

УДК 581.524.44

В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова

САМОБЛАГОПРИЯТСТВОВАНИЕ В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ

V. S. IPATOV, L. A. KIRIKOVA. SELF-BENEFICIENCY IN PLANT COMMUNITIES

Предложена концепция благоприятного влияния синузий на особи, их составляющие. На примере сосновых древостоев и синузий мхов и лишайников показано улучшение жизненного состояния особей при сообитании в достаточно плотных популяциях.

При исследовании взаимоотношений растений в сообществах обычно основное внимание уделяется межвидовым (межсинузальным) взаимодействиям либо взаимодействиям в синузиях особей одного вида друг с другом. Но немаловажное значение имеет и вопрос о том, как влияет совокупность растений одного вида или одной жизненной формы, образующих синузию, на самое себя, на членов этого коллектива. Соображения, имеющие на этот счет в литературе, сводятся к тому, что растения неблагоприятно для себя трансформируют среду (Раменский, 1938; Марков, 1962; Шенников, 1964; Воронов, 1973; Работнов, 1983). Иллюстрируется это положение обычно на примере демутиаций — зарастание залежей, вырубок. Механизм изменений растительности представляется здесь следующим образом. Поселяющиеся растения, обычно доминантные, изменяя среду неблагоприятно для себя (иногда на первых стадиях и благоприятно), ухудшают тем самым условия своего существования. Это приводит к самоизживанию растений.

Нам представляется вполне допустимым иное объяснение. Среда трансформируется растениями, захватившими территорию (или внедрившимися на каком-либо этапе демутиации), в благоприятную для себя сторону, но этот вновь созданный биотоп оказывается подходящим и для иных видов. Эти последние, обладая более мощной конкурентной силой, вытесняют прежние виды, подготовившие для них среду обитания.

Как известно, в растительном покрове немало сообществ с доминированием одних и тех же видов на протяжении многих лет, что явно не укладывается в концепцию самоизживания. Длительность их существования легко объяснить только созданием и поддержанием комфортных условий. Действительно, нетрудно представить, что при естественном отборе среди видов, образующих плотные популяции (синузии), преимущество должны иметь виды, трансформирующие среду благоприятно для себя, иначе они будут сметены или станут существовать в неплотных популяциях. Концепция самоизживания противоречит факту длительного доминирования на одном и том же участке. При формировании многовидовых синузий, вероятно, идет отбор видов, создающих комфорт как для себя, так и для сообитающих с ними видов; дальнейшее существование таких синузий возможно, конечно, лишь при условии схождения конкурентной мощности компонентов.

Сторонники концепции самоизживания исходят из того, что растения обедняют почву, истощают ее в процессе жизнедеятельности либо выделяют вредные соединения, которые накапливаются, вызывая явление, названное утомлением

почвы. Последнее, видимо, является редким, частным случаем. Что же касается питания, то не следует забывать, что наряду с потреблением идет и возврат питательных веществ. Принимая во внимание избирательность потребления, можно считать, что продукты разложения отторгнутого органического вещества — это именно то, в чем нуждаются растения.

Известно, что в течение вегетационного периода могут возникать моменты, когда в результате интенсивной жизнедеятельности отдельные ресурсы среды (влаги, некоторые элементы минерального питания) исчерпываются растениями, что приводит к самоограничению растений. Но это обстоятельство не противоречит представлениям о самоблагоприятствовании, поскольку характер отношений следует оценивать в целом по результатам, не ограничиваясь отдельными внутрисезонными временными отрезками. В тех случаях, когда происходит увеличение плотности сообщества в связи с ростом растений, например при развитии древостоя, может увеличиваться суммарное потребление вещества и энергии, которое, казалось бы, должно приводить к дискомфорту. Но, во-первых, одновременно идет освоение пространства, во-вторых, конкуренция приводит к дифференциации особей и элиминации части их, что обеспечивает относительную стабильность потребления. Например, начиная с определенного возраста в древостоях прирост массы, который можно рассматривать как результат потребления, не только не возрастает, но снижается.

Явление комфортности возникает из-за трансформации среды в благоприятную сторону (смягчение термического режима, ослабление ветра, поддержание влажности и т. п.). Создание комфорта может происходить и опосредованно — через другие виды. Это имеет место в сосняках с моховым ковром. Полог сосны создает благоприятные условия для развития зеленых мхов. Моховой ковер, участвуя в создании органического слоя почвы и стабилизируя режим увлажнения в корнеобитаемом слое, способствует росту сосны.

