

Сукцессии в лесных ценозах после ветровала: модели конкуренции древесных растений

Т. М. ОВЧИННИКОВА, Д. Л. СОТНИЧЕНКО, С. А. МОЧАЛОВ*, В. Г. СУХОВОЛЬСКИЙ†

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50, стр. 28
E-mail: ovchinnikova_tm@mail.ru

*Уральский государственный лесотехнический университет
620100, Екатеринбург, тракт. Сибирский, 37

АННОТАЦИЯ

На основе представления о конкуренции за ресурс изучено распределение деревьев при восстановлении на ветровальных площадях. В качестве теоретической модели конкуренции использована модель Ципфа-Парето рангового распределения ресурсов. Анализ показал, что процессы в результате конкурентных взаимодействий деревьев разных пород на ветровальной территории, где происходит смена хвойных пород на лиственные, протекают медленно. На территории, где изначально преобладали лиственные породы, конкурентные взаимодействия деревьев разных пород оказываются сформированными практически сразу при естественном возобновлении после ветровала. К тому времени как стабилизируется и приходит к устойчивому состоянию соотношение пород, стабилизируются и ранги отдельных пород. Этот результат получен на основе количественной оценки смены лидерства пород-конкурентов во времени с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена.

Ключевые слова: лесные насаждения, ветровал, сукцессии, модели конкуренции.

Бореальные леса Сибири складываются из деревьев лиственных пород родов *Betula* и *Populus* и деревьев хвойных пород из родов *Pinus*, *Larix*, *Abies*, *Picea*. Для бореальных лесов характерны сукцессионные процессы, в ходе которых происходят смены господствующих пород в насаждении и переход разновозрастных насаждений в разновозрастные. Кроме того, различные природные критические явления (пожары, ветровалы, вспышки массового размножения насекомых) ведут к существенным изменениям в лесных ценозах и во многих случаях к гибели насаждений. Для лесного сообщества уничтожение древесного яруса – главного компонента фитоценоза – сильнейший внешний модифицирующий фактор, вызывающий длительные

сукцессионные изменения, которые могут продолжаться в течение 150–300 лет.

Настоящая работа посвящена моделированию сукцессионной динамики бореальных лесов Урала после такого критического события, как ветровал.

При определенной силе ветра могут происходить массовые катастрофические ветровалы, нередко с полным уничтожением древесного яруса, порождающие длительные сукцессионные процессы в лесном сообществе. Результатом таких преобразований могут стать восстановление через весьма длительное время исходного типа леса, замена исходного типа леса на другой (например, замещение темнохвойного леса сосняком на дренированных территориях) или появление

луга на месте леса [1–4]. В работе рассмотрены закономерности лесовосстановления на начальных этапах постветровальных сукцессий.

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследовали лесные насаждения на территории Среднего Урала, поврежденные в результате ветровала. Штормовое событие в Шайтанском лесничестве (кварталы № 68, 69) Ново-Лялинского лесхоза (Свердловская обл.) произошло 30 июня 1993 г. Продолжительность ветрового воздействия составляла около 15 мин, максимальная скорость ветра превышала 30 м/с. В результате действия ветровала на изучаемой площади уничтожено более 80 % древостоя.

В южной части Свердловской области на территории Нижне-Сергинского лесхоза в границах выделов № 1, 2 и 4 квартала № 105 Атигского лесничества 7 июля 1994 г. произошел ветровал при скорости ветра 27 м/с (продолжительность шторма 30 мин.), в результате которого повалены деревья на территории общей площадью 146,5 га.

Характеристики пробных площадей “Шайтанка” и “Верхние Сергии” до ветровала показаны в табл. 1, данные которой свидетельствуют, что на ветровальной площади “Шайтанка” до ветровала произрастали одно-возрастные смешанные насаждения с преобладанием березы и сосны. По географо-гене-

тической классификации Б. П. Колесникова [5] насаждения можно характеризовать как сосняк зеленомошно-ягодниковый, здесь может образоваться естественный тип вырубки – вейниково-брусничный, возможно образование короткопроизводных березово-сосновых вейниково-брусничных насаждений. Древостой средневозрастной, высокобонитетный, высокополнотный, для своего возраста обладает высоким запасом древесины.

