

УДК 634.948

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ДЕРЕВЬЕВ В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ

В.С. Ипатов

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

Эл почта: vsipatov@mail.ru

Статья получена редакцией 21.09.2010, принята к печати 10.10.2010

В древостое любого лесного растительного сообщества наблюдается конкуренция между деревьями, выражающаяся в непропорциональном потребностям распределении ресурсов среды между деревьями. Конкуренция приводит к дифференциации древостоя на господствующие деревья (с увеличивающимся приростом размеров), угнетенные (с уменьшающимся приростом) и индетерминантные (с неопределившейся тенденцией прироста). Угнетенные деревья элиминируются из древостоя. Индетерминантные со временем определяются с тенденцией изменения прироста и переходят либо в класс господствующих, либо – угнетенных. Конкуренция является биологически целесообразной. Если бы она отсутствовала, то при дефиците ресурсов среды и увеличении размеров деревьев и соответственно потребностей древостой неизбежно разрушался бы задолго до биологического старения деревьев. Господствующие деревья относительно независимы от окружающих деревьев, их ход роста определяется в основном средой.

Ключевые слова: *растительное сообщество, лес, древостой, конкуренция, дифференциация деревьев.*

TREE DIFFERENTIATION IN FOREST TREE COMMUNITIES

V.S. Ipatov

Saint-Petersburg University, Saint-Petersburg, Russia

E-mail: vsipatov@mail.ru

Competition between trees in any forest stand is expressed as a bias in resource allocation making it disproportional to tree demands. Such competition results in forest stand differentiation into dominant trees featuring greater size gain, suppressed trees featuring smaller size gain, and indeterminant trees with uncertain trends of their growth. The suppressed trees are eventually eliminated from the stand. The indeterminant trees eventually turn to a determined growth trend and become either dominant or suppressed. Tree competition is biologically justified. If there were no such competition, any deficit of resources or any increase in the size of trees and, correspondingly, in their demands, would result in stand deterioration long before its biological senescence. The dominant trees are relatively independent from the surrounding trees, and their growth is mainly determined by the environmental conditions.

Keywords: *plant community, forest, forest stand, competition, tree differentiation.*

«Лесоводы издавна различают в лесу, даже совершенно одновозрастном, две группы деревьев – господствующие и угнетенные классы» [15, с. 12]. Деревья в древостое различаются высотой, диаметром ствола, развитием кроны. Впервые классификацию деревьев по их состоянию предложил Крафт в 1884 году [15] – рис. 1. Эта классификация настолько удачна, что широко используется до сих пор. Правда делались попытки усовершенствовать ее, мало добавляющие и не изменяющие в принципе. О классификациях рассмотрен вопрос в конце статьи.

Каковы же причины дифференциации деревьев в древостое? Подробно обсудил этот вопрос еще Г.Ф. Морозов. Он видел причины в «перехвате» растениями друг у друга света, почвенной влаги и продуктов почвенного питания. Сомневаться в этом нет оснований. Однако, это не полное объяснение. В чем же заключается конкретный механизм дифференциации? Наиболее приемлемым является объяснение этого явления конкуренцией. Но все здесь не так просто. Существует много определений понятия конкуренция. Детальный анализ различных пониманий этого термина провели Birch L.C. [34] и А. Мильн [13]. Обыч-

но к конкуренции относят вообще неблагоприятные влияния взаимодействующих субъектов. В частности, такое понимание конкуренции нашло отражение в учебниках [29, 19]. Неблагоприятные влияния могут вызываться разными процессами. Столь широкое понимание конкуренции не продуктивно. Дж. Харпер [28] предложил для обозначения неблагоприятных влияний термин «интерференция», считая, что конкуренцию следует ограничить более узким кругом явлений. Значительно более удобно для анализа взаимодействий представление о конкуренции используемое Ч. Дарвином. Наиболее существенно в конкуренции по Ч. Дарвину то, что ее объектом являются пища (в широком смысле) и пространство, когда они ограничены. Но и здесь заложена возможность разной интерпретации этого понятия, поскольку нет ответа на вопрос: как распределяются объекты конкуренции? F.E. Clements и V.E. Shelford в 1939 г. [35] пошли дальше: «...сущность конкуренции состоит в том, чтобы попытаться получить большую, чем при пропорциональном распределении, долю чего-либо имеющегося в ограниченном количестве, например, сырья, пищи, пространства, строительных материалов» [13, с. 55–81]. Я,

опираясь на это определение, трактуя конкуренцию между растениями как непропорциональное потребностям распределение ресурсов среды между взаимодействующими особями.

Очевидно, что предпосылками возникновения конкуренции должны быть: 1) индивидуальное варьирование в потребностях, а значит в размерах растений к моменту их смыкания (кронами, корневыми системами); 2) дефицит ресурсов среды (свет, вода, продукты питания). Индивидуальная изменчивость размеров имеет две причины: биологические особенности каждого из растений и условия микросреды, в которые попадают зачатки. Г.Ф. Морозов показал, что всходы древесных пород, выращенные в однородных условиях среды, различаются размерами незначительно. Существенную роль играют микроусловия, в которых прорастают семена деревьев. Недостаток света для полного развития кроны подтверждается тем, что у одиночных деревьев крона пышно развивается, в отличие от деревьев в сомкнутом древостое. Дефицит воды в засушливые периоды (кроме заболоченных лесов) и дефицит продуктов питания обнаруживаются в том, что рост деревьев увеличивают полив и удобрение.

Рассмотрим две модели распределения ресурсов среды: 1) непропорциональное потребностям – конкуренция; 2) пропорциональное потребностям – назовем ее взаимограничением. Необходимо соотносить возможные результаты этих двух типов распределения ресурсов с явлениями, наблюдаемыми в древостоях [4, 5, 6, 7, 11]. С конца позапрошлого века известно и количественно изучено изреживание древостоя с момента смыкания деревьев и до его разрушения. Уменьшение числа деревьев с возрастом составляет больше порядка и зависит от вида деревьев и условий среды. Но закономерность наблюдается одна и та же. Обычно этот процесс называют самоизреживанием. Примеры этого процесса представлены на рис. 2. Подобные данные содержатся во всех лесотаксационных справочниках и ничем принципиально новым от издавна известных не отличаются. Сходные закономерности наблюдаются в изменении размеров деревьев с возрастом у разных пород и в разных условиях среды в сомкнутых древостоях.

