часть сосен с малым значением $\frac{a}{c}$ должна отмереть, не будучи в состоянии успешно конкурировать с елями, имеющими такое же значение $\frac{a}{c}$. Исходя из этого можно предполагать, что в смешанных синузонах средняя толщина сосны будет больше, а варьирование толщин меньше, чем у ели. Такое предположение подтверждается данными, представленными в табл.7.

Если свести вместе выводы о сравнительной силе взаимодействия деревьев сосны и ели, то их можно представить в виде следующей схемы: $G \rightarrow E < C \rightarrow C < E \rightarrow E \rightarrow C$ (сосна на ель воздействует слабее, чем ель на сосну, и т.д.).

Эти результаты свидетельствуют, что невозможен однозначный ответ на вопрос о том, сильнее ли взаимодействие между особями одного вида, чем межвидовые взаимодействия. Даже для любой конкретной пары видов ответ может быть разным в зависимости от того, по реакции особей какого вида мы судим о силе взаимодействия.

Вывод о том, что взаимодействие между соснами слабее, чем

Сравнение окружности стволов сосны и ели

| Древостой | Порода | n | \bar{x} | $S_{\bar{x}}$ | V | S_v |
|----------------|--------|-----|--------------|---------------|-------------|-------|
| 10Е+С+Б | Ель | 347 | <u>65.3</u> | 1,2 | <u>32.6</u> | 1,2 |
| Бон.Ш, возр.УІ | Сосна | 14 | <u>91.7</u> | 3,2 | <u>12</u> | 2,5 |
| 3Е2Б+0+С | Ель | 494 | <u>45.4</u> | 0,9 | 44,9 | 1,4 |
| Бон.Ш, возр.УІ | Сосна | 6 | <u>99.3</u> | 16,5 | 40,6 | II,7 |
| 10Е+С+Б | Ель | 317 | <u>64.7</u> | 1,0 | <u>28.6</u> | 1,1 |
| Бон.Ш, возр.УІ | Сосна | 16 | <u>106.0</u> | 3,2 | <u>12.0</u> | 2,1 |
| 6Е4С+Б | Ель | 338 | <u>40.2</u> | 1,3 | <u>57.6</u> | 2,2 |
| Бон.П, возр.Ш | Сосна | 197 | <u>72.8</u> | 1,3 | <u>24.6</u> | 1,3 |
| 8Е2С+Б | Ель | 168 | <u>43.8</u> | 1,4 | <u>41.9</u> | 2,3 |
| Бон.У, возр.ІХ | Сосна | 30 | <u>77.7</u> | 1,8 | <u>12.4</u> | 1,6 |
| 5Е5С+Б | Ель | 240 | <u>12.5</u> | 0,4 | <u>48.2</u> | 2,2 |
| Бон.У, возр.Ш | Сосна | 225 | <u>34.3</u> | 1,0 | <u>41.0</u> | 1,9 |

Примечание. \bar{x} - окружность (см), средняя арифметическая; $S_{\bar{x}}$ - ее ошибка; V - коэффициент вариации; S_v - его ошибка. Подчеркнуты значения, достоверно различающиеся на 95% доверительном уровне.

между елями, противоречит оценке силы взаимодействия, которую можно получить исходя из традиционного анализа таблиц хода роста насаждений. Из этих таблиц (Третьяков и др., 1965) следует, что для каждой породы в одном и том же возрасте в худших условиях число стволов на единицу площади оказывается большим. На этом основании обычно делается заключение о большей напряженности взаимовлияний (Морозов, 1928; Сукачев, 1936), о большей силе взаимодействия (Шенников, 1964) в лучших условиях среды. Из этих же таблиц следует, что в одном и том же возрасте и бонитете число стволов в насаждениях ели больше, чем в насаждениях сосны. Если использовать ту же логику, то можно было бы утверждать, что сила взаимодействия между елями меньше, чем между соснами (при одном и том же бонитете). Однако такой вывод представляется спорным, так же как и утверждение о более сильном взаимодействии между деревьями одной породы в

лучших условиях. Очевидно, плотность древостоя должна зависеть от размеров деревьев, от силы взаимодействия между деревьями, от их выносливости, т.е. способности выживать в неблагоприятных ценологических условиях, которой обладают деревья данной породы. Для того чтобы иметь возможность делать заключения о силе взаимодействия между деревьями по плотности древостоев, необходимо сопоставлять плотность древостоев при одних и тех же размерах деревьев (например, среднем диаметре). В таблицах хода роста нормальных сосновых и еловых насаждений (Третьяков и др., 1965) наблюдается следующая закономерность: при одном и том же среднем диаметре и одном и том же бонитете число стволов на 1 га у ели больше, чем у сосновых древостоев. Вместе с тем для одной и той же породы при одинаковом среднем диаметре в худших условиях (бонитетах) плотность древостоев меньше. Указанное соотношение плотностей древостоя сосны и ели могло образоваться в том случае, если взаимодействие между соснами слабее при меньшей их выносливости по сравнению с елью.

