

УДК 630*181.21

В. Н. Норкин, С. В. Залесов, И. А. Юсупов

(Уральская государственная лесотехническая академия)

МЕТОД КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ОЦЕНКИ ПОСЛЕДСТВИЙ ВНУТРИВИДОВОЙ КОНКУРЕНЦИИ (НА ПРИМЕРЕ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ)

Предпринята попытка применить количественный метод для оценки влияния внутривидовой конкуренции на надземную часть сеянцев сосны обыкновенной. По сути авторы пытаются подвести количественную базу под такое лесоводственное понятие, как светолюбие.

Актуальность разработки и применения методов количественной оценки различных процессов и их следствий в биологии и в частности в лесоводстве очевидна. Сложность стоящих перед лесоводством задач обусловлена критической экологической ситуацией во многих районах Российской Федерации. Последнее обстоятельство диктует необходимость подбора более точного критерия для определения последствий лесохозяйственных мероприятий. Прогнозирование на основе системного подхода требует математического моделирования процессов и ситуаций в экосистемах, что, естественно, невозможно без количественного выражения признаков.

В восьмидесятых годах прошлого столетия, разрабатывая проблему отношения древесных пород к свету, Я. С. Медведев (1910) применил понятие относительной высоты h/d , где h и d — соответственно высота и диаметр деревьев, выраженные одной и той же единицей измерения. Относительные высоты деревьев одной породы различны и зависят от условий произрастания, среди которых решающим является степень конкуренции соседствующих деревьев, что наглядно демонстрирует фрагмент таблицы, составленной Я. С. Медведевым:

	сосна	ель	бук
деревья на просторе (h/d)	24,9	39,8	38,4
деревья сильно угнетенные (h/d)	126,0	130,0	157,5

На основании данных по относительным высотам Медведев составил шкалу теневыносливости древесных пород, приняв теневыносливость березы за единицу:

береза	1,000	осина	1,598
сосна	1,333	дуб	1,645
ясень	1,400	липа	1,747 и т. д.

Выводы Я. С. Медведева по результатам его работы встретили скептическую оценку многих лесоводов (Либерт, 1976; Хржановский, 1976; Мелехов, 1980; Лебедев, 1988). Однако, на наш взгляд, применение относительной высоты для количественного выражения реакции генотипа на световую конкуренцию имеет перспективу, необходимо только внести некоторые принципиальные изменения в методику сбора и обработки материала, что и сделано в настоящей работе.

Объектом нашего исследования послужили сеянцы сосны обыкновенной, посеянные в 1988 г. на базисном питомнике учебно-опытного лесхоза УГЛТА. В апреле 1991 г. (в возрасте 3 лет) до начала вегетационного периода были измерены высоты — от шейки корня до конца верхушечной почки и диаметры — чуть выше корневой шейки у сеянцев, выросших в условиях жесткой взаимной конкуренции на грядке, и у сеянцев, выросших на просторе в условиях, исключающих взаимную конкуренцию. Остальные показатели условий произрастания: тип почвы (бурая лесная), ее механический состав и режим увлажнения были одинаковыми, т. к. участки расположены рядом.

Сеянцы на грядке (посев шестистрочный, схема 15-15-15-15-15-70) были отобраны на третьей строке от края на протяженности одного метра строки сплошным перебором, а сеянцы на просторе — также сплошным перебором на площади около 0.05 га. Результаты измерений представлены в табл. 1.

Таблица 1

**Распределение числа сеянцев, шт.,
и их среднего диаметра, мм, по ступеням высот**

Показатели	Середины ступней высот h, см									
	17,5	22,5	27,5	32,5	37,5	42,5	47,5	52,5	57,5	62,5
Сеянцы, выросшие на просторе										
Число сеянцев,	—	7	11	34	29	38	34	6	2	4
Средний диаметр	—	7,9	8,5	9,5	10,0	11,1	11,5	13,0	14,0	14,5
Сеянцы, выросшие на грядке										
Число сеянцев,	9	12	33	27	13	4	—	—	—	—
Средний диаметр	3,7	4,3	4,3	5,2	5,5	6,5	—	—	—	—

Для всех интервалов ступней высот вычислены средние диаметры, которые в дальнейшем были выравнены графическим методом. Значения диаметров, получившиеся в результате выравнивания, приведены в табл. 2. По формуле площади круга вычислены площади поперечных сечений (ППС) стволиков. Разделив высоты на площади сечений, получим для сеянцев относительные высоты F_1' (выросшие на просторе) и F_2 — (выросшие на грядке) (табл. 2). По данным табл. 2 построены графики функций F_1' и F_2 (Рис. 1).

