

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 630*182.8

**ВЛИЯНИЕ ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ
НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ ДЕРЕВЬЕВ**

© 2014 г. В. В. Кузьмичев, Л. С. Пшеничникова

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН

660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

E-mail: taiga@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 20.06.2014 г.

Рассмотрена изменчивость диаметра и высоты деревьев в связи с изменением плотности посадок сосны в возрасте от 12 до 30 лет. Выявлено, что снижение значений максимального и среднего диаметра в связи с повышением плотности посадок происходит в ограниченном диапазоне густот, который сокращается с увеличением возраста древостоев. Изменчивость средней высоты деревьев по всем вариантам опыта в разные годы остается почти постоянной. Выявлена существенно меньшая изменчивость искусственных древостоев по сравнению с естественными.

Ключевые слова: *плотность популяций, возрастная динамика, изменчивость диаметра и высоты, культуры сосны, южная тайга, Красноярский край.*

ВВЕДЕНИЕ

В экологии популяций растений особую важность приобретает такой параметр, как плотность (число экземпляров растений на единице площади), что связано с жестким прикреплением особей к поверхности почвы. Для древесных растений, обладающих значительной долговечностью, влияние плотности на жизненные процессы у отдельных особей имеет свою специфику. При одновременном заселении территории всходами тысяч (или даже сотен тысяч) древесных растений на единице площади в процессе онтогенеза происходит их интенсивное изреживание, в результате которого на этапе зрелости остается несколько сотен деревьев. Лесоводами еще в XIX в. создавались модельные популяции разных древесных видов для изучения влияния их начальной плотности на темпы элиминации и размеры остающихся деревьев (Орлов, 1932; Итоги..., 1964 и др.). Однако такие опыты требуют больших материальных затрат и постоянных наблюдений в течение многих десятилетий, поэтому количество их невелико (Орлов, 1932; Чардымов, 1949; Овсянкин, Са-

вич, 1956; Рубцов, 1964; Савич и др., 1978 и др.). Недостаточность фактических данных и натуральных экспериментов затрудняла решение плотностно-зависимых задач анализа структуры, процессов роста и продуктивности древесных ценозов. Реальная плотность древесных ценозов и ее густотные градиенты в публикациях по лесной экологии почти не рассматриваются, хотя определяют размер ресурса, включая пространство, используемое каждой особью в процессе своего роста и развития.

Цель данной работы – анализ влияния плотности посадок на изменчивость размеров деревьев в культурах сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) разной густоты, созданных под руководством А. И. Бузыкина в южной тайге Красноярского края (Большемуртинское лесничество) в 1982 г.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ
ИССЛЕДОВАНИЙ

Разногустотный эксперимент культур сосны создан в однородных лесорастительных

условиях плакора на серых лесных почвах. Он включал 18 вариантов густоты посадок – от 0.5 до 128 тыс. экз./га, т. е. крайние значения густоты посадки различались в 256 раз. Для посадки по квадратной схеме использовали 2-летние откалиброванные сеянцы (табл. 1).

Материалы обмеров культур в разные годы учета (до возраста 30 лет) с анализом результатов опубликованы в ряде работ (Бузыкин, Пшеничникова, 1999, 2011; Пшеничникова, 2001, 2012; Бузыкин и др., 2002, 2008; Собачкин, 2005). Они были подвергнуты таксационной обработке и статистическому анализу, на основании чего дана оценка влияния густоты посадки на структуру, рост и продуктивность молодых насаждений в каждом возрасте. К сожалению, один вариант с густотой посадки 8 тыс. экз./га вследствие нарушения исключили из рассмотрения.

В качестве показателя жизненного состояния особей в предлагаемой работе использовали диаметр деревьев на высоте груди, который тесно связан коррелятивной зависимостью с их объемом и фитомассой. Это позволяет утверждать, что по изменению диаметра ствола можно проследить действие густоты посадки на изменчивость размеров деревьев как адаптивную приспособительную реакцию на плотность посадки.