На рис. 3 представлен идеализированный ход роста дерева при отсутствии взаимодействия с другими деревьями, например, одиночного дерева. Кривая напоминает логистическую кривую. В отсутствие ценотических факторов (конкуренции) при освоении пространства, т.е. увеличении объема, из которого дерево получает продукты питания, прирост в первый период жизни увеличивается (отрезок а). На каком-то этапе жизни наступает биологическое старение организма, и прирост уменьшается (отрезок б). Старение деревьев сопровождается уменьшением общей длины корней (их отмирает больше, чем прирастает), снижением прироста вершины и даже ее отмиранием, некоторым уменьшением объема кроны. Сокращение площади питания и является одной из причин снижения прироста в этот период. Естественно, что при изучении конкуренции наибольший интерес представляет активный период жизни деревьев, до начала их биологического старения, в противном случае очень трудно выявить эффекты, вызываемые именно конкуренцией.

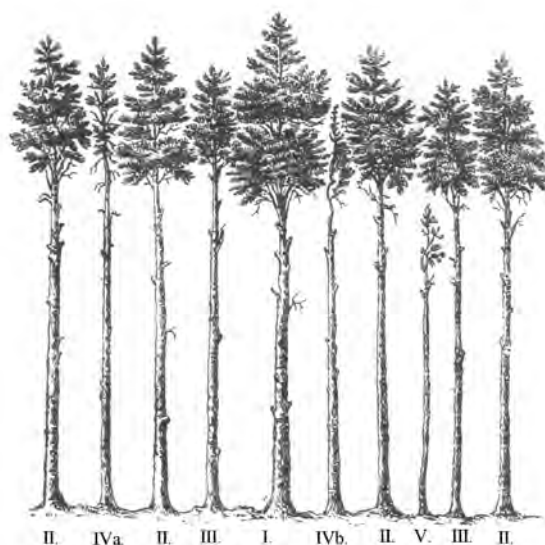


Рис. 1. Классификация Крафта (по [15]):
I–V – подклассы деревьев.

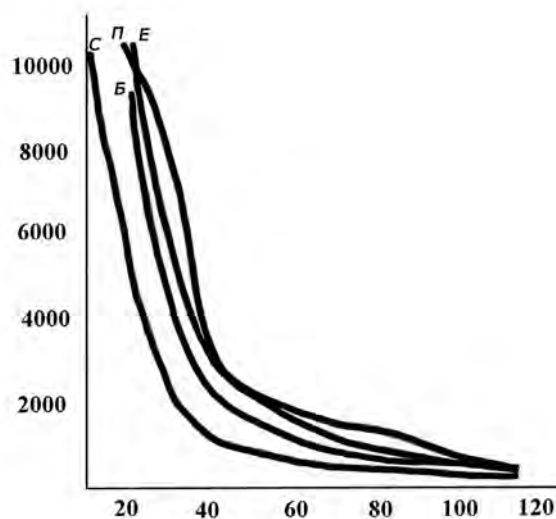


Рис. 2. Ход изреживания с возрастом у разных древесных пород (по [15]):
С – сосна, Б – бук, Е – ель, П – пихта.
По оси абсцисс – возраст, по оси ординат – число стволов на 1 га.

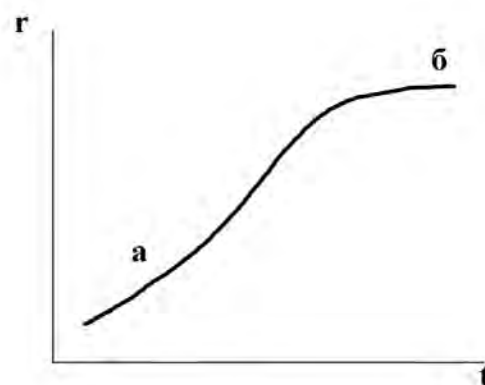


Рис. 3. Идеализированный ход роста дерева без взаимодействия с другими деревьями:
r – размер дерева (радиус поперечного сечения ствола), t – возраст;
а – период до биологического старения, б – период биологического старения.

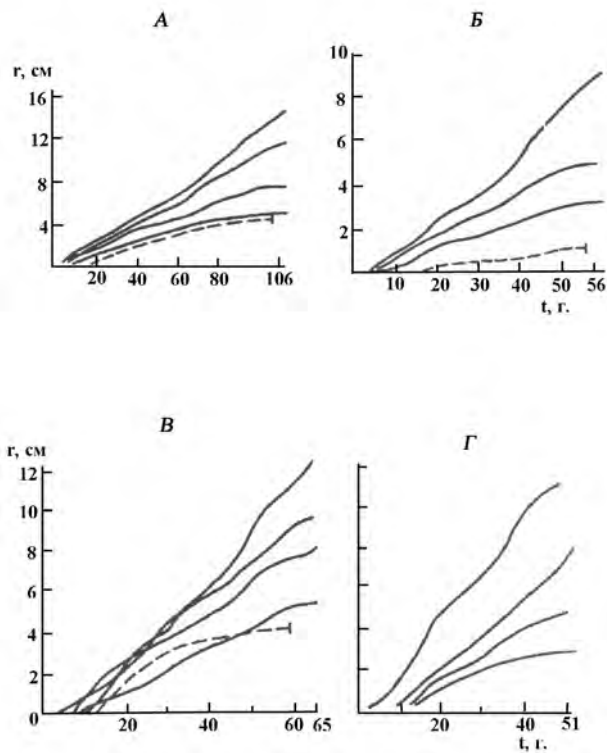


Рис. 4. Кривые хода роста деревьев ели (А, Б) и сосны (В, Г) в сомкнутых древостоях.

По оси абсцисс – возраст (t), по оси ординат – радиус поперечного сечения ствола на высоте 50 см от корневой шейки (r).

А – ельник чернично-бруснично-зеленомошный, Б – ельник кислично-зеленомошный, В – сосняк бруснично-чернично-зеленомошный, Г – сосняк чернично-зеленомошный.

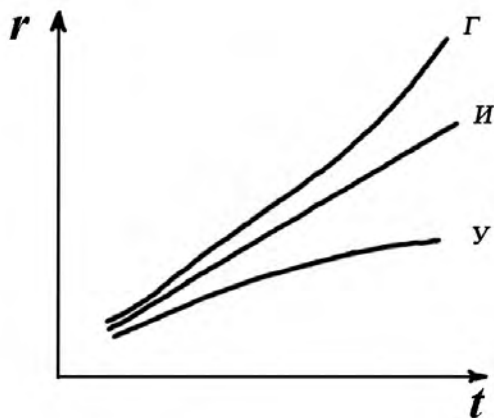


Рис. 5. Идеализированные кривые хода роста деревьев в сомкнутом древостое в период до биологического старения и без учета климатических и ценотических флуктуаций.