Мы попытались обнаружить явление самоблагоприятствования на двух удобных объектах: сосновые древостои и моховые и лишайниковые синузии сосняков. Чтобы оценить влияние коллектива растений на своих членов, надо быть уверенным, что исследуемая среда создана именно этим коллективом. Удобными для этой цели нам представляются чистые сосняки на песках с атмосферным увлажнением, поскольку при отборе сравниваемых участков легко контролировать сходство экотопа. Общеизвестна средообразующая роль древостоев. Не требует дополнительных доказательств то, что по сравнению с открытым местом под пологом леса и с увеличением густоты стояния деревьев меняются не только световой режим, но и температурный, влажность воздуха, влажность почвы, почвообразовательный процесс.¹ Совершенно бесспорно, что следует считать разными биотопы вне лесного массива, на периферии его и в центре. Поэтому мы проводили сравнения деревьев в древостоях разной плотности, а также в пределах одного древостоя, но взятых в центре его и на окраине — местах с разной густотой стояния. В качестве показателей, отражающих условия биотопа, мы используем высоту деревьев, окружность ствола, радиус, объем, вес, а также производные от них и возраста (соответствующие приросты и биометр).

В методике ключевым моментом является отбор деревьев для измерений. В сомкнутых древостоях в результате конкуренции идет процесс дифференциации деревьев (во всяком случае на стадиях, предшествующих возрасту спелости древостоя) на господствующие и угнетенные, различающиеся темпами роста (Ипатов, 1968, 1969, 1970). Угнетенные деревья характеризуются уменьшающимся приростом, при этом прирост определяется главным образом конкурен-

¹ Зависимость среды от древостоя для сосняков, о которых идет речь, показана в статьях (Ипатов и др., 1979; Ипатов, Тархова, 1980; Ипатов, Кирикова, 1981; Ипатов, Трофимец, 1988).

ТАБЛИЦА 1

Средний прирост и бонитет деревьев в разных зонах древостоя

Номер участка	Зона	Средний возраст, лет	$\Delta H \pm S_{\Delta H}$	$\Delta L \pm S_{\Delta L}$	Бонитет
I	Окраина 15	20.2	8.22 ± 0.005	5.25 ± 0.42	2.7
	Переход 15	20.7	13.67 ± 0.72	6.76 ± 0.39	3.3
	Центр 15	21.6	21.90 ± 1.06	10.65 ± 0.50	4.4
II	Окраина 15	20.3	12.71 ± 0.54	5.32 ± 0.38	3.3
	Переход 8	21.0	17.20 ± 0.54	7.32 ± 0.50	3.8
	Центр 15	21.0	25.28 ± 0.75	10.24 ± 0.64	5.0
III	Окраина 10	32.8	7.71 ± 0.31	4.22 ± 0.28	2.14
	Переход 7	34.3	10.32 ± 0.48	5.48 ± 0.31	2.6
	Центр 8	33.8	15.51 ± 0.79	8.56 ± 0.33	3.3
IV	Окраина 10	31.5	5.24 ± 0.13	2.37 ± 0.12	1.8
	Переход 9	33.8	8.25 ± 0.27	2.84 ± 0.18	2.2
	Центр 8	34.5	14.22 ± 0.66	5.31 ± 0.27	3.2
V	Окраина 8	21.3	8.10 ± 0.42	5.75 ± 0.23	2.6
	Переход 5	21.4	12.47 ± 0.53	5.70 ± 0.26	3.2
	Центр 10	21.7	19.60 ± 0.37	9.31 ± 0.26	4.1
VI	Окраина 5	29.2	5.69 ± 0.16	3.00 ± 0.18	2.0
	Переход 5	30.0	9.20 ± 0.14	4.20 ± 0.15	2.4
	Центр 5	30.0	15.2 ± 0.45	6.47 ± 0.54	3.3

цей, а не условиями среды. Прирост же господствующих деревьев относительно независим от ценотической обстановки и наиболее полно отражает условия экотопа и биотопа. По этой причине для выявления комфортности экологических условий необходимо брать для учета господствующие деревья; ими, как правило, являются наиболее крупные деревья. Исследования проводили в сосновых лесах на северо-восточном побережье Ладожского озера. Это — дюнные сосняки на бедных почвах с низким уровнем грунтовых вод. Все сравниваемые далее друг с другом участки находятся в одинаковых экотопах: в одном и том же элементе рельефа, с совершенно одинаковым составом и сложением песков, все только с атмосферным увлажнением. Напочвенный покров здесь зеленомошно-лишайниковый, из кустарничков представлены брусника и вереск.