Изучали влияние текущей плотности посадок на изменчивость диаметра деревьев в четырех возрастах: 15, 20, 25 и 30 лет. В качестве показателей изменчивости диаметра использовали размах значений признака, его среднеквадратическое отклонение и коэффициент вариации.

Изменчивость особей в популяции является необходимым условием ее существования и

имеет наследственную основу. В то же время различия в условиях существования отдельных особей увеличивают фенотипическую (модификационную) изменчивость, и лишь элиминация из сообщества наименее приспособленных индивидов приводит к ее некоторому снижению.

При измерении вариации количественных признаков особей простейшим показателем служит размах (амплитуда вариации) или абсолютная разность между максимальным (D_{max}) и минимальным (D_{min}) значениями признака из представленных в выборке. Вместе с крайними величинами диаметра рассматривались их средние квадратические значения (D_m) как наиболее важный таксационный показатель. Для каждого возраста деревьев определяли связь каждого из трех диаметров (D , см) с текущей густотой насаждения (N , тыс. шт./га) во всех вариантах опыта. Выравнивание значений диаметра проводилось с использованием уравнения

$$D = a_0 + a_1 * \exp(-a_2 * N). \quad (1)$$

Степень вариации признака во всей совокупности, показывающая все различия его значений, определяет среднее квадратическое (стандартное) отклонение (SD). Вычислено 102 показателя среднеквадратического отклонения (включены обмеры в 12 и 17 лет) и определена степень тесноты его связи с возрастом, средним диаметром и текущей густотой посадок с использованием степенного уравнения

$$Y = b_1 * x^{b_2}. \quad (2)$$

Из других мер изменчивости признаков наиболее часто употребляют коэффициент вариации (CV):

Таблица 1. Варианты начальной густоты посадок сосны

Номер варианта	Начальная густота, тыс. шт./га	Расстояние между растениями, м	Номер варианта	Начальная густота, тыс. шт./га	Расстояние между растениями, м
1	0.5	4.47	10	10	1
2	0.75	3.65	11	12	0.91
3	1	3.16	12	16	0.79
4	1.5	2.58	13	24	0.64
5	2	2.24	14	32	0.56
6	3	1.83	15	48	0.46
7	4	1.58	16	64	0.40
8	6	1.29	17	96	0.32
9	8	1.12	18	128	0.28

$$CV = (SD/D_m) * 100. \quad (3)$$

Считается, что этот нормированный показатель можно использовать для сравнения изменчивости различных выборок для какого-либо признака. Однако выявлены его связи с изменением и других показателей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты выравнивания диаметров (максимального, среднего и минимального) по уравнению (1) представлены на рис. 1.

Самые тонкие деревья отмечают границу, за которой начинается их отмирание. В 15 лет на нижней границе распределений почти во всех вариантах густоты посадок находятся самые тонкие деревья, достигшие высоты груди и включенные в пересчет. Их диаметр не превышает 1 см. И лишь в самых редких вариантах, где отмирания деревьев не наблюдается, сдвигается нижняя граница распределений по толщине на 0.5–1.0 см за счет естественного процесса роста. С увеличением возраста насаждений в самых редких вариантах граница про-

должает сдвигаться вверх за счет роста мелких деревьев, в вариантах средней густоты посадки происходит неравномерный отпад, а в самых густых посадках, испытывающих общую депрессию роста и дифференциацию, до 30 лет сохраняются самые тонкие деревья.

Обращает на себя внимание быстрое изреживание в вариантах опыта с густыми посадками. Если в 15 лет наибольшая текущая густота равнялась 60 тыс. экз./га, то в 30 лет – только 16 тыс. экз./га, т. е. за 15 лет она уменьшилась почти в 4 раза. В то же время в самых редких посадках после случайного отпада дальнейшего изреживания не наблюдалось.