Г – господствующие деревья, У – угнетенные деревья;
И – индетерминантные;
t – возраст, r – размер.

На рис. 4 показаны кривые хода роста деревьев сосны и ели на разных участках леса. Мной исследованы кривые хода роста этих пород на примерно сотне участков в разных условиях экотопа. Во всех случаях паттерны разнообразия кривых одинаковы. Их можно обобщить в виде идеализированных кривых (рис. 5). По характеру хода роста можно выделить три группы деревьев: 1) с увеличивающимся приростом – господствующие, 2) с уменьшающимся приростом – угнетенные, 3) с неопределившейся тенденцией изменения прироста – назовем их индетерминантными (существование их будет объяснено далее). У реальных кривых роста наблюдается некоторая ступенчатость, что вызвано флуктуацией погодных условий в разные периоды и изменением ценотической обстановки (часть деревьев гибнет). Гибель угнетенных деревьев приводит к самоизреживанию древостоя.

Вернемся к вопросу о распределении ресурсов среды между взаимодействующими растениями. Конкуренцию мы определили как распределение ресурсов, непропорциональное потребностям. Естественно, подлежит проверке, к каким последствиям может привести также и распределение вещества и энергии пропорциональное потребностям, названное взаимоограничением.

Для иллюстрации возможных последствий того или иного типа распределения ресурсов среды воспользуемся предельно упрощенной численной моделью, используя те же величины, что и при построении кривых хода роста, т.е. радиус ствола – r , прирост по радиусу – Δr . Допустим, что потребности дерева соответствуют его размерам, а реальное потребление ресурсов – приросту по размерам. Примем в качестве характеристики размеров r , а прироста – Δr . Это вполне правомерно, поскольку в одном и том же древостое радиус тесно связан с площадью сечения, объемом ствола, высотой, размером и массой кроны и даже с площадью, охватываемой корневой системой, а прирост по радиусу связан, соответственно, с приростом по тем же характеристикам. Правда, расход потребленных ресурсов на дыхание, выделение (транспирация, опад) в приросте не учитывается. Но, по-видимому, количество расходуемого на текущий метаболизм вещества и энергии, не закрепленное в приросте, корреляционно связано с приростом. По этой причине можно считать, что прирост приблизительно отражает все потребление. Итак, принято, что r соответствует потребностям, Δr – реальному потреблению за один этап (один год, два или другое число лет, но не слишком большое). Ресурсы среды обозначим через C , при этом выражать их будем в тех же единицах, что и r , Δr . Договоримся, что три взаимодействующих дерева имеют доступ одновременно ко всем ресурсам, которые постоянны и деревьями используются полностью. В действительности площади питания деревьев перекрываются только частично, и ресурсы среды, как уже говорилось, непостоянны. Принципиально наше допущение не изменит результат взаимодействия, а только сделает его более четким. Во взаимодействие вступают деревья по преимуществу разных размеров, а значит и с разными потребностями. Первичная варибельность, как уже говорилось, неизбежна, она вызывается разными размерами семян и запасами питательных веществ, разной энергией роста. Семена попадают в неодинаковые микроусловия среды. Таким образом, мы можем принять, что три дерева в нашей модели, вступая во взаимодействие, имеют разные размеры.

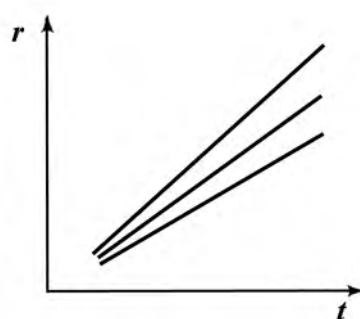


Рис. 6. Модель хода роста деревьев при пропорциональном потребностям распределении вещества и энергии:

t – возраст, r – радиус.

$$\Delta r_i = \frac{C r_i}{\sum_{j=1}^3 r_j}$$

В случае взаимоограничения – пропорционального распределения ресурсов среды – прирост трех деревьев будет на каждом этапе развития определяться соотношением:

Каждый год радиус (потребности) увеличивается на Δr . Нетрудно убедиться, что прирост у деревьев хотя и разный, но остается постоянным, а гипотетические кривые хода роста (рис. 6, 4) отличаются от реальных. При пропорциональном распределении угнетенные деревья (у которых в результате взаимодействия прирост уменьшается) не появляются и не могут появиться в принципе.

Жизнедеятельность любого дерева можно выразить как соотношение трех величин: потребностей (максимальное количество вещества и энергии, которые может поглотить данное растение), минимального уровня потребления, необходимого для поддержания жизни, ниже которого следует гибель, и реального уровня потребления. По мере увеличения размеров растения потребности возрастают (до начала старения). Минимальный уровень потребления также увеличивается. Реальный уровень потребления при пропорциональном распределении (взаимоограничении) снижается одинаково по отношению к потребностям всех растений. При снижении реального уровня до минимального вероятность гибели и крупных, и мелких деревьев одна и та же и носит случайный характер, а при резком снижении ресурсов среды (например, из-за погодных условий) должна наблюдаться массовая гибель деревьев независимо от размеров. В реальном процессе самоизреживания преимущественно гибнут отстающие в росте. Отмечается гибель отдельных крупных деревьев, но она носит случайный характер и не является результатом взаимодействия. Таким образом, характер элиминации деревьев при взаимоограничении не имеет ничего общего с реальным процессом самоизреживания. Очевидно, взаимоограничение неприменимо для объяснения процессов, происходящих в древостое.