Разница между средними высотами первой и второй выборки составляет 10,5 см. В целях совмещения F_1 и F_2 по средним высотам сдвигаем

Таблица 2

Расчет функций F_1 и F_2

Показатели	Ступени высоты h, см									
	17,5	22,5	27,5	32,5	37,5	42,5	47,5	52,5	57,5	62,5
Расчет F_1 (для сеянцев, выросших на просторе)										
1 Средний диаметр d, см	—	0,79	0,85	0,93	1,00	1,10	1,19	1,28	1,37	1,47
2 Площадь поперечного сечения S, см ²	—	0,49	0,57	0,68	0,79	0,95	1,11	1,29	1,47	1,70
3 Относительная высота $F_1'(h/S)$	—	45,9	48,5	47,9	47,8	44,7	42,7	40,8	39,0	36,8
Расчет F_2 (для сеянцев, выросших на грядке)										
1 Средний диаметр d, см	0,39	0,42	0,45	0,50	0,56	0,64	—	—	—	—
2 Площадь поперечного сечения S, см ²	0,12	0,14	0,16	0,20	0,25	0,32	—	—	—	—
3 Относительная высота $F_2(h/S)$	147	162	173	166	152	132	—	—	—	—

график F_1' в сторону начала координат на 10,5 см с учетом масштаба абсциссы. Взаимное расположение F_1' и F_2 после перемещения изображено на рис. 1 (обозначены как F_1 и F_2). Теперь высотам на абсциссе соответствуют иные относительные высоты функции F_1 на ординате, чем ранее до ее перемещения. Значения F_1 и F_2 после их совмещения по средней высоте отражены в табл. 3. Принцип вычисления значений функций F_3 , F_4 , F_5 , F_6 ясен из содержания таблицы.

Таблица 3

Значение F_1 и сравнение функций F_1 и F_2

Показатели	Средины ступней высот h, см									
	12,5	17,5	22,5	27,5	32,5	37,5	42,5	47,5	52,5	
Значение F_1 после совмещения F_1' с F_2 по средней высоте										
$F_1(h/S)$	46,0	48,5	47,9	47,7	44,5	42,5	40,6	38,8	36,6	
$F_2(h/S)$	—	147,1	161,9	173,0	165,8	152,4	132,0			
Сравнение функций F_1 и F_2										
$F_3 = F_2 - F_1$	—	98,6	114,0	125,3	121,3	109,9	91,4			
$F_4 = F_3 / F_4$	—	2,03	2,38	2,63	2,73	2,59	2,25			
$F_5 = F_2 / F_1$	—	3,03	3,38	3,63	3,73	3,59	3,25			
$F_6 = F_3 / F_2$	—	0,67	0,70	0,72	0,73	0,72	0,69			

Результаты аппроксимации кривых на функциональную зависимость:

$$\text{Для } F_1 \quad Y = -0,009X^2 + 0,296X + 45,060;$$

$$\text{Для } F_2 \quad Y = -0,199X^2 + 11,106X + 12,461;$$

$$\text{Для } F_3 \quad Y = -0,186X^2 + 10,854X + 34,747;$$

$$\text{Для } F_4 \quad Y = -0,004X^2 + 0,225X - 0,838;$$

$$\text{Для } F_6 \quad Y = -0,0003X^2 + 0,019X + 0,427.$$

Мы оперируем в работе величиной h/S п.с. (S п.с. — площадь поперечного сечения), т. е. высотой, поделенной на $S_{\text{пс}}$. Я. С. Медведев использовал относительную высоту, вычисленную путем деления высоты дерева на диаметр его ствола. Недостаток такого подхода заключается в одномерности диаметра. Чтобы правильно судить о закономерности перераспределения энергии роста под влиянием конкуренции за свет по материалам Медведева, необходимо пересчитывать данные им относительные высоты h/d путем умножения их на $k=4/\pi d$, чтобы получить h/S п.с.

Мы иллюстрируем свой метод на примере сравнительного исследования одновозрастных сеянцев, выросших в различных условиях. Но здесь не возникает каких-либо принципиальных препятствий, не позволяющих распространить применение данного метода для исследования рассматриваемых эффектов и закономерностей в более зрелых древесных сообществах.