На ветровальной площади “Верхние Сергии” произрастало смешанное насаждение средней производительности с преобладанием ели и пихты, причем и еловый, и пихтовый древостои – абсолютно разновозрастные. Возраст модельных деревьев колеблется для ели от 87 до 132 лет, для пихты – от 83 до 143 лет. На данной площади имеются деревья ели и сосны и более старшего возраста (примерно 190 лет). Видимо, это оставленные некогда семенники. Стена леса представлена насаждениями с преобладанием пихты. Тип леса на опытных объектах по данным лесоустройства – ельник крупнотравный.

Для количественной и качественной оценки естественного возобновления древесных пород натурные наблюдения на лесной территории после ветровала проводились на пробных площадях “Шайтанка” и “Верхние Сергии” в течение 1994–2006 гг. [6].

В момент закладки каждую пробную площадь разбили на четыре части, в дальнейшем именуемые “вариантами”:

Т а б л и ц а 1

Местонахождение и общая характеристика объектов исследования

| Показатель | Шайтанка | Верхние Сергии |
|--------------------------------------|---|--|
| Географическое положение | 59°25'55" с. ш./60°01'30" в. д. | 56°34'21" с. ш./59°29'21" в. д. |
| Высота над уровнем моря, м | 195–225 | 450–470 |
| Среднегодовая температура, °С | + 0,2 – + 0,8 | 0,0 – + 0,5 |
| Среднегодовое количество осадков, мм | 400–500 | 500–600 |
| Геология | Гранит, гранопорфирит, гнейс | Кварцит, известняк, песчаник |
| Тип почвы | Бурая лесная, толщина почвенного слоя < 60 см | Бурая лесная оподзоленная, толщина почвенного слоя < 60 см |
| Тип леса | Сосняк зеленомошно-ягодниковый | Ельник крупнотравный |
| Состав насаждения | 3С2Лц4Б1Ос, ед. Е, П | 4Е4П2Б, ед. С, Ива |
| Средняя высота деревьев, м | 17,7 | 19,6 |
| Средний диаметр деревьев, см | 13,7 | 26,3 |
| Средний возраст деревьев, лет | С, Лц, Б = 65; Ос = 55; Е, П = 51; ед. С, Лц, Е = 180 | Е, П = 90; С = 80, ед. Е, С = 190 |

– I вариант – участок ветровала с естественным типом возобновления и неубранными стволами;

– II вариант – то же с естественным типом возобновления, на котором произведена уборка основной массы поваленных деревьев;

– III вариант – то же с уборкой поврежденных деревьев и подсевом господствовавших ранее древесных пород;

– IV вариант – контроль (насаждения, не подвергшиеся воздействию ветровала).

Таким образом, шесть пробных площадей представлены собственно ветровальной территорией, а две – контрольные участки, прилегающие к ветровалу, – условно неповрежденный лес.

На пробных площадях заложены круговые площадки радиусом 4 м. Расстояние до границы пробной площади и между круговыми площадками 25 м. На круговой площадке у каждого дерева определяли следующие величины: породу, расстояние от ствола дерева до центра учетной площадки, азимут, происхождение подроста, высоту и диаметр ствола (у деревьев высотой более 2 м). Учет структуры древостоя и подроста проводили 1 раз в год в июле–августе в период с 1994 по 2007 г.

Модель конкуренции древесных пород за ресурс

Рассмотрим лес, состоящий из n древесных пород, характеризуемый числом деревьев $\{x_j\}$ j -й породы ($j = 1, \dots, n$), конкурирующих между собой за имеющийся общий системный ресурс – территорию, световые потоки, минеральные вещества.

Если ресурс однороден, ограничен и распределяется между n конкурентами, то ранее авторами показано, что при условии свободной конкуренции за этот ресурс характеристики компонентов подчиняются распределению Ципфа – Парето [7]. Для древесных растений на ранних этапах сукцессии в качестве характеристики можно использовать плотность деревьев отдельных древесных пород в насаждении. Тогда уравнение Ципфа – Парето запишется следующим образом:

$$\ln x(i) = k - b \ln i, \quad (1)$$

где i – ранг породы (т. е. ее номер в ряде $\{x\}$, начинающемся с породы с максимальным числом деревьев, которой присваивается ранг 1), $x(i)$ – число деревьев породы ранга i ; $k = \ln x(1)$ – показатель доминирования, характеризующий число деревьев для первой по рангу породы; b – характеристика интенсивности конкуренции ($0 \leq b < \infty$). Если b велико, это означает, что большую часть в насаждении составляют деревья одной – двух господствующих пород. Если $b \rightarrow 0$, в насаждении присутствуют все породы с примерно равным числом деревьев.