Рассмотрим теперь непропорциональное потребностям распределение вещества и энергии как механизм конкурентных отношений. Непропорциональность рас-

пределения осуществим введением степени k у радиуса (эквивалент потребностей) – r^k . Естественно, что $k > 1$. В этом случае прирост (эквивалент потребления) выразится при взаимодействии трех деревьев соотношением:

$$\Delta r_i = \frac{C r_i^k}{\sum_{j=1}^3 r_j^k}$$

Приведем численный пример расчета Δr и r для гипотетического случая (табл. 1), когда взаимодействуют три дерева, черпающих ресурсы среды из одного источника. Примем, что к началу взаимодействия деревья имеют исходные значения r : $r_{1исх} = 2,0$, $r_{2исх} = 2,5$, $r_{3исх} = 3,5$. Показатель степени для простоты принят равным 2 ($k = 2$). Ресурсы среды $C = 6,5$, т.е. они находятся в дефиците и меньше, чем суммарная потребность:

$$C < \sum_{j=1}^3 r_{jисх}^2$$

У двух деревьев прирост уменьшается, это – угнетенные деревья. У одного (с наибольшими потребностями) прирост увеличивается и постепенно приближается к постоянному. Это господствующее дерево. Здесь не учтена возможная ситуация, когда потребности у взаимодействующих деревьев одинаковы. В таком случае прирост у них будет одинаковым, тенденция хода роста неопределенна. Такие деревья назовем индетерминантными. Со временем различие в потребностях у них обязательно появится, и ход роста будет формироваться по типу либо угнетенных, либо господствующих.

В реальной обстановке, как говорилось, ресурсы среды не остаются постоянными. Во-первых, идет освоение пространства на первых этапах развития деревьев, во-вторых, изменяются климатические условия. Однако дифференциация деревьев, быстрее или медленнее, все равно происходит. В принципе, модель роста деревьев при непропорциональном потребностям распределении ресурсов среды (рис. 7) не отличается от того, что существует реально (рис. 4). У угнетенных деревьев абсолютный уровень потребления снижается до минимального (смертельного), что приводит к их элиминации. В численной модели (табл. 1) показано, что относительный уровень потребления ($\frac{\Delta r_{i+1}}{r_i}$ %) снижается у всех деревьев, но у угнетенных деревьев темпы снижения значительно большие, поэтому они являются первыми кандидатами на элиминацию. После гибели угнетенных деревьев ресурсы среды, приходившиеся на их долю, поступают в распоряжение господствующих. Модель непропорционального распределения ресурсов позволяет объяснить процесс самоизреживания древостоя. Господствующие деревья оказываются в меньшей мере зависимыми от ценологической обстановки. И прирост, и ход роста таких деревьев зависит, главным образом, от условий абиотической среды, что позволяет использовать в качестве индикаторов среды именно эти показатели, а не средние значения, полученные для всей совокупности деревьев. Конкуренция приводит не только к уменьшению числа деревьев на единицу площади, но и к изменению соотношения ценологических классов деревьев: доля угнетенных и индетерминантных уменьшается, а господствующих увеличивается. Со временем у индетерминантных деревьев определяется тенденция хода

Табл. 1.

Гипотетическое изменение прироста (Δr) и хода роста по радиусу (r) с возрастом при непропорциональном распределении ресурсов среды между тремя деревьями

Этап i	$r_{\text{усх}} = 2,0$			$r_{\text{усх}} = 2,5$			$r_{\text{усх}} = 3,0$		
	Δr	r	$\frac{\Delta r_{i+1}}{r_i}, \%$	Δr	r	$\frac{\Delta r_{i+1}}{r_i}, \%$	Δr	r	$\frac{\Delta r_{i+1}}{r_i}, \%$
1	1,4	3,3	66	2,1	4,6	83	3	6	100
2	1,1	4,4	32	2,0	6,6	44	3,4	9,4	57
3	0,8	5,2	19	1,9	8,4	28	3,8	13,3	41
4	0,65	5,9	12	1,7	10,1	20	4,2	17,4	31
5	0,5	6,4	9	1,5	11,7	15	4,5	21,9	26
...
10	0,18	7,8	2	0,89	17,9	5	5,4	47,4	13

роста, и они переходят в класс либо угнетенных, либо господствующих. Угнетенные элиминируются; небольшая часть господствующих переходит в класс угнетенных и также элиминируется. Конкуренция постепенно затухает и, по-видимому, в спелом и перестойном древостое практически не проявляется. В спелом лесу преобладают господствующие деревья.

Приведенная мной модель предельно упрощена и, хотя определенно подтверждает факт конкуренции как непропорционального распределения ресурсов среды, не может быть использована для описания конкуренции между множеством деревьев в древостое, поскольку их фитогенные поля (в частности площади питания) лишь частично перекрываются. Для этой цели мой ученик А.Б. Ястребов применил балансовые уравнения роста [32, 33]. Им показано, что наилучшее описание хода роста дерева в древостое, т.е. при взаимодействии, достигается, если принять непропорциональное потребностям распределение ресурсов среды. Траты дерева на поддержание жизнедеятельности оказались пропорциональными квадрату площади сечения ствола. А.Б. Ястребов также показал, что в древостое одновременно присутствуют три ценотических класса деревьев. Правда, два из них он интерпретирует как угнетенные двух порядков – ранее и позднее образующиеся. Гибнут прежде всего первые. В этих исследованиях использованы данные разновозрастных древостоев, поэтому нельзя объяснить дифференциацию древостоев разновозрастностью.

Итак, конкуренцию можно определить как процесс непропорционального потребностям распределения ресурсов среды между растениями, приводящий к дифференциации растений на разные ценотические группы и к элиминации угнетенных. Конкуренция между растениями может возникнуть только при определенных условиях: 1) качественном сходстве потребностей, 2) одновременном потреблении ресурсов из одного источника, 3) дефиците ресурсов среды. Понятно, что

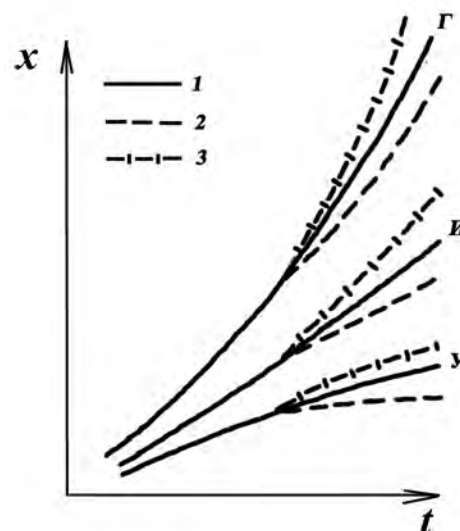


Рис. 7. Модель хода роста деревьев при непропорциональном потребностям распределении вещества и энергии:

t – возраст, x – размеры; Г – господствующее дерево, И – индетерминантное дерево, У – угнетенное дерево; ресурсы среды не меняются (1), уменьшаются (2), увеличиваются (3).