Чем меньше текущая густота культур, тем выше значения всех диаметров. Для максимального и среднеквадратического диаметра в 15 лет наблюдаются фактически одинаковые значения, начиная с текущей густоты 30 тыс. экз./га, а в 30 лет – с густоты около 10 тыс. экз./га. Минимальный диаметр в 15 лет стабилизируется при текущей густоте 1.5 тыс. экз./га, в 30 лет – при текущей густоте около 3 тыс. экз./га. Разные расстояния между выравнивающими линиями в каждом возрасте

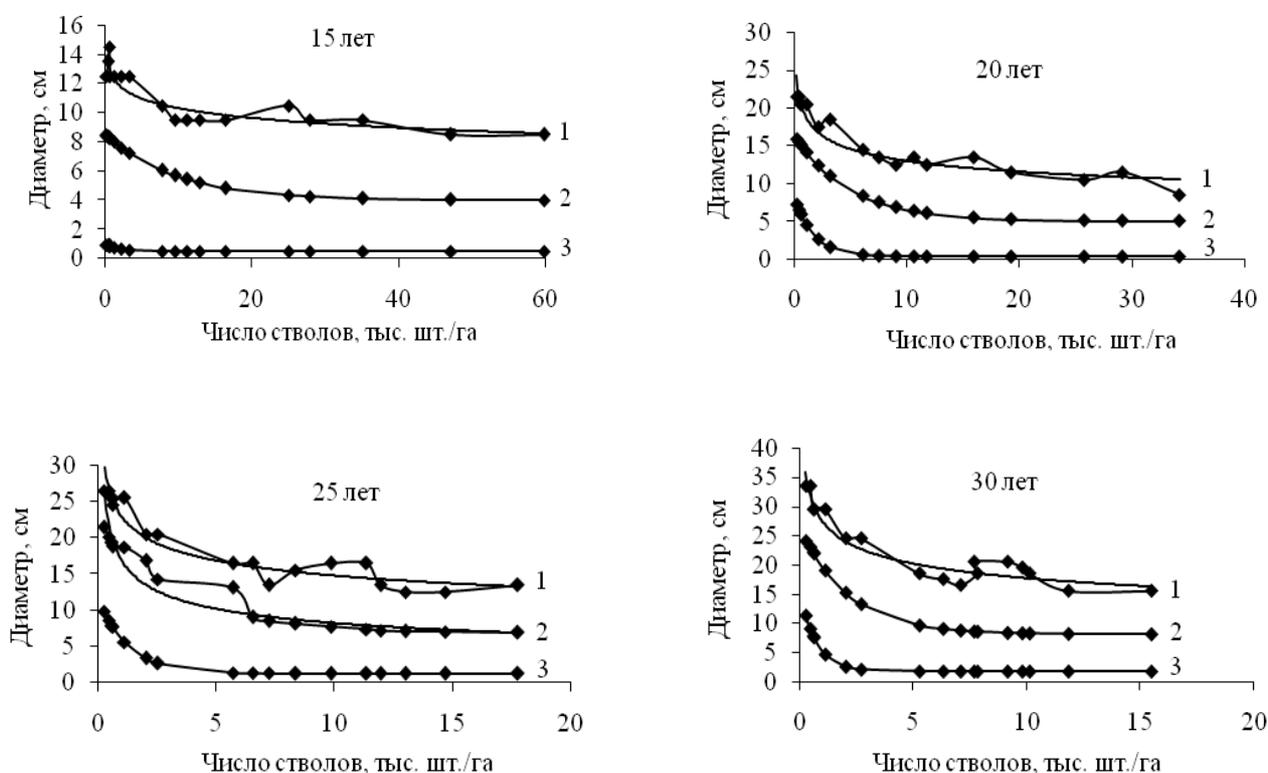


Рис. 1. Изменение с возрастом размаха варьирования диаметров стволов в культурах сосны разной густоты: 1 – максимальный диаметр, 2 – средний, 3 – минимальный.

посадок свидетельствуют о наличии асимметрии распределений, которая меняется как с возрастом, так и с текущей густотой. Таким образом, регулирование густоты оказывает влияние на распределение деревьев по толщине лишь в интервале указанных выше текущих ее значений в каждом рассматриваемом возрасте. Так, в 15 лет средний и максимальный диаметры древостоев будут зависеть от текущей густоты только в интервале до 28 тыс. экз./га, в 20 лет – до 20, в 25 лет – до 12, в 30 лет – до 10 тыс. экз./га.