Для предварительной прикидки был выбран молодой сомкнутый сосняк естественного происхождения площадью около 1 га. Окружает его сосновая редица; взрослые деревья редки и стоят от молодого древостоя в 40—50 м, существенного влияния на молодые сосны они практически не оказывают. Было взято по 15 наиболее крупных сосенок с периферии участка (средний возраст 22 года) и из центра его (средний возраст 23.6 года). В первом случае средний прирост по радиусу составил 0.58 мм, во втором — 0.65 мм; различие достоверно. Мы рассматривали условия в центре участка как сильно преобразованные сосной, а на периферии его как слабо затронутые ею.

Более полные измерения проведены на 5 аналогичных участках сосняков, где выделяли центральные зоны, окраины и переходные между ними. В окраинных зонах напочвенный покров в основном лишайниковый, в центре на участках № 1, 2 и 5 преобладают зеленые мхи, на остальных участках лишайники и мхи представлены примерно поровну. На каждом участке отобрано по 25 наиболее крупных деревьев; у этих деревьев измерены возраст, высота и окружность ствола. В табл. 1 приведены данные о среднем приросте в высоту (ΔH), расчетная величина, представляющая собой частное от деления длины окружности на возраст (ΔL), бонитет. Здесь использована разработанная нами 10-балльная шкала бонитетов, где нумерация бонитетов по сравнению с обычной обратная, т. е. чем выше цифровое значение бонитета, тем состояние де-

ревьев лучше (Дегтева, Ипатов, 1987; Ипатов, Герасименко, 1988). Выявлена совершенно четкая закономерность: состояние деревьев улучшается при движении от периферии к центру, где степень воздействия деревьев на среду большая. Очень наглядны в этом отношении данные о бонитетах. Интересно, что бонитет на окраине любого участка, как правило, ниже, чем наименьший бонитет в центре, т. е. в центре участка деревья чувствуют себя лучше.

В том же районе и в тех же условиях на 40-летней вырубке, зарастающей сосной, выбраны 3 участка, различающиеся плотностью древостоя. На участке I — одиночные сосны, заведомо не влияющие друг на друга, судя по сплошному лишайниковому покрову под кронами, заметно не изменяющие среду обитания. На участке II сосны размещены группами, плотность их в группах составляет 10—12 тыс./га. Здесь развит моховой покров, в разрежениях с участием кустистых лишайников. На участке III плотность для этих условий исключительно высокая, деревья размещены без четко выраженных групп. Напочвенный покров представляет собой мощный ковер из зеленых мхов. Здесь также были отобраны наиболее крупные по диаметру и высоте деревья. С учетом того, что плотность древостоя на участках сильно различается, для обеспечения одинаковой представительности отобрано по 10 деревьев на участке I с площади 1 га, на участке II — 100 м², на участке III — 70 м².

Оценивая состояние деревьев на разных участках, мы использовали данные о приросте за последние 10 лет, полагая, что в первые 10—15 лет жизни древостоев эффект их воздействия на среду может еще не сказаться. Нами рассчитаны и показаны в табл. 2 средние приросты в год по радиусу (ΔR), по высоте (ΔH), по объему ствола (ΔV), по весу (ΔW); в последнем случае учитывали ствол и хвою, имеющиеся на момент анализа. Определяли также бонитет по приросту радиуса за последние 10 лет по указанным ранее шкалам. По всем параметрам состояние наиболее крупных деревьев на II и III участках оказалось лучшим по сравнению с I; различия достоверны. Сравнение показателей на II и III участках разницы не обнаружило, однако обращает на себя внимание определенная тенденция — все средние показатели на участке III ниже, что должно свидетельствовать о несколько худшем состоянии деревьев, несмотря на то что плотность древостоя здесь высокая. Но этот факт легко объясним и не противоречит концепции благоприятствования. Видимо, на III участке плотность древостоя столь велика, что при имеющемся дефиците вещества и энергии конкурентный пресс сказывается на ростовых процессах даже господствующих деревьев, т. е. имеет место эффект «перезагущения». Отметим, что при сравнении III участка с I и II важным показателем является бонитет, поскольку средний возраст