если ресурсы имеются в избытке, то потребности всех растений полностью удовлетворяются, поэтому о взаимодействии путем распределения ресурсов среды говорить не приходится. Одновременное потребление из одного источника может происходить, когда ассимилирующие органы (активные корни, кроны) находятся в одном слое и контактируют друг с другом. Это наблюдается при перекрывании, хотя бы частично, площадей питания. Если корневые системы и фотосинтезирующий аппарат находятся в разных слоях, то потребление ресурсов происходит не одновременно, а последовательно. Одни из партнеров по взаимодействию потребляют независимо, а другим приходится довольство-

ваться остатками. Это уже иной тип взаимодействия.

Сходство потребностей у растений одного вида очевидно. Не приходится сомневаться, что растения разных видов нуждаются в воде, фотосинтетически активной радиации, элементах минерального питания. Различия в потребностях выражаются в их уровне, и в меньшей мере – в качестве. Поэтому в конкурентные отношения могут вступать растения как одного вида, так и разных. Но исход конкуренции может быть неодинаковым. Для совокупности конкурирующих растений одного вида конкуренция – благо. В смешанных коллективах, состоящих из растений разных видов, результат конкуренции (в виде элиминации особей) зависит от конкурентной силы и конкурентной выносливости растений разных видов. По-видимому, конкурентная сила при одинаковых размерах определяется интенсивностью ассимиляции, плотностью кроны и корневой системы, а конкурентная выносливость – уровнем минимального потребления, обеспечивающим жизнедеятельность. Быстрее оказываются

угнетенными и больше гибнут растения того вида, конкурентная сила которого меньше, а минимальный уровень потребления выше. В смешанных (например, из сосны и ели) древостоях остаются живыми и имеют признаки господствующих особи сосны, у которых диаметр больше, чем у ели, и, главное, варьирование его значений меньше. Это обусловлено гибелью сосен, имеющих большие диаметры, чем у гибнущих елей. В смешанных коллективах конкуренция может приводить к полной или почти полной элиминации одного из видов, что нередко и наблюдается в смешанных древостоях и посевах.

Принадлежность к одному виду – не обязательная предпосылка к конкуренции. Подрост ели и сосны под пологом взрослых деревьев довольствуется остатками света, проходящими через верхний полог крон. Основная масса сосущих корней подростка не находится в контакте с корнями деревьев верхнего яруса. Следовательно, конкурентные отношения между подростом и взрослыми деревьями не должны появляться. Пред-

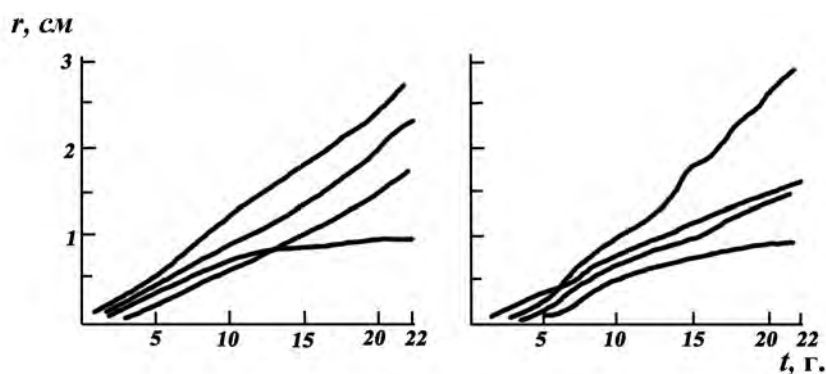


Рис. 8. Ход роста елей в группе подростка в сосняке с березой (сомкнутость 0,9); в чернично-зеленомошном (сомкнутость 0,4); r – радиус, t – возраст.

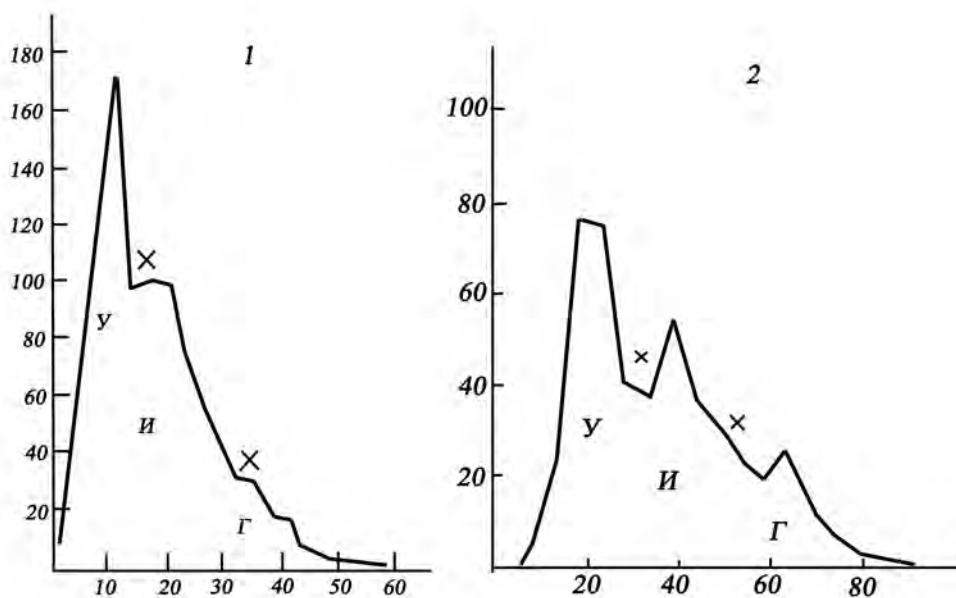


Рис. 9. Распределение деревьев по толщине: 1 – сосняк лишайниково-зеленомошный, состав 10С, возраст 30–35 лет; 2 – сосняк зеленомошный, состав 10С, возраст 60 лет; по оси абсцисс – окружность (см); по оси ординат – число деревьев; Х – деформации. Участки распределения соответствующие: У – угнетенным, И – индетерминантным, Г – господствующим деревьям.