Зависимость среднеквадратического отклонения от возраста древостоев передается степенной функцией (уравнение 2) с коэффициентом детерминации 0.76 и стандартной ошибкой уравнения 0.36 см. Для связи его со средним диаметром коэффициент детерминации равен 0.71, стандартная ошибка уравнения – 0.39 см, с числом стволов – коэффициент детерминации равен 0.16 и стандартная ошибка уравнения – 0.67 см. Следовательно, наибольшее влияние на величину среднеквадратического отклонения оказывает возраст древостоев.

При вычислении множественной зависимости среднеквадратического отклонения от трех переменных (средний диаметр, возраст древостоев и число стволов на 1 га) влияние текущей густоты в нашем наборе данных оказалось недостоверным. Окончательное уравнение выглядит так:

$$SD = 0.243 * (D^{0.257}) * (A^{0.577}). \quad (4)$$

Коэффициент детерминации равен 0.89, стандартная ошибка уравнения – 0.25 см. Указанная зависимость приводится на рис. 2.

При данной форме зависимости отражается также совместное влияние наших независимых переменных на результирующий признак. Получено значительное повышение достоверности определения среднеквадратического отклонения по сравнению с использованием только парных связей.

Для коэффициента вариации по нашим данным получена зависимость от среднего квадратического диаметра:

$$CV = 73.8/D^{0.42}. \quad (5)$$

Коэффициент детерминации равен 0.65, стандартная ошибка уравнения – 5.3 %. Связь

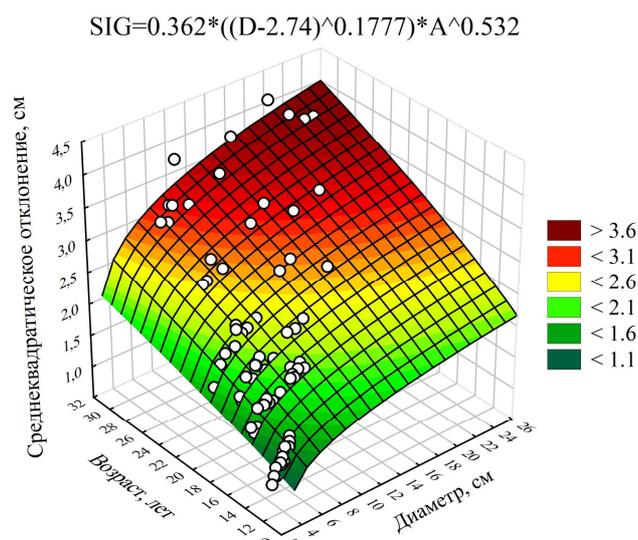


Рис. 2. Зависимость среднеквадратического отклонения от возраста и среднего диаметра древостоев.

коэффициента вариации деревьев по толщине с возрастом культур также оказалась достоверной:

$$CV = 72/A^{0.27}. \quad (6)$$

Однако коэффициент детерминации равен только 0.09, а стандартная ошибка уравнения – 8.6 %. Здесь повлияло, видимо, использование небольшого возрастного диапазона. При построении множественной зависимости коэффициента вариации от среднего диаметра и возраста влияние последнего оказалось несущественным.

Оценка степени выраженности вариации признака состоит в сравнении с некоторой обычной ее модификационной интенсивностью. В лесоводстве накоплено значительное количество данных по изменчивости диаметра стволов деревьев и сделаны некоторые обобщения. В частности, Н. М. Глазов (1976) показал, что в одновозрастных древостоях естественного происхождения варьирование диаметра деревьев довольно устойчиво и его можно выразить общим уравнением

$$CV_D = 140/D^{0.5}. \quad (7)$$

По нашим данным, константа в аналогичной зависимости для искусственных древостоев заметно меньше:

$$CV_D = 84/D^{0.5}. \quad (8)$$

Коэффициент детерминации равен 0.63, стандартная ошибка уравнения – 5.4 %. В исследуемом диапазоне значений диаметра эта