ТАБЛИЦА 2

Показатели жизненности деревьев в сосняках разной плотности

Признак	Участок, $\bar{x} \pm S_x$			t_{I-II}
	I	II	III	
ΔR	1.56±0.05	1.74±0.03	1.72±0.03	2.88
ΔH	17.4±0.7	21.7±1.3	22.5±0.9	2.89
ΔV	61.9±5.7	107.4±19.1	96.6±3.1	2.28
ΔW	260.8±20.3	379.3±34.3	335.4±11.5	2.97
Средний радиус \bar{R} , мм	21.8	24.7	23.9	
Средняя высота H , м	2.8	3.8	3.6	
Бонитет по ΔR	5.2	6.0	5.7	
Бонитет по ΔH	3.0	3.7	3.6	
Средний возраст	23.5	22.7	26.6	
Число деревьев на 1 га	100—120	10000—12000	12000—18000	

Примечание. $t_{0.05} = 2.10$.

на III участке отличается на 3 года. Известно, что ростовые процессы зависят не только от условий существования, но и от возраста, поэтому сравнение по абсолютным показателям при их небольших различиях и при существенной разнице в возрасте явится не вполне корректным.

Явление самоблагоприятствования как будто бы подтверждается и при сравнении сомкнутых сосняков, различающихся густотой стояния. Были использованы описания четырех участков, расположенных в разных элементах рельефа. Оказалось, что на плоских вершинах дюн в древостоях большей плотности бонитет выше; такая же картина наблюдается и в понижениях (табл. 3).

Каков же механизм самоблагоприятствования в случаях с сосняками? Ответ, видимо, заключается в создании древостоем благоприятного биотопа, в частности в снижении верхнего экстремума дневных температур, поддержании большей

влажности воздуха под пологом древостоя по сравнению с открытым местом или в плотных древостоях по сравнению с разреженными, в вовлечении в биологический круговорот через сбрасываемую органику питательных веществ. Созданный биотоп оказывается благоприятным и для развития зеленых мхов; при формировании плотного зеленомошного ковра влажность верхних слоев почвы оказывается несколько более стабильной и высокой. Возможно, проис-

исходит и сдвиг кислотности почвы в сторону, благоприятную для сосны.

Явление самоблагоприятствования наблюдается в сероольшаниках.² В массивах сероольшаников, граничащих с лугами, можно выделить 3 зоны: опушечную, молодой ольшаник, старый ольшаник. В нашем распоряжении имеются данные по 8 таким сероольшаникам в пойме и 30 на суходоле. Все 3 зоны каждого из ольшаников находятся в одном элементе рельефа, с одинаковой почвообразующей породой и уровнем грунтовых вод. Возраст ольхи в указанных зонах составляет соответственно до 15, 15—30 и 30—80 лет. Этот возрастной ряд отражает и длительность воздействия сероольшаника на среду. Естественно, имеются и различия между зонами в размере деревьев (высота 0.5—4, 4—8, 8—17 м), в сквозистости полога (40—60, 5—20, 5—15 %), в проективном покрытии травяного покрова (80—95, 50—80, 60—100 %). Содержание азота увеличивается от опушечной зоны к старому сероольшанику в 1.5 раза, повышается кислотность. Исходя из развиваемой в статье концепции можно ожидать, что условия для серой ольхи от опушки к «ядру» ольшаника улучшаются. Это подтверждается увеличением бонитета в указанных рядах. В пойме он изменяется следующим образом (по 10-балльной шкале): 3.4, 4.6, 5.7; на суходоле 4.5, 5.3, 7.5.

Ранее говорилось, что явление комфорта с очевидностью должно проявляться в плотном растительном ковре. Предельной плотностью обладают моховой и лишайниковый ковры. Исключительную плотность моховых синузий можно иллюстрировать простым экспериментом. В моховых синузиях, образованных тремя видами примерно в равных количествах (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Dicranum polysetum* Sw.), поочередно удалялись (выдергивались) растения двух видов — сначала *Hylocomium splendens*, потом *Dicranum polysetum*. Проективное покрытие после этой операции сохранялось неизменным и равным 100 %.

