

УДК 630* 634.231.232

В.А. Усольцев^{1,2}, А.А. Маленко³

¹Уральский государственный лесотехнический университет, г. Екатеринбург

²Ботанический сад Уральского отделения РАН, г. Екатеринбург

³Алтайский государственный аграрный университет, г. Барнаул

ЛЕСНЫЕ КУЛЬТУРЫ РАЗНОЙ НАЧАЛЬНОЙ ГУСТОТЫ.

СООБЩЕНИЕ 1.

ОПТИМИЗАЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ, ЭФФЕКТЫ ГРУППЫ И ПЛОТНОСТИ



Работы, посвященные оптимизации густоты растительных ценозов, трудно обобщимы. Вопрос густоты посадки лесных культур обсуждается с середины XVIII столетия (Нартов, 1756; Болотов, 1766; Зябловский, 1804) и до настоящего времени остается одним из наиболее важных и в то же время неопределенных в лесоведении и лесоводстве. Для той или иной породы оптимальная густота не может быть единой и должна дифференцироваться по природно-климатическим зонам и в пределах последних – по эдафическим условиям (Исаченко, 1949; Колпиков, 1960; Афанасьев, 1963; Фильрозе, 1963; Савич и др., 1978; Бузыкин и др., 2002).

По мнению В.Н. Сукачева (1927, 1941, 1953), В.П. Кушниренко (1928) и К.М. Завадского (1957), перегущение является адаптивной реакцией древостоя на экстремальные эдафические условия и адаптивным признаком вида. Противоположных взглядов придерживались в условиях сухих степей Г.Н. Высоцкий (1908), С.Я. Краевой (1967) и др. В работе К.М. Завадского (1957) проанализированы семь различных точек зрения на проблему перегущения в природе и на его роль в эволюции.

Положение, согласно которому с ухудшением условий местопроизрастания оптимальная густота посадки увеличивается, было выдвинуто Г.Ф. Морозовым (1928) и развито его последователями (Головянко, 1940; Исаченко, 1949; Березюк, 1959; Тимофеев, 1963; Рубцов, 1964; Огиевский, 1966; Сидоров, 1970; Грибанов, 1974; Миронов, 1977; Бирюкова и др., 1989; Зюзь, 1990). В частности, в опытах с разногустотными посадками сосны установлены следующие диапазоны оптимальной начальной густоты: в зоне хвойно-широколиственных лесов от 2,5 (Исаченко, 1949) до 4-5 (Кондратьев, 1959), в зоне широколиственных лесов – от 2,5 до 7,5 (Савич и др., 1978), в лесостепи – 15-20 (Рубцов, 1957), а в сухой степи – 30-40 (Годнев, 1957) и даже 100 тыс. экз./ га (Нестеров, 1949а).

В большинстве растительных сообществ групповое распределение растений преобладает над диффузным (Грейг-Смит, 1967). Мозаичность пространственной структуры свойственна всем лесным фитоценозам, в том числе культурам с их первоначальным регулярным размещением (Дылис и др., 1964; Смирнов, 1969; Макаренко, 1974; Ипатов, Тархова, 1975; Внучков, 1976; Плотников, 1979; Проскуряков, 1983). Древостой состоит из биогрупп – сравнительно однородных совокупностей территориально сближенных деревьев с относительно высокой плотностью наложения фитоген-

ных полей (Уранов, 1965). Термин «биограмма» был впервые введен в употребление, по-видимому Ф.Ф. Симоном в 1907 г. (цит. по: Колпиков, 1960), но биологические преимущества группового размещения соснового молодняка отмечались лесоводами еще в XVIII столетии. По мере ухудшения лесорастительных условий и ограничения ресурсов местообитания, наряду с увеличением оптимальной густоты посадки, известна еще одна закономерность – тенденция ко все более выраженному групповому размещению деревьев в естественных условиях, которая была отмечена еще А. Длатовским в 1843 г. (цит. по: Колпиков, 1960) и позднее показана Ю.В. Титовым (1978).

Упомянутое увеличение оптимальной начальной густоты при переходе от наиболее благоприятных лесорастительных условий к пессимальным условиям сухих степей и при соответствующем нарастании дефицита факторов жизнеобеспечения, кажется парадоксальным. Причина в том, что в степных условиях в рассматриваемых случаях (Нестеров, 1949а; Годнев, 1957) сосну садили очень густо в небольшие опытные площадки. Если же пересчитать эти значения густоты на всю территорию с учетом не занятых площадками пространств, она резко снижается и тем самым приходит в некоторое соответствие с наличными факторами жизнеобеспечения.

Известно, что культуры сосны на южном пределе ареала, в условиях сухой степи подвергаются риску гибели и часто гибнут вследствие дефицита влаги при периодически повторяющихся засухах (Рутковский, 1950; Рудаков, 1971; Грибанов, 1974; Бирюкова, 1974; Сидоров и др., 1978; Усольцев, 1985, 1988; Верзунов, 1987; Бирюкова и др., 1989), хотя есть и другие мнения относительно причин гибели: недостаточная дифференциация деревьев, бедность почв, чрезмерная густота, резкое осветление сосны в сочетании с зараженностью почвы майским хрущом (Краснов, 1951; Комаровский, 1953). По данным А.И. Прохорова с соавт. (1988), лишь 25% культур сосны, созданных в бору Аман-Карагай с 1937 по 1985 гг., достигли возраста 15 лет и более, и лишь 10% имели удовлетворительное и хорошее состояние.