Рассмотрим графики F_1 и F_2 (рис. 1). Функция F_1 характеризует относительные высоты сеянцев, выросших на просторе, а функция F_2 — относительные высоты сеянцев, выросших в условиях сильной взаимной конкуренции (около 650 шт. на 1 м). Обратим внимание на резкое увеличение значений F_2 в сравнении с F_1 . Авторы предполагают, что основной причиной этого известного эффекта является борьба сеянцев за свет. Но функция F_2 — результат влияния многих факторов. В ней заложена как составляющая функция F_1 , поэтому необходимо из F_2 вычесть F_1 . Разница между ними (F_3) будет свободна от влияния факторов, сформировавших F_1 , ($F_2 - F_1 = F_3$).

Полученная функция F_3 (рис. 1) количественно характеризует эффект увеличения относительной высоты ствола, накопленный за три года в результате перераспределения энергии прироста древесины от нижней части ствола к верхней, активизации апикальной и понижения активности латеральной меристем, что явилось следствием специфических фотословий произрастания при высокой густоте. Величина F_3 является следствием иных причин, нежели F_1 , но обе они опосредованы отношением h/S п.с., различаясь по сути. Наибольший интерес представляет величина F_3 , выражающая ту часть относительной высоты, которая вызвана реакцией генотипа на изменение фоторежима. Для обозначения введем сокращенный термин «фотодинамия».

Для характеристики светолюбия более обоснованным будет применение отношения $F_3/F_1 = F_4$, (рис. 2), т. к. относительные величины дают более адекватные представления о сути явлений. В данном случае фотоди-