² Эти данные получены аспиранткой кафедры геоботаники ЛГУ С. В. Дегтевой.

Для выявления самоблагоприятствования мы выбирали в сухих сосняках четко выраженные латки (синузии), образованные в одних случаях *Pleurozium schreberi*, в других — лишайником *Cladina arbuscula*. По периферии этих латок поверхность почвы покрыта только опадом. В каждой латке отбиралось по 50 экземпляров в центре и на периферии. У *Pleurozium schreberi* измеряли длину стебелька, включающую 10 боковых веточек, и длину 5 боковых веточек, начиная с верхней. Результаты по всем измерениям оказались следующими: сред-

ТАБЛИЦА 4

Длина стебельков и веточек мха *Pleurozium schreberi* (мм) на периферии и в центре синузии ($n=50$)

Объект	Периферия, $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	Центр, $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	Разница	t
Стебель	19.6 ± 1.0	17.0 ± 0.73	2.6	2.1
Веточка				
1	6.1 ± 0.34	6.8 ± 0.25	-0.7	1.66
2	6.2 ± 0.34	7.5 ± 0.36	-1.3	2.63
3	6.5 ± 0.46	8.1 ± 0.27	-1.6	2.99
4	7.9 ± 0.43	9.3 ± 0.38	-1.4	2.44
5	7.9 ± 0.51	8.5 ± 0.41	-0.6	0.92

няя разница длины боковых веточек $\bar{d}=1.07$ мм, $S_{\bar{d}}=0.17$, $t=6.3$; средняя разница длины стебля между периферией и центром латки составила $\bar{d}=3.2$ мм, $S_{\bar{d}}=0.91$, $t=3.53$. Конкретные данные по одной из синузий представлены в табл. 4, для остальных результаты аналогичны. Как видно из приведенного материала, боковые веточки оказались длиннее в центре, а стебельки — на периферии. По-видимому, рост стебля в длину определяется световой обстанов-

ТАБЛИЦА 5

Линейный прирост таллома (мм) *Cladina arbuscula* за 5 лет на периферии и в центре синузии ($n=50$)

Синузия	Периферия, $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	Центр, $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	Разница	t
1	13.3 ± 0.05	19.0 ± 0.04	-5.7	89.0
2	12.9 ± 0.06	16.5 ± 0.05	-3.6	46.0
3	16.3 ± 0.04	19.5 ± 0.04	-3.2	56.6
4	14.1 ± 0.04	16.8 ± 0.04	-4.7	83.1
5	15.7 ± 0.04	16.8 ± 0.05	-1.1	17.2
6	15.8 ± 0.05	18.8 ± 0.04	-3.0	46.9
7	13.0 ± 0.03	13.4 ± 0.02	-0.4	11.1

кой (в куртине света меньше) и положением стебля в гравитационном поле, а рост боковых веточек главным образом гидротермическими условиями.

В синузиях *Cladina arbuscula* измеряли длину талломов, образованных 5 «коленами», что соответствует, видимо, линейному приросту за последние 5 лет. Результаты представлены в табл. 5. И здесь размеры оказались большими в центре, а не на периферии.

Если принять, что длина боковых веточек у *Pleurozium schreberi* и прирост талломов *Cladina arbuscula* отражают жизненность, то, очевидно, жизненность организмов в центре латок выше, чем на краю. Уровень жизнедеятельности и мхов, и кустистых лишайников прямо зависит от их влажности и, естественно, от влажности воздуха, поскольку они весьма гигроскопичны. Вместе с тем влаж-

ность воздуха в ковре мхов и лишайников поддерживается на более высоком уровне, чем на периферии латок, на границе растительного покрова и свободного от растений участка. Этим и подтверждается эффект самоблагоприятствования.

Как явление самоблагоприятствования могут быть интерпретированы данные, полученные Л. Я. Смоляницким (1977) при изучении формирования дернины сфагновых мхов. Указывая на социальный характер этих закономерностей, автор обращает внимание на преимущества, которые растения получают при совместном существовании, показывает способность сфагнового ковра регулировать плотность в зависимости от внешних факторов. Так, при ухудшении водоснабжения сфагнум формирует более плотную дернину за счет образования многочисленных боковых веточек. Таким образом растения восстанавливают благоприятный для себя режим увлажнения.