Естественные сосняки в таких экстремальных условиях формируются в биограммах, которые в «критическом» возрасте около 15-20 лет, например, в островном бору Аман-Карагай, гуще «нормальных» древостоев в том же возрасте в 10-50 раз (Усольцев, 1985). В таком древостое хвоя в небольшом количестве сосредоточена в верхней части кроны и после раскрытия почек весной не растет. Она как бы консервируется в виде короткой «щетки», и деревья в течение сезона находятся в «спящем» режиме. Происходит то, что В.Н. Сукачев (1941) характеризовал как «способность к задержке своего развития, чтобы перенести неблагоприятные условия в малоразвитом состоянии» (с. 754), а К.М. Завадский (1957) – как «уход в покой» (с. 444). Напротив, относительно низкая густота культур провоцирует интенсивное развитие транспирирующей массы кроны, которая при засухах не может быть обеспечена необходимым количеством влаги, в результате верхняя часть кроны отмирает (Березюк, 1959; Рудаков, 1971; Бирюкова и др., 1989). Часто такие культуры «добиваются» подкорным клопом или майским хрущом.

В.В. Кузьмичевым на основе анализа большого числа пробных площадей, заложенных в сосняках Минусинских боров (1980), и обширной мировой литературы (2013) установлено, что продуктивность древостоев в данных лесорастительных условиях в значительной степени определяется начальными условиями, или начальным состоянием древостоя, к которым кроме начальной густоты относится также характер размещения деревьев на площади, или пространственная структура древостоя.

В период, когда «советская биология изнывала под властью правого крыла дарвинизма», особенно после 1948 года (Чайковский, 2008. С.186), лесоводы активно «сажали гнездовым способом дубки в Архангельской губернии» (Тимофеев-Ресовский, 2009. С. 206), пытаясь «переделать» природу. Напротив, в степной зоне, где в одних и тех же условиях на дерново-боровых песчаных почвах естественные сосняки успешно

переживали засухи, а культуры сосны, посаженные по отработанной в лесной зоне технологии, повсеместно гибли, посадка культур местами (площадками) была вполне оправданной мерой, направленной на повышение устойчивости искусственных насаждений путем совмещения преимуществ как густых, так и редких посадок, и предоставляющей возможность не только «копировать природу», но и существенно снижать затраты, экономя на посадочном материале (Георгиевский, 1957; Березюк, 1959).

Какую густоту оптимизировать: начальную или текущую?

Прежде всего, необходимо определиться, о какой густоте насаждений идет речь: начальной или текущей? Этот вопрос соотносится с двумя группами задач – фитоценологической (фундаментальной) и лесоводственно-экономической (прикладной), определяемой рентабельностью получения конечного урожая. Прикладная группа задач детально рассмотрена в обзоре А.Н. Мартынова (1974). Добавим лишь, что ее решение в значительной степени предполагает оптимизацию текущей густоты согласно целевой установке ведения хозяйства, связанной с режимами формирования древостоев как естественного, так и искусственного происхождения (Кайрюкштитс, Юодвалькис, 1976; Сеннов, 1977; Рябокони, 1979).

Эти целевые установки зонально дифференцированы. Особенно проблематичны и до настоящего времени дискуссионны режимы формирования древостоев, особенно культур, в степной зоне. В частности, утверждается, что в критическом возрасте при отсутствии разреживания возникает опасность вступления перегущенных посадок в стадию необратимой регрессии в зоне хвойно-широколиственных лесов (Юодвалькис, Ионикас, 1985) и полной гибели в степной зоне (Высоцкий, 1908; Рубцов В.И., Рубцов В.В., 1975). В пользу проведения рубок ухода в культурах сосны степной зоны с целью повышения их устойчивости к засухам выступают Н.А. Воронков (1973) и Н.С. Зюзь (1990), а их противники имеют противоположное мнение (Бирюкова, Макаренко, 1983): «Рубки ухода в культурах сосны не приводят к улучшению состояния деревьев в период засух» (с. 126).

В настоящем сообщении рассматриваются оптимизационные аспекты начальной густоты не в упомянутом прикладном, а в фитоценологическом, фундаментальном плане, связанные с начальной густотой, строго контролируемой лишь по отношению к культурам, и при отсутствии хозяйственного вмешательства в процесс их самоизреживания. Такие эксперименты можно условно назвать «чистыми».