Если распределение характеристик компонентов сообщества не описывается уравнением Ципфа – Парето, то можно утверждать, что условия свободной конкуренции в такой системе не удовлетворяются. Для экологических систем отклонения распределения видов по их обилию от уравнения (1) может означать либо наличие у одного или нескольких видов селективного преимущества перед другими видами, или использование этими видами кроме ресурса, за который идет конкуренция, ресурса (ресурсов) другого типа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Конкуренция деревьев разных пород в процессе лесовозобновления. Известно, что при разрушении верхнего полога древостоя, вызванного сплошными рубками или ветровалами, происходит смена хвойного насаждения лиственным. Такой тип сукцессии наблюдался на ветровальной площади “Верхние Сергии”, где происходило заселение березой и к 2007 г. береза занимала доминирующее положение на ветровальных площадях независимо от типа хозяйственной деятельности (рис. 1).

На основе представления о конкуренции за ресурс изучено распределение деревьев различных пород по годам. Для расчетов использовали усредненные данные по всем круговым площадкам для каждого из четырех участков пробной площади “Верхние Сергии”.

Для каждого участка деревья ранжировались по среднему числу экземпляров каждой породы на круговой площадке. Породе с

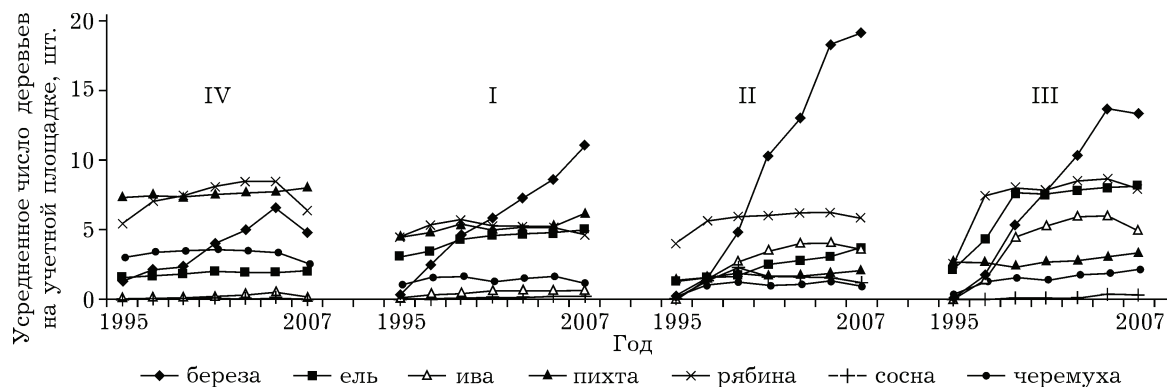


Рис. 1. Динамика заселения ветровальной площади “Верхние Сергии” (среднее число деревьев на круговую площадку). I – IV – варианты возобновления

наибольшим числом деревьев присваивался ранг 1, следующей по числу деревьев – ранг 2 и т. д., до породы с минимальным числом деревьев, которой присваивался ранг 8. Ранговое распределение вычисляли для основных (5–6) конкурирующих пород в предположении, что конкуренция описывается уравнением Ципфа – Парето в его логарифмической форме (1).

Степень согласия теоретической модели и данных наблюдений оценивали с помощью показателя коэффициента детерминации R^2 , характеризующего качество подгонки распределения деревьев конкурирующих пород прямой в двойных логарифмических координатах. На рис. 2 приведен типичный вид рангового распределения конкурирующих деревьев.

В качестве интегральных показателей взаимодействия древесных растений разных пород в ходе лесовозобновления использовали параметры уравнения (1) – коэффициент доминирования (k) и коэффициент интенсивности конкуренции (b).