Убеждаясь, что самоблагоприятствование имеет место в растительных сообществах, мы далеки от мысли считать его абсолютно универсальным в том смысле, что всегда (без исключения) доминирующие виды создают для себя комфортные условия. Прежде всего необходима достаточно сильная трансформация среды, чтобы изменения ее проявились на общем фоне воздействия. С другой стороны, самоблагоприятствование может проявляться при длительном воздействии как кумулятивный эффект. В тех случаях, когда условия существования связаны с периодическим обновлением среды (например, при смывании органического вещества паводковыми водами, движении грунта и т. п.), при исключении этого фактора, т. е. при накоплении органики, возможно и отрицательное воздействие, самоизживание. Это наблюдается в тугайных сообществах, где в условиях заповедного режима накапливается большое количество фито- и мортмассы, что отрицательно сказывается на развитии этих сообществ (Гладышев, 1985).

И в заключение обратим внимание на прикладной аспект. Самоблагоприятствование в сочетании с конкуренцией служит теоретической базой создания густых культур, в частности, при восстановлении лесов. Густая посадка, посев приводят к созданию комфорта уже на ранних стадиях развития и поддерживают его в последующем. Конкуренция, вызывая дифференциацию растений и элиминацию угнетенных, обеспечивает оптимальную густоту. Необходимо иметь в виду, что угнетенные деревья практически не снижают прирост господствующих. По нашему мнению, такие культуры практически не требуют ухода либо он минимален. При этом необходимо соблюдать 2 условия. Посадочный материал должен быть разнороден (по размерам, интенсивности роста и пр.) для того, чтобы обеспечивалась интенсивная и своевременная дифференциация. Необходимо также избегать сверхзагущения; пределы густоты может подсказать сама природа.

ЛИТЕРАТУРА

- Воронов А. Г. Геоботаника. М.: Высш. шк., 1973. 383 с. — Гладышев А. И. Тугайная растительность Амударьи: Автореф. дис. . . д-ра биол. наук. Л., 1985. 39 с. — Дегтева С. В., Ипатов В. С. Сероольшаники северо-запада РСФСР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1987. 249 с. — Ипатов В. С. Дифференциация древостоя. I // Вестн. ЛГУ. Биология. 1968. Вып. 4. С. 59—68. — Ипатов В. С. Дифференциация древостоя. II // Вестн. ЛГУ. Биология. 1969. Вып. 3. С. 43—53. — Ипатов В. С. Дифференциация древостоя. III // Вестн. ЛГУ. Биология. 1970. Вып. 1. С. 66—77. — Ипатов В. С., Герасименко Г. Г. Оценка жизнестойкости деревьев и древостоев с помощью бонитировочных шкал // Вестн. ЛГУ. Биология. 1988. Вып. 1. С. 32—38. — Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Влияние сквозистости на характер напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. 1981. № 3. С. 39—45. — Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Вибиков В. П. Сквозистость древостоев (измерение и возможность использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса) // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 11. С. 1615—1624. — Ипатов В. С., Тархова Т. Н. О микроклимате местообитаний моховых и лишайниковых синузий сосняка зеленомошно-лишайникового // Экология. 1980. № 5. С. 14—20. — Ипатов В. С., Трофимец В. И. Водный режим лишайниковых и зеленомошных синузий в сосняках на песках с атмосферным увлажнением // Экология. 1988. № 1. С. 19—23. — Марков М. В. Общая геоботаника. М.: Высш. шк., 1962. 449 с. —

Работнов Т. А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 292 с. — Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с. — Смоляницкий Л. Я. Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 9. С. 1262—1272. — Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с.

Ленинградский государственный университет.

Получено 29 XII 1987.

SUMMARY

The idea of self-beneficiency of plants growing together is proposed by the authors as opposed to the conception of self-thinning. The latter contradicts the evolutionary process. Dense stands present better vital conditions than sparse ones and marginal zones as shown for pine stands, patches of brier mosses and lichens. So increases in height, radius and silt-quality are chosen as indices of vitality.