Обобщив опыт искусственного лесоразведения в стране, Н.П. Георгиевский (1957) пришел к выводу, что насаждения высокой начальной густоты дают к возрасту спелости большую общую производительность, чем изначально редкие, а наличный запас, наоборот, более низкий. Иными словами, изначально более густые культуры, обладающие вначале большей продуктивностью, со временем меняются ролями с редкими культурами, которые с возрастом становятся более продуктивными по сравнению с густыми. Уровни потенциально возможной продуктивности и возраст, в котором разнототные культуры меняются ролями в отношении формирования продуктивности, имеют в фитоценологии и лесоведении определяющее значение и могут быть установлены путем закладки «чистых» густотных экспериментов.

Критерии оптимизации начальной густоты. Эффект группы и эффект плотности.

По мнению Е.Д. Годнева (1957), В.И. Рубцова (1964), В.А. Сидорова (1970) и К.Ж. Аскарлова (1974), оптимизацию густоты необходимо рассматривать в двух разных аспектах: с точки зрения биологической устойчивости и по показателю продуктивности

насаждения. Это характерная точка зрения по отношению к насаждениям в экстремальных условиях их роста, в частности, в степной зоне.

По отношению к условиям таежной зоны С.А. Дыренков (1979) занимает компромиссную позицию: «В стратегию елениподобных видов... не входит, очевидно, максимизация биомассы сообщества в отдельные моменты его существования, а скорее максимизация его устойчивости или «разумный» баланс уровней устойчивости и продуктивности, диктуемый свойствами экотопа» (с. 49). Близкое по смыслу мнение высказывает В.В. Плотников (1979): «...Высокая биологическая продуктивность никогда не была основополагающей функцией растительного покрова, она всегда оставалась подчиненной и второстепенной по отношению к функции непрерывного самовоспроизводства видового состава и плотности популяции растений» (с. 160).

На основе анализа истории лесокультурного производства в условиях лесостепи, В.И. Рубцов (1964) выделяет два разных типа культур сосны – с равномерным и неравномерным размещением посадочных мест по площади. Первые обеспечивают получение максимального запаса и рекомендуются в условиях, благоприятных для роста леса. Вторые дают меньшие запасы древесины, но отличаются значительной дифференциацией деревьев и повышенной устойчивостью и рекомендуются в неблагоприятных климатических условиях, где продуктивность имеет меньшее значение, чем устойчивость культур (Сукачев, 1953; Годнев, 1955; Фильрозе, 1963).

Таким образом, вопрос соотношения ролей начальной густоты и пространственной структуры древесного ценоза в процессе его формирования имеет прямое отношение к проблеме соотношения биологической устойчивости и продуктивности насаждений, а последнее, по-видимому, необходимо рассматривать в аспекте соотношения понятий конкуренции и кооперации.

Известно, что конкуренция представляет собой первостепенный фактор естественного отбора. Необходимое условие конкуренции – сходство особей по потребностям, причем их суммарная потребность должна превышать наличные ресурсы. Ю.В. Чайковский (2008) на основе анализа работ Ю.П. Бялловича (1953 и В.Н. Сукачева (1959) делает вывод: «Борьба за существование оказывается фактором экологии, но не эволюции» (с. 189).

В противоположность мнению К. Мазера (1964), считавшего, что сотрудничество возможно лишь в случае, когда напряженность конкуренции находится на уровне ниже некоторого минимума, есть более общее толкование понятия «сотрудничество». К.Ф. Кесслер (1880), по-видимому, первым отметил наличие двух основных потребностей в органическом мире – в питании и размножении. Если потребность в питании ведет к борьбе за существование, то стремление к размножению ведет к взаимопомощи особей. В 1902-1907 гг. П.А. Кропоткин (2007) и В.Н. Сукачев (1953) назвали сочетание двух названных феноменов как «конкуренция» и «взаимопомощь». Я.М. Галл (1976) со ссылкой на В.М. Бехтерева (1916) развивает положение, согласно которому организация сообществ построена на единстве процессов конкуренции и кооперации. Проанализировав широкий спектр ценологических взаимоотношений в различных растительных группировках, Ю.В. Титов (1978) определяет эти два взаимосвязанных явления как «эффект плотности» и «эффект группы». Первый проявляется в снижении темпов роста и численности биогруппы, а второй обусловлен взаимодействием особей с целью повышения устойчивости сообщества.

Сказанное можно пояснить применительно к лесным сообществам. Е.Н. Науменко и Т.С. Смогуновой (1975) выполнен сравнительный анализ 20-летних культур сосны, созданных посадкой пучками по типу строчно-луночных культур и посадкой рядами на темно-серых супесчаных почвах в лесостепи (Воронежская обл.). В первом случае число посадочных мест (лунок) 7,7 тыс. экз./ га (0,75×1,75 м), во втором густота посадки была 10 тыс. экз./ га (0,5×2,0 м). Установлено, что в первом случае теку-

ший прирост растений по высоте изменяется с возрастом более плавно, чем во втором, т.е. они благодаря плотно сомкнутому пологу слабее реагируют на изменения погодных условий разных лет, но зато после 9-10 лет существенно снижают темпы роста вследствие нехватки площади питания.