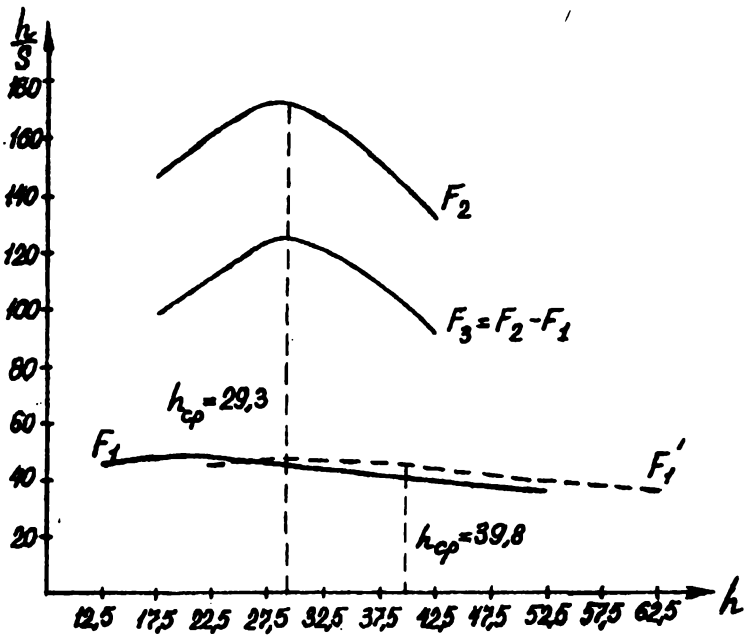


Рис. 1. Графики функций F_1' , F_1 , F_2 , F_3

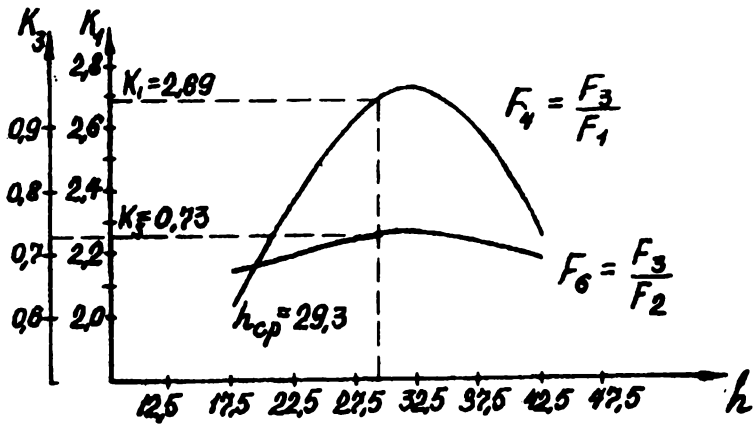


Рис. 2. Графики функций F_4 , F_6

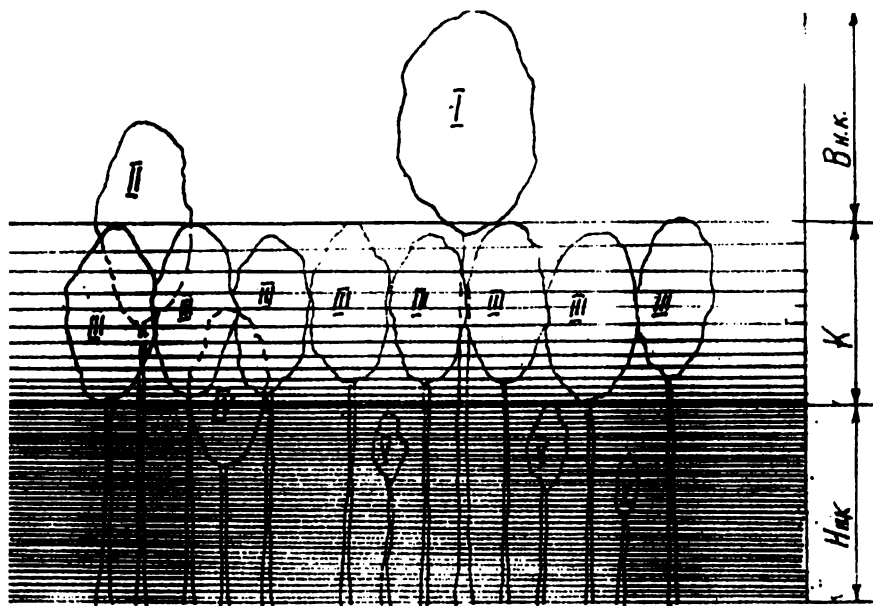


Рис. 3. Расположение крон в различных фотоусловиях в результате дифференциации деревьев по высоте:

К — контрастная зона. Градиент освещенности возникает в результате смыкания или близкого расположения крон деревьев мало различающихся по высоте (соответствуют III классу по Крафту);

В н. к. — верхняя неконтрастная зона, кроны освещены равномерно, полным спектром, с максимальной интенсивностью (I кл.);

Н н. к. — нижняя неконтрастная зона. Кроны освещены тоже равномерно, но менее интенсивно и иным спектром (V класс по Крафту);

Кроны деревьев II кл. по Крафту наполовину «ушли» из контрастной зоны в верхнюю неконтрастную, а IV кл. в нижнюю неконтрастную.

намя «привязывается» коэффициентом к «нулевому варианту», к базовой величине F_1 , от которой она начинает свое развитие и с которой сравниваются результаты этого развития. Назовем $F_4(F_3/F_1)$ коэффициентом фотодинамии (K_Φ). Мы считаем, что он наиболее удачно отражает отношение древесной породы к свету. K_Φ отражает способность дерева бороться за наиболее интенсивное и качественное освещение кроны, что свидетельствует о степени важности этого фактора для выживания и, следовательно, о светолюбии. Диапазон анатомической и физиологической адаптации фотосинтезирующего комплекса к понижению уровня освещенности у светолюбивых пород уже, поэтому они должны реагировать на световую конкуренцию путем более интенсивного увеличения такого морфологического признака, как относительная высота, в сравнении с теневыносливыми.

Функция $F_5 = F_2/F_1$ аналогична $F_4 (K_\Phi)$ и при всех значениях высот отличается от нее на единицу.

$$F_5 = \frac{F_2}{F_1} = \frac{F_1 + F_3}{F_1} = \frac{F_1}{F_1} + \frac{F_3}{F_1} = 1 + \frac{F_3}{F_1} = 1 + F_4 = 1 + K_\Phi$$

В отношении $F_3/F_2 = F_6$ в завуалированной форме также присутствует $K_\Phi (F_3/F_1)$:

$$F_6 = \frac{F_3}{F_2} = \frac{F_3}{F_1 + F_3}$$

Сравнивая величины $K_\Phi (F_4)$, соответствующие средней высоте древостоя у различных пород, можно составить шкалу их фотодинамичности, которая будет характеризовать степень потребности в свете данной породы, т. е. ее светолюбие. Большее значение K_Φ свидетельствует о более высокой потребности в свете. В принципе любую из функций F_4, F_5, F_6 , можно использовать для характеристики фотодинамичности породы и составления шкал, взяв их значения, соответствующие средней высоте

$$K_1 = F_3/F_1 = 2,69; K_2 = F_2/F_1 = 3,69; K_3 = F_3/F_2 = 0,73.$$

Варьирование этих коэффициентов в пределах одной породы будет характеризовать напряженность световой конкуренции при различных условиях произрастания и позволит применять необходимые меры коррекции, опираясь на объективный количественный показатель. В этом состоит практическое значение $K_1 (K_\Phi)$, K_2 и K_3 . Необходимо вести работы по установлению оптимальных значений коэффициентов для различных пород.