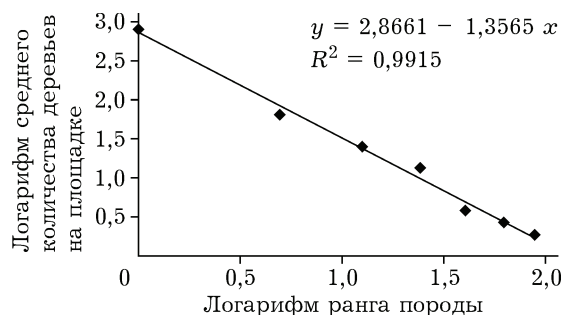


Рис. 2. Ранговое распределение конкурирующих деревьев для площади “Верхние Сергии” (участок с вариантом II) в 2005 г.

В табл. 2 приведены результаты расчетов уравнений свободной конкуренции (1) для всех вариантов состояния пробных площадей “Верхние Сергии”. Значимость параметров b и k оценивали с помощью t -статистики Стьюдента, а значимость коэффициента детерминации R^2 – с помощью F -статистики Фишера. Анализ показал, что все параметры b , k и R^2 в табл. 2 значимы на 95%-м уровне значимости.

Как видно из табл. 2, только для участка II с естественным типом возобновления, на котором произведена уборка основной массы поваленных деревьев, наблюдается хорошее согласование с моделью Ципфа – Парето и с 1998 г. $R^2 > 0,95$.

Таким образом, можно говорить, что на четвертый год после ветровала на этой площади сформировались устойчивые конкурентные взаимоотношения деревьев различных пород.

Для участка ветровала с естественным типом возобновления и неубранными стволами (I вариант) и участка ветровала, где производилась уборка поврежденных деревьев и подсев ели (III вариант), ранговое распределение числа деревьев основных пород плохо описывается моделью Ципфа – Парето. Для этих участков $R^2 < 0,70$ почти во все годы наблюдений, что может говорить о несформированных конкурентных взаимодействиях деревьев. По-видимому, причина этого в отсутствии условия “свободной конкуренции”, предполагающей равные стартовые условия в борьбе за ресурсы у всех компонентов системы. В одном случае это вываленные и неубранные деревья, сдерживающие возобнов-

| Год | Вариант | | | | | | | | | | | |
|------|----------|----------|-------|----------|----------|-------|----------|----------|-------|----------|----------|-------|
| | IV | | | I | | | II | | | III | | |
| | <i>b</i> | <i>k</i> | R^2 | <i>b</i> | <i>k</i> | R^2 | <i>b</i> | <i>k</i> | R^2 | <i>b</i> | <i>k</i> | R^2 |
| 1995 | 2,76 | 3,18 | 0,67 | 2,68 | 2,74 | 0,75 | 2,32 | 1,83 | 0,85 | 1,9 | 1,66 | 0,62 |
| 1996 | 2,43 | 3,03 | 0,69 | 2,3 | 2,72 | 0,66 | 1,94 | 1,89 | 0,89 | 1,62 | 2,1 | 0,89 |
| 1997 | 2,46 | 3,12 | 0,67 | 2,13 | 2,74 | 0,58 | 0,71 | 1,39 | 0,79 | 1,88 | 2,63 | 0,58 |
| 1998 | 2,45 | 3,13 | 0,66 | 2,11 | 2,85 | 0,53 | 0,79 | 1,76 | 0,97 | 1,69 | 2,79 | 0,56 |
| 1999 | 2,34 | 3,07 | 0,67 | 1,93 | 2,79 | 0,56 | 0,81 | 1,91 | 0,95 | 1,6 | 2,87 | 0,56 |
| 2001 | 2,21 | 3,13 | 0,65 | 1,78 | 2,7 | 0,58 | 1,2 | 2,48 | 0,97 | 1,71 | 3,02 | 0,50 |
| 2003 | 2,29 | 3,24 | 0,64 | 1,85 | 2,84 | 0,60 | 1,26 | 2,65 | 0,99 | 1,69 | 3,16 | 0,55 |
| 2005 | 2,09 | 3,17 | 0,64 | 1,73 | 2,84 | 0,66 | 1,36 | 2,87 | 0,99 | 1,51 | 3,17 | 0,69 |
| 2007 | 2,26 | 3,12 | 0,65 | 1,9 | 3,05 | 0,76 | 1,47 | 2,95 | 0,96 | 1,48 | 3,11 | 0,67 |

ление, в другом случае – подсев ели, ведущий к искусственному увеличению одной из составляющих древостоя.