В.Н. Сукачев (1928) писал, что на протяжении всей жизни «лесное сообщество представляет собою арену жесточайшей борьбы за существование, или жизненного состязания из-за пространства, света и питательных веществ в почве» (с. 10). Л. Кайрюкштис и А. Юодвалькис (1975) показали, что в сообществе молодых елей резкое снижение прироста по высоте и диаметру наступает еще до смыкания крон, но затем наблюдается неожиданное явление: средние приросты вновь увеличиваются соответственно вдвое и на одну треть. Этот феномен авторы назвали сменой внутривидовой конкуренции на взаимную толерантность, хотя в свете выше изложенного правомерно и положение Я.М. Галла (1976) о единстве процессов конкуренции и кооперации.

Комментируя названный феномен, Ю.В. Чайковский (2008) идет еще дальше: «Хотя почти все особи тут угнетены, но конкуренции в ее привычной форме тут нет, и борьба за существование выражается в сотрудничестве угнетателей и угнетенных. Это обеспечивает полную монополию данного вида на данной площадке, поэтому для дарвиновой схемы расо- и видообразования места нет. Со временем останутся лишь крупные особи, но и они не конкурируют, ибо в юности разделили между собой участки (благодаря массе угнетенных особей, затем погибших)» (с. 190). Ю.В. Чайковский отмечает далее недостаточное внимание экологов к эффекту группы: «Об этом в стандартной экологии, опирающейся на дарвинизм, можно прочесть не больше, чем у Лысенко – о генах... Редкие упоминания эффекта группы наводят на мысль, что авторы просто не понимают, о чем пишут. Например, подают это явление как оптимизацию физиологических процессов или как один из механизмов регуляции численности популяции» (с. 191).

Эффект группы (взаимопомощи, кооперации) был интерпретирован как принцип агрегации особей Олли (Allee, 1931; Одум, 1975). Согласно этому принципу у особей, объединенных в группу, по сравнению с одиночными повышается устойчивость к неблагоприятным факторам среды, поскольку в группе поверхность их соприкосновения со средой по отношению к массе меньше и поскольку группа способна изменять микросреду в благоприятном для себя направлении. Именно нарушением принципа Олли объяснена повсеместная гибель культур сосны в степях Северного Казахстана (Бирюкова, 1974; Бирюкова и др., 1989).

Краевой эффект био группы деревьев как следствие внутривидовой и межвидовой конкуренции

Степень выраженности опушечного, или краевого эффекта, т.е. более мощного развития краевых особей в площадке по сравнению с центральными, служит показателем реакции древесного вида на загущение (Титов, 1978). В уникальном эксперименте с посевами различных древесных и кустарниковых пород в питомнике, нетронутым в течение 10 лет, показано (Бяллович, 1953), что все делянки приняли характерную форму «ванн» с одинаково угнетенными особями на их «дне» и чрезвычайно развитыми экземплярами по их периферии, независимо от того, была ли рядом поляна или делянка другой породы. Аналогичное явление установлено В.И. Рубцовым (1954) в опыте с загущенными посадками сосны в площадке в условиях лесостепной зоны.

Совокупность таких выживших по периферии био групп особей К.М. Завадский (1957) называет «кольцевыми» группами и делает заключение, что даже при самом жестком отборе выживает какое-то количество «победителей» с относительно высокой энергией роста. Это соответствует одному из основных положений В.Н. Сукачева

(1953): «Внутривидовая конкуренция никогда не кончается уничтожением всех экземпляров данного вида на арене их взаимовлияний» (с. 41), и даже в условиях крайнего перегушения всегда выживают несколько «счастливых» (Сукачев, 1928).

По мнению В.Н. Сукачева (1953), положение Ч. Дарвина о том, что внутривидовая борьба за существование протекает более жесточенно, чем межвидовая, не всегда оправдывается, и известны случаи их обратного соотношения. При групповой посадке сосны возникает вопрос учета конкурентных отношений не только внутривидовых, но и межвидовых, поскольку сосна в площадках подвергается более сильному конкурентному воздействию травянистой растительности, чем при сплошной посадке. При развитии травяном покрове отпад в 8-летних культурах сосны Владимирской области составил 46, а при его отсутствии - 11% (Исаченко, 1949). Учет конкурентных воздействий особенно важен для засушливых районов в условиях дефицита влаги.

Согласно наблюдениям В.Г. Нестерова (1949б) в Бузулукском бору, сосна в первые годы жизни растет хуже в крайних рядах по отношению к средним вследствие конкуренции деревьев и степной растительности за влагу: высота культур в возрасте 26 лет повышается с 2,7 м у опушечных деревьев до 12 м в глубине участка, на расстоянии 19 м от опушки. В культурах сосны ленточных боров Казахстана (Семипалатинская и Павлодарская области) подавление роста опушечных деревьев травянистой растительностью наблюдается лишь до возраста 2-4 лет, когда отношение высот крайних и средних рядов составляет от 62 (Оловяникова, 1957) до 85-87% (Вдовенко, 1974). Но к 22-26 годам по мере развития корневых систем и крон культуры крайних рядов начинают подавлять травянистую растительность, и названное соотношение возрастает до 100-102%, а соотношение диаметров стволов – до 105-106%, т.е. начинает проявляться опушечный эффект (Вдовенко, 1974).