ставляется невероятным, чтобы подрост (имеющий небольшие размеры) мог длительное время существовать в условиях конкуренции с верхним ярусом и не погибнуть. Несомненно, в этих условиях он должен был бы оказаться угнетенным и элиминироваться (по-видимому, так и происходит с подростом осины в осинниках, где подрост неизбежно вступает в конкурентные отношения с материнским древостоем, на корнях которого он развивается). Однако подрост ели под материнским пологом существует десятки лет, а подрост ели и сосны под пологом сосны и мелколиственных пород не только благополучно произрастает, но и, в конце концов, выходит в верхний ярус. Дифференциация внутри сомкнутых групп подроста происходит относительно независимо от верхнего яруса (рис. 8). Здесь представлены и господствующие, и угнетенные особи. Конечно, конкуренция в подросте протекает под жестким прессом верхнего яруса, в условиях ограничения светового довольствия и, видимо, отчасти и количества почвенного раствора, поскольку корни подроста и деревьев верхнего яруса все же соприкасаются, хотя бы частично.

Таким образом, в результате анализа кривых хода роста установлено, что в древостое формируются три совокупности деревьев: господствующие, индетерминантные (с возрастом переходящие в господствующие или угнетенные) и угнетенные. Вся совокупность деревьев в древостое не является однородной. Каждая же из указанных трех совокупностей может быть признана качественно однородной. Можно с уверенностью утверждать, что качественная однородность совокупности любых объектов должна выражаться в случайности распределения объектов по признакам, отражающим это качество. В нашем случае это те или иные размеры деревьев, формируемые приростом. В качестве примера на рис. 9 приведены распределения деревьев по окружности ствола на двух участках сосняков. Всего мной рассмотрены распределения на 102 участках с сосновым и еловым древостоем во всем диапазоне условий среды, в которых они встречаются. Практически все распределения оказались асимметричными, коэффициент асимметрии колеблется от +0,91 до +0,15. И лишь в спелых древостоях распределение оказалось приближающимся к симметричному. На асимметричность распределений указывали и ранее некоторые исследователи [30, 26, 27, 23, 24, 12 и др.]. Наблюдается общая закономерность: асимметрия с увеличением возраста древостоя уменьшается, что вызвано уменьшением доли угнетенных и индетерминантных деревьев. Но не это главное. Следует сопоставить эмпирические распределения с наиболее соответствующими им случайными. Если не обнаружится их различие, то всю совокупность придется признать качественно однородной. В противном случае можно будет подозревать, что она состоит из разных совокупностей, возможно качественно однородных внутри себя. Обычно при биометрических расчетах используются закономерности нормального распределения (симметричного). Наши кривые распределения принципиально отличаются от нормального. Вообще нормальное распределение является скорее исключением из правил [31]. К. Пирсон разработал семейство кривых случайных распределений, охватывающее практически все возможные случаи [14]. По форме наши эмпирические распределения наиболее приближаются к двум таким кривым Пирсо-

на (I и III), но они отличаются от теоретических тем, что имеют деформации (их примеры приведены на рис. 9). Эти деформации служат сигналом о том, что в распределении всей совокупности деревьев на участке представлены разные качественно однородные совокупности. Вопрос заключается в том, сколько имеется деформаций и, соответственно, сколько совокупностей. У применяемых мной теоретических распределений имеет место закономерное изменение отношения каждой предыдущей частоты к последующей. Это отношение при движении слева направо непрерывно увеличивается. На основании этого отклонением от нормы (деформацией) можно считать: 1) уменьшение отношений, 2) постоянство отношений на значительном участке кривой (я принял три и более трех раз подряд). Достоверность отклонений определена с помощью критерия хи-квадрат – χ^2 . Обоснование и «техника» такого анализа приведены в двух статьях [5, 6].

Анализ эмпирических распределений показал, что практически на всех исследуемых участках имеют место по две деформации, и это означает, что в совокупности всех деревьев объединены по три совокупности. Исключение составляют спелые древостои, в которых намечается по одной деформации, из чего следует, что одна совокупность исчезает. Очевидно, часть индетерминантных переходит в класс господствующих, а другие становятся угнетенными. Выполнена попытка разложить эмпирические распределения на составляющие, соответствующие деформациям [7]. Она удалась. Вновь сформированные распределения (угнетенных, индетерминантных, господствующих деревьев) имеют случайный характер, т.е. качественно однородны.

Вновь обратимся к классификации деревьев в древостое. Дифференциация древостоя, формирование в нем трех совокупностей, различающихся по их роли в системе взаимовлияний, дает возможность предложить естественную ценотическую классификацию деревьев в насаждении (в лесоводстве под насаждением подразумевается любой древостой). Эта классификация состоит лишь из трех классов: господствующие, индетерминантные и угнетенные деревья. Эти группы являются естественными, поскольку их выделение не зависит от исследователя. Нельзя ни увеличить, ни сократить число классов в этой классификации, не входя в противоречие с закономерностями развития древостоя. В лесоводстве существует не менее 40 классификаций деревьев, многие из которых различаются только деталями, например, числом классов, при одних и тех же принципах их выделения. Все классификации можно условно разделить на искусственные (количественные) и естественные (качественные) по основным признакам, положенным в основу объединения деревьев в классы. Общим для количественных классификаций является то, что принадлежность дерева к определенному классу определяется количественным значением какого-либо признака дерева или комбинации нескольких признаков. Простейшей классификацией такого рода является разделение всей совокупности деревьев данного древостоя на ступени толщины, когда ступени толщины выражаются в долях от среднего диаметра [25]. Несколько более сложный вариант классификации такого же типа предложил Г.П. Тимофеев [20], выделяющий восемь классов деревьев. В верхней зоне полога деревьев он выделяет пять классов по толщине, определяя размер каж-

дого класса как частное от деления амплитуды толщин деревьев на 5. Иногда для определения размера классов прибегают к помощи биометрии, определяя классы по их отклонению от средних размеров дерева на число средних квадратических ошибок или средних квадратических отклонений. Такие приемы нельзя признать правомерными, поскольку свойства средней ошибки и среднего квадратичного отклонения применимы только к нормальным распределениям, а распределения деревьев, как показано выше, являются асимметричными. Предлагались классификации, основывающиеся на комбинации количественных признаков. G. Krauter [36] выделяет восемь классов деревьев по следующим признакам: отношение длины кроны к ее ширине, форма кроны, длина сучьев и угол их прикрепления в нижней части кроны, форма ствола, диаметр ствола и т.д. К.К. Высоцкий [1] разбивает всю совокупность деревьев на десять классов по толщине таким образом, что в каждом классе находится одинаковое число деревьев; далее деревья разделяются на две группы по скорости роста, по диаметру и высоте (медленно растут по диаметру и быстро по высоте и наоборот); в пределах этих групп выделяются еще две подгруппы по степени отличия от средней модели. Дополнительно выделяются три класса по жизнестойкости и три класса по хозяйственной оценке. Общей для этой группы количественных классификаций является возможность объективно отнести каждое дерево к определенному классу (но не естественность самих классов). К иного рода количественным классификациям относятся такие, в которых деревья объединяются в классы по темпам роста и развития. Примерами их могут служить классификации М.Д. Данилова [2], В.Г. Нестерова [16], Л.А. Перельгина [18]: деревья объединяются в три – пять классов по скорости роста, каждый из этих классов делится на два класса – замедленного развития и быстрого развития.