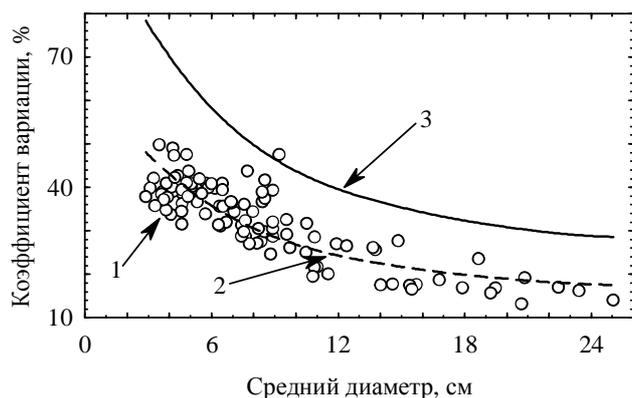


Рис. 3. Сравнение зависимости коэффициента вариации числа стволов от толщины по нашим данным (1 – фактические значения, 2 – средняя линия) и Н. М. Глазова (1976) (3 – естественные древостои).

зависимость практически совпадает с полученной ранее (уравнение 5).

Провели проверку достоверности различий констант для естественных и искусственных древостоев. Для этого использовали вычисление показателя Z , имеющего близкое значение к нормальному распределению, по формуле из работы А. Бернштейна (1968):

$$Z = ((K_e - K_i) * n^{0.5}) / SD_i \quad (9)$$

Здесь K_e – константа для естественных древостоев, K_i – константа для искусственных древостоев, n – число наблюдений, SD_i – стандартное отклонение для константы искусственных древостоев. Получено значение $Z = 42.1$, что много больше табличного значения 1,96, взятого для вероятности 0.05. Достоверность различий констант показана на рис. 3.

Таким образом, изучаемые искусственные древостои имеют существенно меньшую изменчивость по сравнению с естественными. Это может быть обусловлено отбором стандартных семян для посадки. Известно (Некрасов, 1968), что до четырех лет размеры семян связаны с массой семян, и лишь после этого возраста проявляются наследственные

свойства растений, приводящие к изменению темпов их роста. Следовательно, отбор стандартных семян для создания искусственных лесов обедняет популяцию и снижает ее устойчивость.

Представляет интерес определение изменчивости средних квадратических значений диаметра и соответствующей ему средней высоты по всем вариантам опыта в разные годы (табл. 2).

Как следует из приведенных данных, изменчивость значений среднего диаметра в 12 лет в 2 раза выше, чем средней высоты, а к 30 годам – в 8 раз. Изменчивость среднего диаметра увеличилась за период с 12 до 30 лет в 3 раза, тогда как для средней высоты она остается почти постоянной. Следовательно, такой морфологический признак деревьев, как толщина на высоте груди, относится к лабильным, не влияющим существенно на жизнедеятельность растений. Поэтому реакция древесных растений на плотность популяций более заметно выражается в их росте в толщину. Высота же деревьев относится к стабильным морфологическим признакам. Дифференциация высот контролируется естественным отбором, в результате чего изменчивость средней высоты сохраняется на постоянном уровне.

ВЫВОДЫ

Таким образом, изучение изменчивости диаметра деревьев в модельных популяциях сосны в широком диапазоне их плотности показало ограниченность диапазона густот, в котором наблюдается заметное снижение значений наибольшего и среднего диаметра. С увеличением возраста этот диапазон быстро сокращается. Начиная с определенной величины текущей плотности посадок, сохраняется постоянство этих признаков. Искусственные

Таблица 2. Значения коэффициентов вариации средних диаметров и высот в разном возрасте

Возраст, лет	Число опытов	Средний диаметр, см	CV_D	Средняя высота, м	CV_H
12	17	3.4	16.2	3.1	7.6
15	17	6.1	28.8	5.2	6.2
17	17	7.6	35.7	5.9	4.5
20	17	9.4	44.6	7.9	6.0
25	17	11.6	45.8	11.3	5.1
30	17	13.2	48.3	13.3	5.9