Подобная возрастная смена межвидовой конкуренции на внутривидовую по отношению к периферийным деревьям установлена в культурах сосны, созданных на песках Саратовской области площадками 2×1 м в количестве 20, 50, 100 и 200 растений на площадке при числе площадок 200 на 1 га. В первые 3 года лучше растут центральные деревья, поскольку они не заглушаются травянистой растительностью и не испытывают стеснения в росте. Но затем ситуация меняется на обратную: срединные деревья в результате конкуренции за ресурсы замедляют рост и изреживаются, а периферийные деревья развивают боковую корневую систему и «подпитываются» за счет не занятого площадками пространства (Смирнов, 1959).

В кулисных культурах островных боров Северного Казахстана (Аман-Карагайский бор) соотношение высот крайних и средних рядов неоднозначно, что связано с действием лимитирующего фактора – влагообеспеченности местообитания. На темно-каштановых почвах при недоступном для корней сосны уровне грунтовых вод в возрасте 11 лет это отношение составляет 62%, а к 25 годам возрастает до 84%, но отставание в росте крайних рядов от средних сохраняется на всем возрастном интервале. Напротив, на лугово-каштановых почвах при доступном для культур уровне грунтовых вод, т.е. при оптимальных для сосны почвенно-гидрологических условиях, травянистая растительность подавляется сосной, и к 22-23 годам уже имеет место «опушечный эффект» при отношении высот крайних и средних рядов 108-112% (Крепкий, Стихарева, 1986).

Значительно сильнее выражен контраст между периферийными и центральными деревьями в площадках размером 1×1 м у 11-летних культур, созданных посевом в условиях Казахского мелкосопочника: соотношение высот названных деревьев составило 285%, т.е. наблюдается почти тройное превышение высоты крайних деревьев по отношению к срединным. К моменту учета на каждой площадке сохранилось по 30-50 сосенок. В тех же условиях при посеве сосны в площадки 0,5×0,5 м с размещением 2,5×2,5 м (1600 гнезд на 1 га) к возрасту 24 года в результате самоизреживания оста-

лось 2-3 дерева в площадке, и сосны соседних площадок сомкнулись кронами (Сидоров, 1965).

На песках лесостепной подзоны (Воронежская обл.) опушечный эффект в площадках (1×1 и 2×2 м, соответственно 50 и 85 сеянцев на 1 м²) культур сосны проявляется уже к 5-летнему возрасту: отношение высот крайних (по углам площадки) и срединных деревьев составляет в первом случае 135 и во втором 155% (Рубцов, 1954). К 10-летнему возрасту при густоте посадки в площадки 100 экз. на 1 м² произошел 100-процентный отпад срединных деревьев. В тех же условиях при посадке 12 сеянцев в площадки размером 1,5×1,5 м к 60-летнему возрасту уцелели лишь периферийные сосны (Рубцов, 1954).

Таким образом, в условиях дефицита влаги и элементов питания опушечные деревья испытывают сильное конкурентное воздействие со стороны травянистой растительности и уступают в росте срединным деревьям. В благоприятных для сосны условиях всегда проявляется опушечный эффект, когда крайние деревья растут интенсивнее срединных, и лишь они выживают с возрастом, а деревья в середине биогрупп выпадают. В любом случае, независимо от реакции краевых деревьев на внутри- и межвидовую конкуренцию, в условиях сильного задернения при отсутствии ухода групповые культуры отличаются более высокой устойчивостью, а в первые годы – и лучшим ростом (Исаченко, 1949; Фильрозе, 1963). По мнению К. Олсена (1964), в борьбе за существование деревья побеждают травы в большинстве климатических условий, за исключением предельных (тундры, пустыни).

Выводы

1. Опыт искусственного лесоразведения свидетельствует о тенденции увеличения оптимальной густоты посадки с 2,5 тыс. экз./ га в наиболее благоприятных лесорастительных условиях (хвойно-широколиственные леса) до 100 тыс. экз./ га в пессимальных условиях (сухая степь), что противоречит тенденции соответствующего снижения ресурсов среды и свидетельствует о некорректной экстраполяции густоты небольших локальных площадок на всю прилегающую к ним территорию. Исследование оптимизационных аспектов лесоразведения предполагает учет не только начальной густоты, но и пространственной структуры насаждений.

2. Вопрос соотношения ролей начальной густоты и пространственной структуры древесного ценоза в процессе его формирования имеет прямое отношение к проблеме соотношения биологической устойчивости и продуктивности насаждений, а последнее необходимо рассматривать в аспекте соотношения понятий конкуренции и кооперации.

3. Потребность в питании ведет к борьбе за существование, а стремление к размножению ведет к взаимопомощи особей, и организация сообществ построена на единстве процессов конкуренции и кооперации, которые, по Ю.В. Титову, проявляются соответственно как «эффект плотности» и «эффект группы». Первый проявляется в снижении темпов роста и численности биогруппы, а второй обусловлен взаимодействием особей с целью повышения устойчивости сообщества.