Распределение деревьев по их роли в системе взаимодействия древесного сообщества – отличительная черта качественной (естественной) классификации. Таковой является классификация, представленная мной: господствующие деревья, индетерминантные, угнетенные. Причем основными являются совокупности господствующих и угнетенных деревьев. В сущности, качественной в своей основе, хотя и описательной, следует считать классификацию Крафта. Он разделил деревья на два класса: *господствующие* и *угнетенные* по их значению в древостое. «Каждый класс, в свою очередь, делится на подклассы, а именно (рис. 1): I – исключительно господствующие деревья (I) с исключительно сильно развитыми кронами; II – господствующие с относительно хорошо развитыми кронами (II); III – согосподствующие – со слабее развитыми и несколько сдавленными кронами, с начинающейся их дегенерацией; такие растения называют еще иначе – кандидатами на угнетение (III). Все три названные подкласса образуют господствующий класс. В свою очередь, угнетенный класс распадается на: IVa – заглушенные стволы лишь с угнетенной кроной, хотя и сдавленной, но более или менее одинаковой со всех сторон и помещающейся еще в нижней части общего полога, и IVб – кроны однобоки и только верхними своими частями принимают участие в верхнем пологе. Наконец, к подклассу V принадлежат те стволы, сильно измененные кроны которых уже целиком помещаются под общим пологом; эта отживающая группа в свою очередь делится еще и на Va (деревца еще

с живой кроной) и Vб (деревца с отмирающей или отмершей кроной)» [15, с. 13–14]. Следует обратить внимание на тот факт, что в большинстве таблиц хода роста древостоев, приводимых в таксационных справочниках, древостой разделяется на две части – господствующую и подчиненную.

Иногда задают вопрос: какая же классификация лучше? Однозначный ответ дать невозможно. В прикладном плане удобной в использовании может быть та, которая позволяет эффективнее решить поставленную конкретную задачу. Для объяснения и понимания ценотических (социальных) процессов, конечно, преимущество у качественной классификации.

Подведем некоторые итоги. Конкуренция в понимании непропорционального распределения ресурсов среды – установленный факт. Ее последствия биологически (ценотически) целесообразны, поскольку дифференциация древостоя, формирование угнетенных деревьев и их элиминация в условиях постоянного дефицита ресурсов среды обеспечивают поддержание жизнестойкости господствующих деревьев на приемлемом для существования уровне. При отсутствии конкуренции задолго до биологического старения древостоя происходило бы его разрушение. К неустойчивости древесного сообщества могут привести и причины, почему-либо затрудняющие конкуренцию. В качестве примера (возможно спорного) могу привести гибель молодых культур сосны в Бузулукском бору в результате засухи 1920–1921 гг. В Бузулукском бору с 1901 г. под руководством А.П. Тольского велись в больших масштабах посадки сосны. После засушливых 1920–1921 гг. летом 1923 г. погибло более 250 га сосновых культур. Погибли культуры сосны в возрасте от 15 до 20 лет, а естественные молодняки в этом же возрасте, как и другие естественные насаждения, остались целыми. Обращает на себя внимание тот факт, что А.П. Тольский [21, 22] рекомендовал равномерное размещение саженцев по территории. Несомненно, что по высоте, диаметру, интенсивности ассимиляции саженцы были более выровнены, чем природный материал в естественных молодняках. Таким образом, в культурах, в отличие от естественных молодняков, первичная вариабельность деревьев, служащая исходной базой для общественной дифференциации, может быть незначительной. Напряженность взаимовлияния в них, напротив, высока (культуры густые). Это должно приводить к тому, что процессы общественной дифференциации затормаживаются, деревья оказываются общественно выровненными, у всех одинаково слабо развиваются и корневые системы. В естественных же насаждениях наблюдается значительная дифференциация. В засушливые годы в естественных молодняках гибнут отставшие в росте (угнетенные), в культуре же гибнут все или большинство, ибо в известной мере все деревья равноценны угнетенным. В культуре, видимо, одинаков и невелик разрыв между нижним порогом поглощения влаги и фактическим ее потреблением. В засушливые годы потребление влаги у всех деревьев снижается до смертельного уровня. В естественных молодняках, где в стадии жердняка начинается интенсивно формироваться группа господствующих деревьев, конкурентно более сильных, чем остальные, со значительным разрывом между нижним порогом и фактическим поглощением влаги, гибнут лишь угнетенные деревья, у которых «запаса прочности» нет. Из сказанного можно вывести два требования, которые желательно выполнять

при создании культур, особенно в неблагоприятных для леса условиях: 1) размещать саженцы неравномерно по площади (особенно при создании густых культур), что будет способствовать процессу дифференциации уже на первых стадиях развития; 2) посадки производить разнородным по высоте, диаметру, кроне и т.п. посадочным материалом. Видимо, полезно использовать разновозрастный посадочный материал. Тем самым будет создана достаточная первичная вариабельность деревьев, что послужит хорошей базой для общественных процессов. Следует отметить, что одновременно с конкуренцией, обеспечивающей устойчивость древостоя, имеет место и самоблагоприятствование у коллектива деревьев, выражающееся в трансформации среды в благоприятную для растений сторону. Самоблагоприятствование также способствует устойчивости сообщества [10].