По-видимому, показателем выносливости может служить прирост по радиусу в последние годы перед отмиранием угнетенных деревьев. Данные, приведенные в табл.8, свидетельствуют о том, что прирост за последние пять лет у ели несколько меньше, чем у сосны, и уменьшается с падением бонитета, т.е. выносливость у ели больше, чем у сосны, и увеличивается у обеих пород с ухудшением условий. Таким образом, снимается противоречие между таблицами хода роста и полученным в данной работе выводом о сравнительной силе взаимодействия в сосновых и еловых древостоях¹. Если считать установленной большую выносливость деревьев в худших условиях среды, то уменьшение плотности древостоев с падением бонитета может быть объяснено большей силой взаимодействия (конкуренции) в худших условиях среды.

Процессы взаимодействия развиваются во времени. Скорость процессов неравномерна во времени для одной породы, неодинакова у

¹ В принципе, при обнаруженных соотношениях силы взаимодействия и выносливости сосны и ели плотность сосновых и еловых древостоев может быть одинаковой (при одинаковом среднем диаметре насаждений).

Прирост погибших деревьев за последние пять лет

| Б | Сосна | | | | | Ель | | | | | |
|------------------|-----------|---------------|----|----|-------|--------|-----------|---------------|----|----|--------|
| | \bar{x} | $S_{\bar{x}}$ | R | n | Возр. | Б | \bar{x} | $S_{\bar{x}}$ | R | n | Возр. |
| I ^a | 5,20 | 0,42 | 20 | 15 | II-14 | I-II | 0,98 | 0,21 | 25 | 8 | 34-43 |
| I-II | 0,92 | 0,08 | 19 | 14 | 20-39 | I-II | 0,90 | 0,07 | 5 | 11 | 10-16 |
| II | 1,19 | 0,06 | 11 | 16 | 16-23 | III | 0,63 | 0,02 | 7 | 16 | 23-25 |
| III | 0,96 | 0,05 | 8 | 9 | 18-29 | III | 0,31 | 0,03 | 33 | 10 | 33-77 |
| IV | 0,58 | 0,07 | 18 | 10 | 29-39 | III-IV | 0,38 | 0,06 | 31 | 6 | 79-100 |
| IV | 0,68 | 0,07 | 7 | 12 | 17-27 | IV | 0,25 | 0,03 | 23 | 11 | 72-100 |
| V | 0,51 | 0,03 | 11 | 16 | 21-40 | V | 0,20 | 0,02 | 14 | 8 | 51-86 |
| V | 0,33 | 0,04 | 5 | 15 | 22-30 | | | | | | |
| V-y ^a | 0,47 | 0,07 | 72 | 9 | 100 | | | | | | |

Примечание. Б - бонитет древостоя, \bar{x} - средний прирост за последние пять лет, R - средний радиус, n - число модельных деревьев, Возр. - возраст погибших модельных деревьев.

одной породы в разных условиях, различается у разных пород. Очевидна необходимость использования понятия, выражающего силу взаимодействия, отнесенную к единице времени (некий аналог мощности в физике). Значение такой величины в синузях быстрорастущей сосны будет большей, чем у ели, и уменьшается с ухудшением бонитета. Г.Ф. Морозов в этом смысле, по-видимому, использует выражение и н т е н с и в н о с т ь борьбы за существование (конкуренции). Вообще говоря, из изложенного следует неизбежность разработки серии взаимосвязанных понятий и соответствующих величин для анализа взаимодействий между растениями.

Указатель литературы

Барнацкий В.В. Роль срастания корней в дифференциации деревьев в лесу. - "Лесное хозяйство", 1968, № 6, с.26-27.

- Завадский К.М. Учение о виде. Л., 1961. 254 с.
- Завадский К.М. Вид и видообразование. Л., 1968. 404 с.
- Ипатов В.С. Некоторые вопросы теории организации растительного покрова. - "Ботан. журн.", 1970, т.55, № 2, с.184-195.
- Мильи А. Определение понятия конкуренция у животных. - В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М., 1964, с.55-81.
- Морозов Г.Ф. Учение о лесе. М., 1928. 365 с.
- Работнов Т.А. Новое руководство по методике геоботанических исследований. - "Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы, отдел биология", 1960, т. LXV, вып. 4, с.132-137.
- Синская Е.Н. Динамика вида. М.-Л., 1948. 527 с.
- Соколов С.Я. Типы борьбы за существование среди растений. - В кн.: Академику В.Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.-Л., 1956, с.507-521.
- Сукачев В.И. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., 1936. 614 с.
- Третьяков Н.В., Горский П.В., Самойлов Г. Г. Справочник таксатора. М., 1965. 459 с.
- Урбах В.Ю. Биометрические методы. М., 1964. 415 с.
- Харпер Дж. Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений. - В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М., 1964, с.11-54.
- Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 447 с.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М., 1946. 396 с.
- Birch I. The meanings of competition. - "American Naturalist", 1957, vol. 91, N 856, p. 5-18.
- Weber E. Grundriss der biologischen Statistik. Jena, 1961. 566 s.