древостои имеют существенно меньшую изменчивость по сравнению с естественными, что снижает их устойчивость. Причиной низкой изменчивости, вероятно, является отбор «стандартных» семян.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бернштейн А.* Справочник статистических решений. М.: Статистика, 1968. 162 с.
- Бузыкин А. И., Пшеничникова Л. С.* Влияние густоты на морфоструктуру и продуктивность культур сосны // *Лесоведение*. 1999. № 3. С. 38–43.
- Бузыкин А. И., Пшеничникова Л. С., Собачкин Д. С., Собачкин Р. С.* Естественное изреживание разногустотных молодняков в экспериментальных посадках сосны // *Хвойные бореальной зоны*. 2008. Т. 25, № 3–4. С. 244–249.
- Бузыкин А. И., Пшеничникова Л. С.* Влияние густоты экспериментальных посадок на радиальный прирост сосны обыкновенной // *Хвойные бореальной зоны*. 2011. Т. XXIX, № 3–4. С. 189–193.
- Бузыкин А. И., Пшеничникова Л. С., Суховольский В. Г.* Густота и продуктивность древесных ценозов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2002. 151 с.
- Глазов Н. М.* Статистический метод в таксации и лесоустройстве. М.: Лесн. пром-сть, 1976. 144 с.
- Итоги экспериментальных работ в лесной опытной даче ТСХА за 1862–1962 годы. М.: МСХА, 1964. 519 с.
- Некрасов В. И.* Особенности роста сосны в первые годы жизни на примере *Pinus banksiana* Lamb. // *Лесоведение*. 1968. № 2. С. 33–42.
- Овсянкин В. Н., Савич Ю. Н.* Густота культур сосны и ее биолого-лесоводственное значение // *Тр. Ин-та лесохозяйственных проблем*. Вып. XI. Рига: Изд-во АН Латвийской ССР, 1956. С. 128–146.
- Орлов М. М.* Шестидесятилетний опыт выращивания сосны и ели разными способами // *На лесокультурном фронте*. 1932. № 7/8. С. 36–43.
- Пшеничникова Л. С.* Рост сосны в экспериментальных посадках разной густоты // *Изв. ВУЗов. Лесн. журн*. 2001. № 1. С. 25–31.
- Пшеничникова Л. С.* Лесоводственная оценка 30-летних разногустотных культур сосны обыкновенной в южной тайге Средней Сибири // *Леса российского Дальнего Востока: мониторинг динамики лесов Российского Дальнего Востока: мат-лы V Всерос. конф. Владивосток: ЛАИНС*, 2012. С. 177–182.
- Рубцов И. И.* Культуры сосны в лесостепи. М.: Лесн. пром-сть, 1964. 286 с.
- Савич Ю. Н., Овсянкин В. Н., Полубояринов О. И.* О росте, продуктивности и устойчивости сосновых культур, созданных при различной густоте посадки // *Науч. тр. УкрСХА*. Вып. 213. Киев, 1978. С. 27–38.
- Собачкин Р. С.* Структура и продуктивность разногустотных посадок хвойных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.03.03. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2005. 19 с.
- Чардымов Н. П.* Чистые сосновые культуры на дюнных песках Бузулукского бора // *Бузулукский бор*. Т. I. М.: Гослесбумиздат, 1949. С. 143–212.

Impact of Pine Population Density on Tree Size Variability

V. V. Kuzmichev, L. S. Pshenichnikova

V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch

Academgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

E-mail: taiga@ksc.krasn.ru

Variability of diameters of trees is considered in connection with density change of pine plantings with the age of 12 to 30 years. It has been revealed that there is a decrease in the maximum and average diameters due to increase in density in a limited range of density, which decreases with increasing age. Variability of average heights on all variants of experience in different years remains almost constant. There is essentially a smaller variability in artificial forest stands in comparison with natural stands.

Keywords: *pine populations density, age dynamics, variability of the tree diameters and heights, pine plantations, southern taiga, Krasnoyarsk territory.*