В заключение хочу подчеркнуть особую роль господствующих деревьев при оценке условий среды лесного сообщества. В лесоведении широко используется понятие «бонитет насаждения» в качестве оценки качества древостоя и условий произрастания сообщества. Класс бонитета определяется по соотношению средней высо-

ты и среднего возраста. В России наиболее популярны бонитировочные шкалы М.М. Орлова [17]. При расчете средней высоты учитываются и отстающие в росте (хотя бы часть угнетенных) деревья. Ход роста угнетенных зависит в большей мере от их фитоценологического положения в результате конкуренции, а не от экологической обстановки. Поэтому их роль как индикаторов среды крайне мала. Кроме того, средняя высота насаждения изменяется в результате разного рода рубок и густоты древостоя. В итоге бонитет, определенный по средним высотам, неадекватно отражает условия среды. Иное дело господствующие деревья – их параметры в наибольшей степени зависят от условий абиотической среды, поэтому использование господствующих деревьев как индикаторов среды более эффективно. Нами предложены бонитировочные таблицы на основе учета господствующих деревьев [9, 8, 3].

Наконец, последнее. Леса без вмешательства человека в естественные процессы представляют собой наибольшую биологическую ценность, поскольку в них поддерживается максимальное разнообразие флоры и фауны, т.е. их генофонд.

Литература

1. *Высоцкий К.К.* Классификация деревьев в насаждениях на основе их дифференциации // Тр. Крымского гос. заповедника. – 1957. – № 4.
2. *Данилов М.Д.* Классификация деревьев в древостоях на основе теории стадийного развития // Лесн. хоз-во. 1949. – № 3. – С. 14–18.
3. *Дегтева С.В., Ипатов В.С.* Сероольшаники северо-запада РСФСР. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1987. – 249 с.
4. *Ипатов В.С.* Некоторые аспекты общественной жизни растений // Вестник ЛГУ. – 1967. – № 15. – С. 97–106.
5. *Ипатов В.С.* Дифференциация древостоя. I. // Вестник ЛГУ. – 1968. – № 21. – С. 59–68.
6. *Ипатов В.С.* Дифференциация древостоя. II. Выявление деформаций у кривых распределения деревьев по таксации // Вестник ЛГУ. – 1969. – № 15. – С. 43–53.
7. *Ипатов В.С.* Дифференциация древостоя. III. Разложение кривых распределения деревьев по толщине на составляющие // Вестник ЛГУ. – 1970. – № 3. – С. 66–77.
8. *Ипатов В.С., Герасименко Г.Г.* Бонитировочные шкалы для лиственных древостоев Северо-Запада и некоторые примеры использования шкал в геоботанике // Вестник ЛГУ. – 1989. – № 17. – С. 24–30.
9. *Ипатов В.С., Герасименко Г.Г., Комолова С.А.* Новые бонитировочные шкалы для оценки жизненности деревьев и древостоев // Вестник СПбГУ. – 1995. – № 24. – С. 42–48.
10. *Ипатов В.С., Кирикова Л.А.* Самоблагоприятствование в растительных сообществах // Ботан. журн. – 1989. – Т. 74, № 1. – С. 14–21.
11. *Ипатов В.С., Кирикова Л.А.* Фитоценология. – СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 1997. – 316 с.
12. *Матренинский В.В.* К анализу таблиц построения насаждений // Лесоведение и лесоводство. – 1926. – № 1–2. – С. 106–129.
13. *Мильн А.* Определение понятия «конкуренция» у животных // Механизмы биологической конкуренции, 1964. – С. 55–81.
14. *Митропольский А.К.* Техника статистических вычислений. – М.: Наука, 1971. – 576 с.
15. *Морозов Г.Ф.* Учение о лесе. 4-е изд. – М.-Л., 1928. – 365 с.
16. *Нестеров В.Г.* Общее лесоводство. – Госбумиздат, 1954. – 655 с.
17. *Орлов М.М.* Лесная вспомогательная книжка для таксации и технических расчетов. – Л.: Сельхозгил, 1931. – 736 с.
18. *Перелыгин Л.А.* Изменение физико-механических свойств древесины сосны и березы по классам развития и возраста // Лесн. хоз-во. – 1953. – № 5. – С. 3–5.
19. *Работнов Т.А.* Фитоценология. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. – 384 с.
20. *Тимофеев Г.П.* Классификация деревьев по естественным ступеням толщины // Лесн. хоз-во. – 1969. – № 3. – С. 44–47.
21. *Тольский А.П.* Культуры сосны в Бузулукском бору // Сб. трудов Поволжского лесотехнического ин-та. – Йошкар-Ола, 1940. – № 2. – С. 76–88.
22. *Тольский А.П.* Состояние культур сосны в сухих борах Поволжья в зависимости от способов закладки сплошных рубок // Сб. трудов Поволжского лесотехнического ин-та. – Йошкар-Ола, 1940. – № 2. – С. 34–51.

23. Третьяков Н.В. Закон единства в строении насаждений. – М.-Л.: изд-во «Новая деревня», 1927. – 113 с.
24. Третьяков Н.В., Горский П.В., Самойлович Г.Г. Справочник таксатора. – М.: Лесная промышленность, 1965. – 459 с.
25. Тюрин А.В. Строение одновозрастных насаждений // Зап. Воронежского с.-х. ин-та. – 1927. – вып. VIII. – С. 5–49.
26. Тюрин А.В. Нормальная производительность насаждений сосны, березы, осины и ели. 2-е изд. – М.-Л.: Сельхозгиз, 1931. – 199 с.
27. Тюрин А.В. Таксация леса. – М.: Изд-во ГЛБИ, 1945. – 376 с.
28. Харпер Дж. Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений // Механизмы биологической конкуренции, 1964. – С. 11–53.
29. Шенников А.П. Введение в геоботанику. – Л.: Изд-во Лен. ун-та, 1964. – 447 с.
30. Эйтинген Г.Р. Влияние густоты древостоя на рост насаждений // Лесной журнал. – 1918. – № 6–8. – С. 23–35.
31. Юл Дж., Кендэл М. Дж. Теория статистики. – М.: Госиздат, 1960. – 779 с.
32. Ястребов А.Б. Математическая модель роста дерева в древостое // Вестник ЛГУ. – 1988. – № 17. – С. 44–52.
33. Ястребов А.Б. О процессе дифференциации древостоя // Вестник ЛГУ. – 1989. – № 3. – С. 45–53.
34. Birch L.C. The meanings of competition // Amer. Nat. – 1957. – Vol. 91. – P. 5–18.
35. Clements F.E., Shelford V.E. Bio-ecology. – N.Y.: Wiley & Sons; L., Chapman & Hall, 1939. – 425 p.
36. Kräuter G. Die Behandlung von Kieferjungbeständen auf der Grundlage von biologischen und dynamischen Merkmalen der Einzelstämme. – Berlin: Tagungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss, 1965. – 75 S.