4. Единство процессов конкуренции и кооперации, по Ю.В. Чайковскому, трактуется парадоксальным образом: при общем взаимном угнетении конкуренция как борьба за выживание отсутствует, а вернее, выражается в сотрудничестве «угнетателей и угнетенных» как видовой функции, обеспечивающей монополию данного вида на данной территории.

5. При групповой посадке сосны наблюдается как отрицательный, так и положительный краевой эффект: первый связан с преобладанием межвидовой конкуренции, а второй является следствием преобладания внутривидовой конкуренции. Первый проявляется в первые годы после посадки и в неблагоприятных для сосны эдафических

условиях, но с ростом деревьев и по мере улучшения эдафических условий для сосны отрицательный краевой эффект сменяется положительным.

Список использованной литературы

Аскарлов К.Ж. Рост и продуктивность культур сосны разной густоты местами в ленточных борах Прииртышья: Автореф. дис....канд. с.-х. наук, Алма-Ата: КазСХИ, 1974. 23 с.

Афанасьев А.В. Естественное изреживание насаждений // ИВУЗ. Лесной журн. 1963. № 1. С. 27-31.

Березюк И.Е. О густых посадках лесокультур // Труды КазНИИЛХ. Т. II, 1959. С. 40-49.

Бехтерев В.М. Значение гормонизма и социального отбора в эволюции организмов // Природа. 1916. № 10. С. 1129-1158.

Бирюкова З.П. Об экологической обусловленности зимостойкости сосны обыкновенной в Северном Казахстане // Леса и древесные породы Северного Казахстана: Ботанические исследования. Л.: Наука, 1974. С. 10-16.

Бирюкова З.П., Верзунов А.И., Мехедова Л.Г., Скоморохова Г.И. Водный режим и устойчивость насаждений сосны в Северном Казахстане // Лесоведение. 1989. № 1. С. 97-103.

Бирюкова З.П., Макаренко А.А. Устойчивость к засухе молодых лесных насаждений естественного и искусственного происхождения // Тез. докл. VII делегатского съезда Всесоюзного ботанического общ-ва. Л.: Наука, 1983. С.126.

Болотов А.Т. О рублении, поправлении и разведении лесов // Труды Вольного экономического общества. 1766. Часть 4. С. 68-149; 1767. Часть 5. С. 78-130.

Бузыкин А.И., Пишеничникова Л.С., Суховольский В.Г. Густота и продуктивность древесных ценозов. Новосибирск: Наука, 2002. 152 с.

Бяллович Ю.П. К вопросу внутривидовых и межвидовых взаимоотношений // Бюллетень МОИП. Отд. биологии. 1953. Т. LVIII. № 2. С. 76-92.

Вдовенко П.Н. К вопросу взаимодействия сосны и травянистой растительности в культурах ленточных боров Прииртышья // Леса и древесные породы Северного Казахстана: Ботанические исследования. Л.: Наука, 1974. С. 122-126.

Верзунов А.И. Влияние засухи 1981-1982 года на состояние насаждений мелко-сопочника Северного Казахстана // Лесные экосистемы в условиях континентального климата. Красноярск: Изд-во Красноярск. ун-та, 1987. С. 26-35.

Внучков В.Т. Горизонтальная структура древостоев сосны Казахского мелко-сопочника // Лесоведение. 1976. № 5. С. 56-62.

Воронков Н.А. Влагооборот и влагообеспеченность сосновых насаждений. М.: Лесн. пром-сть, 1973. 184 с.

Высоцкий Г.Н. Степное лесоразведение // Энциклопедия русского лесного хозяйства. Т. 2. С.-Пб, 1908. С. 1023-1080.

Галл Я.М. Борьба за существование как фактор эволюции. Л.: Наука, 1976. 155 с.

Георгиевский Н.П. Некоторые соображения о выращивании лесных культур // Лесное хоз-во. 1957. № 6. С. 40-43.

Годнев Е.Д. Результаты квадратно-гнездовых культур сосны в Александровском лесхозе Владимирской области // Лесное хоз-во. 1955. № 12. С. 45-52.

Годнев Е.Д. Густота культур сосны как фактор их устойчивости // Лесное хоз-во. 1957. № 4. С. 30-35.

Головянко З.С. Густота и состав культур на боровой почве // Лесное хоз-во. 1940. № 6. С. 22-25.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 359 с.

Грибанов Л.Н. Биоэкологические основы хозяйства в ленточных борах Прииртышья // Леса и древесные породы Сев. Казахстана: Ботанические исследования. Л.: Наука, 1974. С.10-16.

Дылис Н.В., Уткин А.И., Успенская И.М. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. 1964. Т. 69. № 4. С. 65-72.

Дыренков С.А. О продуктивности и устойчивости естественных древостоев (ценопопуляций) ели в таежной зоне // Формирование эталонных насаждений. Ч. 2. Каунас-Гирионис, 1979. С. 47-49.

Завадский К.М. Перенаселение и его роль в эволюции // Ботан. журн. 1957. Т. 42. № 3. С. 426-449.

Зюзь Н.С. Культуры сосны на песках Юго-Востока. М.: Агропромиздат, 1990. 155 с.