На ветровальной площади “Шайтанка” происходило восстановление после гибели одно-возрастного смешанного насаждения с преобладанием березы и сосны. Доля березы и осины в насаждении составляла 50, а сосны – 30 %. Сукцессия в данном насаждении после ветровала пошла без смены пород (рис. 3).

По всей видимости, доминирующее положение березы и сосны при восстановлении на всех участках ветровальной площади “Шайтанка” связано с наличием в почве большого количества семян этих пород. Значимость параметров уравнения (1) (табл. 3) оценивалась так же, как в табл. 2. Все приведенные в табл. 3 параметры достоверны на 95%-м уровне значимости.

Для пробной площади “Шайтанка” ранговое распределение числа деревьев основных пород описывается моделью Ципфа – Парето лучше, чем для пробной площади “Верхние Сергии” (см. табл. 3). На всех участках площади “Шайтанка” коэффициенты детерминации R^2 изменяются в пределах от 0,88 до 0,99. При этом максимальное согласие с моделью (1) наблюдается на участке с естественным возобновлением (вариант I). На участке, где проводились хозяйственные мероприятия, вывоз поваленных стволов и посадка (вариант III), точность описания распределения деревьев по породам моделью (1) несколько ниже, что можно объяснить нарушением условия свободной конкуренции, вызванным дополнительными посадками деревьев определенных пород.

Таким образом, можно говорить о том, что конкурентные взаимодействия деревьев разных пород оказываются сформированными практически сразу при естественном возобновлении после ветровала в насаждениях с преобладанием лиственных пород.

Из табл. 3 видно, что на контрольном участке (вариант IV) значения *k* минимальны по сравнению со значениями *k* на других участках, а значения *b* существенно (почти в 2 раза) больше значений *b* для остальных вариантов опыта. Различия подтверждают, что под пологом взрослого леса напряженность конкурентных взаимоотношений деревьев второго яруса существенно сильнее, чем

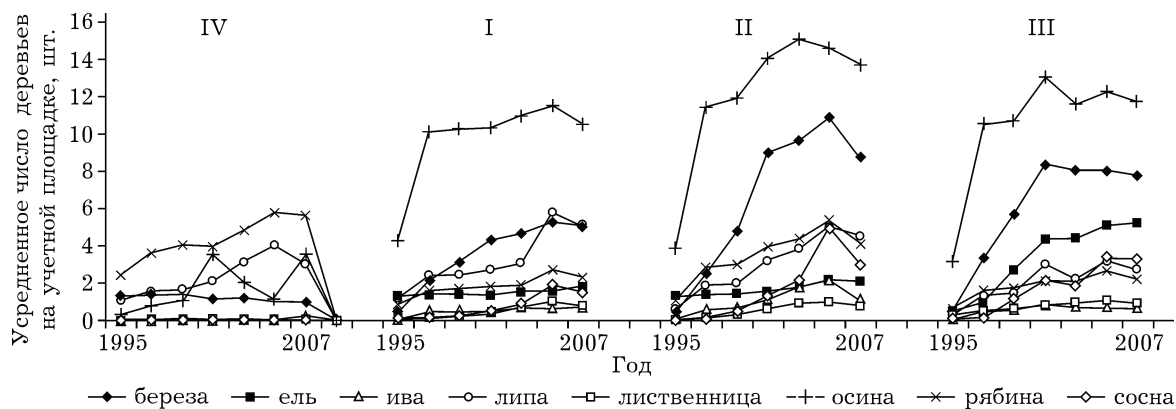


Рис. 3. Динамика заселения деревьями разных пород ветровальной площади "Шайтанка" (I–IV – варианты возобновления)

на территории, где деревья верхнего яруса вывалены ветром. Тот факт, что значения коэффициента доминирования у подростка под пологом леса меньше, говорит о том, что возобновление под пологом леса затруднено по сравнению со свободной от деревьев верхнего яруса территорией. Из табл. 3 следует, что к концу наблюдений (12 лет после ветровала) коэффициенты конкуренции b на всех участках I–III становятся практически одинаковыми (1,14, 1,20 и 1,18 соответственно), хотя значения k при этом отличаются в большей степени.