Закономерность изменения всех трех коэффициентов в зависимости от высоты заключается в наличии восходящих и нисходящих ветвей и точки максимума, которая соответствует высоте, несколько превосходящей среднюю (29,3 см). Освещенность же в пределах полога крон возрастает от минимума у нижней его границы до максимума у вершины растений, она не коррелирует ни с фотодинамией, ни с коэффициентом фотодинамии. Например, при высоте сеянцев 20,5 и 42,5 см величина

функции F_4 имеет одинаковое значение, в первом случае на восходящей ветви графика и во втором — на нисходящей. Из вышесказанного следует вывод, что эффект относительного удлинения обусловлен не уровнем освещенности, а каким-то иным фактором.

Аналогично функции F_4 изменяется градиент освещенности крон в пологе леса. Возможно, что разность освещенности верхней и нижней частей кроны (фотоконтрастность) запускает механизм перераспределения роста от S п.с. к h . Крона, полностью возвышающаяся над пологом леса, освещена равномерно, крона, расположенная под пологом, в силу малого количества безнадежно отставших в росте деревьев, тоже освещена равномерно, хотя и с меньшей интенсивностью. Отсюда и близкие значения F_4 у прегосподствующих и наиболее отставших в росте деревьев (рис. 3).

На основании нашего подхода, опираясь на закономерность изменения F_4 , рассмотрим некоторые вопросы взаимной конкуренции. Конкурирующими можно считать кроны, взаимно участвующие в создании градиента освещенности по вертикали, что возможно при достаточном боковом контакте, но не в значении соприкосновения, а в смысле светотеневого взаимодействия, т. е. фотоконтакта. Боковой фотоконтакт — это явление светотеневого взаимодействия между кронами деревьев, возникающее в результате такого их взаимного расположения, при котором обеспечивается или усиливается неравномерность их освещенности по вертикали. Это приводит к увеличению относительной высоты и в некоторой степени компенсирует снижение темпов роста вследствие уменьшения общего количества полученной радиации. Затенение сверху (верхний фотоконтакт), наоборот, снижает контрастность освещенности нижней и верхней частей крон, в результате чего ослабевает перераспределение энергии роста от толщины в высоту при одновременной потере темпов роста из-за снижения общего количества получаемой радиации. В этом состоит принципиальное, качественное отличие угнетения от конкуренции, являющихся следствием соответственно верхнего и бокового фотоконтакта. Естественно, что при сильной дифференциации деревьев по высоте имеет место комбинированный фотоконтакт с различной степенью проявления верхнего и бокового. С учетом подобных взаимоотношений применительно к рубкам ухода следует вывод о рациональности удаления из древостоя исключительно развитых, прегосподствующих (1 кл. по Крафту) деревьев, т. к. возникающий в их присутствии комбинированный фотоконтакт вызывает в его зоне особенно негативные последствия в форме сильной задержки роста умеренно развитых деревьев.

Правомерно ли применение в нашем методе совмещения F_1 и F_2 по средним высотам? Несовмещенный вариант имеет следующий, сугубо механический смысл: дерево высотой h , выросшее на просторе, имеет относительную высоту n , а выросшее в насаждении такой же высоты имеет относительную высоту m . При сравнении этих относительных высот не учитываются высотные ранги растений в исследуемых совокупностях. Чтобы сравнить относительные высоты сеянцев, занимающих в своих со-

вокупностях аналогичные ступени иерархии высотного развития, мы помещаем средние высоты графиков F_1 и F_2 .

Мы надеемся, что изложенный в работе метод поможет более глубоко понять природу и суть световой конкуренции, а выход на ее количественную оценку при помощи коэффициентов открывает для данного метода широкие перспективы применения в тех областях лесоводства, которые соприкасаются с проблемами оптимизации полноты, густоты, сомкнутости крон и других параметров древостоев, связанных с вопросами световой конкуренции.

В связи с небольшим количеством фактического материала, использованного в данной работе, и его статичностью во времени, гипотетичностью некоторых положений, требующих экспериментальной проверки, непроработанностью данного метода, авторы воздерживаются от разработки вопросов его практического применения. В целях дальнейшего развития метода необходимы эксперименты по синхронному выращиванию древесных пород при разной густоте и в различных почвенных условиях.

Библиографический список

- Лебедев С. И. Физиология растений. М., 1988. 544 с.
Либерт Э. Физиология растений. М., 1976. 586 с.
Медведев Я. С. Опыт исследования гущины леса. Спб., 1910. 72 с.
Мелехов И. С. Лесоведение. М., 1980.
Хржановский В. Г. Курс общей ботаники. М., 1976.