Зябловский Е.Ф. Начальные основания лесоводства. С.-Пб: Морская типография, 1804. 239 с.

Ипатов В.С., Тархова Т.Н. Количественный анализ ценологических эффектов в размещении деревьев по территории // Ботанический журн. 1975. Т. 60. № 9. С. 1237-1250.

Исаченко Х.М. Вопросы первоначальной густоты культур // Лесное хоз-во. 1949. № 6. С. 4-9.

Кайрюкитис Л.А., Юодвалькис А.И. Явление смены внутривидовой конкуренции на взаимную толерантность индивидов в еловых фитоценозах. Каунас, 1975. 24 с.

Кайрюкитис Л.А., Юодвалькис А.И. Критерии оптимальной густоты при моделировании максимально продуктивных лесных биогеоценозов // Биофизические и системные исследования в лесной биогеоценологии. Тез. докл. Петрозаводск, 1976. С. 89-90.

Кесслер К.Ф. О законе взаимопомощи // Тр. С.-Петербургского общ-ва естествоиспытателей. 1880. Т. XI. № 1. С. 124-136.

Колликов О.М. Особенности роста сосновых молодняков, произрастающих группами различной густоты // ИВУЗ. Лесной журн. 1960. № 6. С. 10-14.

Комаровский П.О. Основы устойчивости культур сосны на донных всхолмлениях Бузулукского бора // Лесное хоз-во. 1953. № 1. С. 25-29.

Кондратьев П.С. Новые данные наблюдений за ростом сосняков разной густоты // Изв. ТСХА. 1959. Вып. 2(27). С. 141-165.

Краевой С.Я. Выращивание защитных лесонасаждений на светло-каштановых почвах солонцового комплекса // Вестн. с.-х. науки. 1967. № 1. С.65-71.

Краснов М.А. Устойчивость сосновых посадок в возрасте смыкания на сухих песках Бузулукского бора // Лесное хоз-во. 1951. № 10. С. 27-30.

Крепкий И.С., Стихарева Т.Н. Травяная растительность в лесных культурах Аман-Карагайского бора // Вестник с.-х. науки Казахстана. 1986. № 12. С. 67-70.

Кропоткин П.А. Взаимопомощь как фактор эволюции. М.: Самообразование, 2007. 240 с.

Кузьмичев В.В. Эколого-ценологические закономерности роста разновозрастных сосновых древостоев: Автореф. дис. ...докт. биол. наук. Красноярск: ИЛиД им. В.Н. Сукачева СО АН СССР, 1980. 31 с.

Кузьмичев В.В. Закономерности динамики древостоев: принципы и модели. Новосибирск: Наука, 2013. 208 с.

Кушиниренко В.П. К вопросу о влиянии густоты посева на развитие и изменчивость культурных и сорных видов // Дневник Всесоюзного съезда ботаников в Ленинграде в январе 1928 г. Л., 1928. С. 288-289.

Мазер К. Конкуренция и сотрудничество // Механизмы биологической конкуренции (перевод с англ.). М.: Мир, 1964. С. 332-354.

Макаренко А.А. К вопросу о горизонтальном строении древостоев // Леса и древесные породы Северного Казахстана: Ботанические исследования. Л.: Наука, 1974. С. 39-45.

Мартынов А.Н. Густота культур хвойных пород и ее значение (обзор). М.: ЦБНТИ лесн. хоз-ва, 1974. 59 с.

Мионов В.В. Экология хвойных пород при искусственном лесовозобновлении. М.: Лесн. пром-сть, 1977. 232 с.

Морозов Г.Ф. Учение о лесе. М.; Л.: Госиздат, 1928. 368 с.

Нартов А.А. О посеве леса // Труды Вольного экономического общества. Санкт-Петербург, 1765. Часть 1. С. 28–35.

Науменко Е.Н., Смогунова Т.С. Особенности культур сосны, созданных посадкой семян пучками // ИВУЗ. Лесной журн. 1975. № 1. С. 15-19.

Нестеров В.Г. Итоги лесокультурного дела за столетие и обоснование проекта типов лесных культур для Бузулукского бора // Бузулукский бор. Т. 1: Общий очерк и лесные культуры. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1949а. С. 221-254.

Нестеров В.Г. Основные черты процесса усыхания сосны // Бузулукский бор. Т.1: Общий очерк и лесные культуры. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1949б. С. 65-78.

Огиевский В.В. Лесные культуры в Западной Сибири. М.: Наука, 1966. 187 с.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Оловянная И.Н. Взаимоотношения сосны и травяной растительности в культурах ленточных боров Прииртышья // Молодые лесоводы – сорокалетию Великого Октября. М.: НТО сельск. и лесн. хоз-ва, 1957. С. 59-68.

Олсен К. Конкуренция между деревьями и травами за питательные вещества в известковой почве // Механизмы биологической конкуренции (перевод с англ.). М.: Мир, 1964. С. 184-196.

Плотников В.В. Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. 275 с.

Проскуряков М.А. Горизонтальная структура горных темнохвойных лесов. Алма-Ата: Наука, 1983. 215 с.