2. Смена лидерства деревьев различных пород в процессе лесовозобновления. Анализ показал, что в процессе лесовозобновления изменяются не только густота деревьев на учетных площадках и интенсивность конкуренции, выражающаяся через коэффициент b и коэффициент детерминации уравнения Ципфа – Парето, но и ранги отдельных пород. Так, если в 1994 г. ранг рябины был равен 2 (т. е. эта порода была второй по числу деревьев на пробной площадке), то к концу наблюдений стал равен 6, т. е. доля рябины среди деревьев всех пород уменьшилась (табл. 4).

Уже в первый год после ветровала (1994 г.) осина, пихта и черемуха заняли определенные позиции при ранжировании по густоте деревьев разных пород.

Для количественной оценки смены лидерства пород-конкурентов в работе использовался такой показатель, как коэффициент R_s ранговой корреляции Спирмена [8], с помощью которого сравнивались изменения рангов пород в разные годы. Коэффициент ран-

говой корреляции Спирмена изменяется в пределах от -1 до $+1$. Если $R_s \rightarrow 1$, это означает, что ранги деревьев в сравниваемые годы не изменились. Если $R_s \rightarrow -1$, это указывает на инверсию рангов: породы, господствовавшие в год j , перестали преобладать в году z , и наоборот, породы с большими значениями рангов стали господствующими. В качестве критического значения меры неизменности ранжирования выбрано значение $R_s = 0,9$, что соответствует уровню значимости $p = 0,001$.

В табл. 5 представлена квадратная матрица 9×9 коэффициентов ранговой корреляции Спирмена, рассчитанная по данным наблюдений для всех пар лет. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена симметричен, поэтому значения ниже главной диагонали в табл. 5 не приводятся.

Над главной диагональю корреляционной матрицы расположены значения коэффициентов ранговой корреляции смежных лет, для которых характерны значения, близкие к 1. Это означает, что ранги разных пород в насаждении изменяются медленно. Как видно из табл. 5, к 1997 г. (т. е. через 4 года после ветровала) $R_s \rightarrow 1$ и ранги всех пород в насаждении стабилизируются. Тем не менее коэффициент ранговой корреляции пород в 1994 г. (момент начала) и в 2006 г. составил 0,752, что указывает на то, что за период наблюдений определенные изменения положения пород в насаждении все же произошли (см. табл. 4).

Как видно из табл. 4, за 12 лет после ветровала произошли весьма серьезные изменения в ранжировке древесных пород. Уменьшились ранги березы и сосны (т. е. доля деревьев этих

Матрица коэффициентов ранговой корреляции Спирмена на пробной площади “Шайтанка”, вариант I

| Год | 1994 | 1995 | 1996 | 1997 | 1998 | 2000 | 2002 | 2004 | 2006 |
|------|------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| 1994 | 1 | 0,891 | 0,909 | 0,864 | 0,900 | 0,773 | 0,864 | 0,789 | 0,752 |
| 1995 | - | 1 | 0,982 | 0,882 | 0,900 | 0,845 | 0,909 | 0,807 | 0,789 |
| 1996 | - | - | 1 | 0,909 | 0,918 | 0,845 | 0,909 | 0,807 | 0,798 |
| 1997 | - | - | - | 1 | 0,991 | 0,973 | 0,982 | 0,952 | 0,961 |
| 1998 | - | - | - | - | 1 | 0,964 | 0,991 | 0,961 | 0,952 |
| 2000 | - | - | - | - | - | 1 | 0,982 | 0,980 | 0,989 |
| 2002 | - | - | - | - | - | - | 1 | 0,970 | 0,961 |
| 2004 | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 0,991 |
| 2006 | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 |

пород в составе насаждения увеличилась), господствовавших в насаждении до ветровала. Увеличились ранги таких пород, как рябина и лиственница, и их доля в составе насаждения упала. Но значительных изменений в породном составе насаждения не произошло, о чем свидетельствует высокое значение $R_s = 0,752$ коэффициента ранговой корреляции. Виды-аутсайдеры (кедр, липа, ива, пихта, черемуха) в целом сохранили свои ранги.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе работы получены следующие основные результаты:

- сопоставление лесовосстановления после ветровала на двух пробных площадях с преобладанием хвойных (“Верхние Сергии”) и лиственных (“Шайтанка”) пород показало, что в первом случае сукцессии протекают со сменой хвойных пород на лиственные, во втором лидерство удерживают лиственные породы;

- на основе представления о конкуренции за ресурс изучено распределение деревьев на ветровальных площадях. В качестве теоретической модели конкуренции использована модель Ципфа – Парето рангового распределения ресурсов;

- конкурентные взаимодействия деревьев разных пород на ветровальной площади, где происходит смена хвойных пород на лиственные, протекают медленно. Только в одном участке с естественным типом возобновления, на котором произведена уборка основной массы поваленных деревьев, к окончанию срока наблюдений сформировались конкурентные взаимодействия деревьев основных пород.

- на пробной площади, где не происходит смена пород лидеров, конкурентные взаимодействия деревьев разных пород оказываются сформированными практически сразу при естественном возобновлении после ветровала. Там, где проводились хозяйственные мероприятия, вывоз поваленных стволов и посадка, наблюдается не такое хорошее согласие с моделью, что можно объяснить нарушением условия “свободной конкуренции”, вызванного искусственным внесением саженцев определенных пород.

К тому времени, когда стабилизируется и приходит к некоторому устойчивому состоя-

нию соотношение пород, стабилизируются и ранги отдельных пород. Этот результат получен на основе количественной оценки смены лидерства пород-конкурентов во времени с использованием такого показателя, как коэффициент ранговой корреляции Спирмена.

Таким образом, проведенный анализ позволил выявить основные закономерности динамики лесовозобновления на начальном ее этапе, количественно охарактеризовать интенсивность процессов возобновления и конкуренции за ресурс между деревьями различных пород.

Работа поддержана РФФИ (грант № 10-04-00256).

ЛИТЕРАТУРА

1. Скворцова Б. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесная пром-сть, 1983. 192 с.
2. Уланова Н. Г. Восстановительная динамика растительности сплошных вырубок и массовых ветровалов в ельниках южной тайги (на примере европейской части России): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 46 с.
3. Чижов Б. Е. Регулирование травяного покрова при лесовосстановлении. М.: ВНИИЛМ, 2003. 174 с.
4. Куксина Н. В., Уланова Н. Г. Изменение видового богатства в процессе зарастания сплошных вырубок ельников южной тайги Тверской области // Тезисы VII Молодежной конф. ботаников в С.-Петербурге. СПб.: Буслай, 2000. С. 280.
5. Колесников Б. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области: практическое руководство / Б. П. Колесников, Р. С. Зубарева, Е. П. Смолоногов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974. 175 с.
6. Мочалов С. А., Зотов К. А., Грибашов Д. Ю., Лесиг Р. Особенности лесовозобновления на двух опытных объектах в Свердловской области // Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем. Екатеринбург: УрО РАН, 2000. С. 38–45.
7. Суховольский В. Г. Экономика живого. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2004. 139 с.
8. Поллард Дж. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика, 1982.

Model Competition for Resources After Windfall

T. M. OVCHINNIKOVA, D. L. SOTNICHENKO, S. A. MOCHALOV*, V. G. SUKHOVOLSKIY

*V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok 50, build. 28
E-mail: ovchinnikova_tm@mail.ru*

**Ural State Forestry University
620100, Ekaterinburg, Sibirskiy str., 37*

Species composition of wood communities after mass windfall was studied on the basis of the concept of competition for resource. Tsipfa-Pareto model of rank resource sharing was used as the theoretical model of competition. Analysis showed that the processes resulting from competitive interactions between the trees of different species proceed slowly on windfall area where coniferous species get replaced by leafy ones. At the territory where leafy species dominated initially, competitive interactions between the trees of different species turn out to be formed almost immediately under natural reforestation after windfall. By the time when the correlation of species gets stabilized, the ranks of separate species get stabilized too. This result was obtained on the basis of quantitative estimation of the change in leadership between competitor species with time using Spearman's factor of rank correlation.

Key words: forest stands, windfall, successions, competition models.