Прохоров А.И., Крепкий И.С., Орешкин Н.Г., Верзунов А.И., Усольцев В.А., Прохоров Ю.А., Камсков И.Б., Силкина Н.А. Временные рекомендации по новой оценке лесокультурного фонда бора Аман-Карагай Кустанайской области и мероприятия по его рациональному использованию. Алма-Ата: КазНИИЛХА, 1988. 11 с.

Рубцов В.И. Опыт сгущенных посадок сосны в площадки // Ботан. журн. 1954. Т. 39. № 3. С. 394-402.

Рубцов В.И. К вопросу о первоначальной густоте лесных культур // Лесное хозяйство. 1957. № 1. С. 25-27.

Рубцов В.И. Культуры сосны в лесостепи центрально-черноземных областей. М.: Лесн. пром-сть, 1964. 316 с.

Рубцов В.И., Рубцов В.В. Биологическая продуктивность 20-летних культур сосны при разной густоте посадки // Лесоведение. 1975. № 1. С. 28-36.

Рудаков В.Е. О причине усыхания сосны в Бузулукском бору // Экология. 1971. № 3. С. 89-91.

Рутковский В.И. Бузулукский бор. Т. 4: Влияние динамики климатических и гидрологических условий на лесные культуры. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1950. 144 с.

Рябокоть А.П. Определение биологического оптимума густоты сосновых древостоев в условиях свежей субори // Лесоведение. 1979. № 3. С. 16-23.

Савич Ю.Н., Овсянкин В.Н., Полубояринов О.И. О росте, продуктивности и устойчивости сосновых культур, созданных при различной густоте посадки // Научные тр. УкрСХА. Вып. 213. Киев, 1978. С. 27-38.

Сеннов С.Н. Рубки ухода за лесом. М.: Лесн. пром-сть, 1977. 160 с.

Сидоров В.А. Опыты посева сосны на лесокультурных площадях в боровых лесхозах Казахского мелкосопочника // Тр. КазНИИЛХ. 1965. Т. V. С. 83-94.

Сидоров В.А. Густые культуры сосны местами в Северном Казахстане // Тр. КазНИИЛХ. 1970. Т. VII. С. 211-223.

Сидоров В.А., Гирлов В.А., Волынчук И.М. О причинах ослабления и гибели лесных насаждений в Северном Казахстане // Тр. КазНИИЛХА. 1978. Т. 10. С. 125-138.

Смирнов Н.Т. Состояние культур сосны в зависимости от размещения растений и густоты посадки // ИВУЗ. Лесной журн. 1959. № 4. С. 53-59.

Смирнов Н.Т. Пространственная структура сосново-березовых древостоев Северного Казахстана // Лесоведение. 1969. № 5. С. 15-26.

Сукачев В.Н. К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида // Юбилейный сборник трудов, посвященный И.П. Бородину. Л., 1927. С. 195-219.

Сукачев В.Н. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). Л.; М.: Изд-во «Книга», 1928. 232 с.

Сукачев В.Н. О влиянии интенсивности борьбы за существование между растениями на их развитие // ДАН СССР. 1941. Т. XXX. № 8. С. 752-755.

Сукачев В.Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. 1953. Вып. 1. С. 5-44.

Сукачев В.Н. Новые данные по экспериментальному изучению взаимоотношений растений // Бюллетень МОИП. Отд. биологии. 1959. Т. LXIV. № 4. С. 35-46.

Тимофеев В.П. Экспериментальное изучение естественного изреживания и продуктивности древостоев в зависимости от густоты посадки и ярусности лесных насаждений // Материалы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск: СибТИ, 1963. С. 101-130.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Генетика, эволюция, значение методологии в естествознании. Лекции, прочитанные в Свердловске в 1964 году. Екатеринбург: Токмас-Пресс, 2009. 240 с.

Титов Ю.В. Эффект группы у растений. Л.: Наука, 1978. 151 с.

Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. Т.1. М.; Л., 1965. С. 251-254.

Усольцев В.А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск: Изд-во Красноярского ун-та, 1985. 191 с. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3353>).

Усольцев В.А. Рост и структура фитомассы древостоев. Новосибирск: Наука, 1988. 253 с. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3352>).

Фильрозе Е.М. Особенности роста и развития сосны в культурах рядового и группового размещения в условиях Московской области: Автореф. дис... канд. с.-х. наук. Свердловск: УЛТИ, 1963. 26 с.

Чайковский Ю.В. Активный связный мир: Опыт теории эволюции жизни. М.: Товарищество научных знаний КМК, 2008. 726 с.

Юодвалькис А.И., Ионикас Ю.В. Начало фазы перегущенности в культурах сосны различной первоначальной густоты // Закономерности роста и производительности древостоев. Тез. докл. Каунас: ЛитСХА, 1985. С. 137-138.

Allee W.C. Animal aggregations: A study in general sociology. Chicago, Illinois: University of Chicago Press, 1931. 431 pp.

Рецензент статьи: ведущий научный сотрудник Ботанического сада УрО РАН, доктор биологических наук, профессор Е.В. Колтунов.