

В.Ф. ЦВЕТКОВ

ЛЕСНОЙ БИОГЕОЦЕНОЗ

**Архангельск
2004**

В.Ф. Цветков . Лесной биогеоценоз (2-е издание, исправленное, дополненное)

Основу современных лесоведения, лесной экологии, лесоводства и многих других биологических наук составляет учение о лесном биогеоценозе, разработанное академиком В.Н. Сукачевым, его соратниками, учениками и последователями. Второе исправленное, расширенное и дополненное издание книги также предназначается всем, кто тесно связал свои интересы с изучением природы и проблем рационального использования леса (студентам, аспирантам лесоводственного и общобиологического направления, преподавателям, ученым, лесным экологам, работникам природоохранных организаций и специалистам по природопользованию.

В книге на хорошо иллюстрированных примерах из общей биогеоценологии, лесной экологии, лесоведения и лесоводства, позаимствованных из трудов выдающихся отечественных и зарубежных ученых, лесных специалистов рассматриваются биологическая сущность, многообразие и многомерность организации, функционирования, а также продукционный потенциал лесных биогеоценозов.

С использованием разнообразного эмпирического материала в книге анализируются многоаспектная структурная организация лесных сообществ разных природных зон, рассматриваются флористическое богатство, фитоценотическое разнообразие растительности лесных насаждений. На популяционном и биогеоценотическом уровнях сложные взаимоотношения биологических видов живых организмов в сообществах, оцениваются средообразующие функции леса. Показаны закономерности образования, усложнения организации и развития лесных фитоценозов на восстановительных фазах преимущественно антропогенных сукцессий. Рассмотрены основные потоки вещества и кинетика превращения вещества и энергии, как в системе компонентов БЦ, так и в связях его с окружающей средой. Проанализированы закономерности динамики лесных сообществ. Показана их энергетика.

ВВЕДЕНИЕ

Развитие отечественного лесоведения во второй половине XX столетия ознаменовалось появлением и развитием биогеоценотических представлений о лесе. Основателем и генератором нового направления был В.Н.Сукачев – ботаник, географ, эколог, лесовод, болотовед. Его имя стоит в одном ряду с такими выдающимися отечественными естествоиспытателями, как В.И. Вернадский, К.А. Тимирязев. Идеи В.Н. Сукачева возросли на наследии великих предшественников: В.В. Докучаева, Г.Ф. Морозова, Г.Н. Высоцкого.

Развивая идеи географизма природы, ее разнообразия и целостности, идеи дискретности и непрерывности растительного покрова, В.Н Сукачев разработал учение о биогеоценозе (БГЦ). Это учение легло краеугольным камнем в основание географической ботаники, фитоценологии лесоведения, болотоведения, ландшафтоведения, современной лесной биогеоценологии и большого перечня биологических наук, в т.ч. сформировавшихся на базе экологии растительных сообществ и географической экологии.

Биогеоценоз по В.Н.Сукачеву (1964) – «... это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействий этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществ и энергией: между собой и с другими явлениями природы и представляющая собой внутреннее противоречивое единство, находящееся в постоянном движении и развитии» (с.23). Идеи биогеоценоза нашли очень благодатную почву в российском лесоведении.

Лесная биогеоценология, развиваемая многочисленными соратниками, учениками и последователями В.Н. Сукачева (Н.В. Дылис, Н.В. Тимофеев-Ресовский, Б.А. Быков, М.И. Сахаров, А.И. Толмачев, А.П. Шенников, А.А. Корчагин, А.А. Ниценко, Ю.П. Бяллович, В.И. Василевич,

В.Д. Александрова, М.С. Гиляров, В.Г. Карпов, Т.А. Работнов, Л.В. Родин, Н.И. Базилевич, Б.М. Миркин, А.А. Молчанов, Н.И. Пьявченко, А.И. Уткин, В.С. Ипатов и др.) сегодня закладывается в основу целостного и разностороннего видения сложной природы леса.

Биогеоценотическая концепция наиболее точно и полно выражает основную естественно-научную идею В.В. Докучаева о необходимости создания особой науки, призванной изучать «..генетическую, вечную и всегда закономерную связь, какая существует между мертвой и живой природой, между растительным, животным и минеральными царствами» (Докучаев, 1898).

Биогеоценотический подход открывает практически неограниченные возможности для системного видения вещественных и энергетических взаимосвязей в комплексах живых организмов, взаимоотношений организмов между собой, а также между живой составляющей природных комплексов и неживой природой. Через биогеоценотическое осмысление природы лесных насаждений лесоведы выходят на подлинно научные - системные классификации участков лесных земель. Любая систематизация, в т.ч. и типологическая классификация лесных участков, начинается с выявления отправной (начальной) единицы учета, с определения элементарного таксона в многообразии объектов лесных земель.

Сегодня наиболее совершенными лесными классификациями оказываются биогеоценотические, основывающиеся на учете множественностей взаимосвязей между компонентами сообществ растительности, на признании единства организмов и окружающей среды, основывающиеся на принципах системности.

Согласно законам системной организации мира, свойства БГЦ существенно превышают сумму свойств входящих в него компонентов. Биогеоценотическое видение леса – наиболее рациональный путь к познанию и оценкам таких явлений в его жизни, как эндогенные и экзогенные сукцессии, как смена пород и изменение возрастной структуры, путь к повышению продуктивности лесных сообществ, к решению вопросов оптимизации структуры насаждений.

1. ЛЕСНОЙ БИОГЕОЦЕНОЗ. ПОНЯТИЕ, СУЩНОСТЬ

Человеку в своей повседневности постоянно приходится иметь дело с конкретными участками окружающих его природных комплексов: участками поля, луга, болота, водоема. Таким объектом может быть также участок леса. В каждом таком случае растительные сообщества лесной или другой растительности оказываются приуроченными к определенным условиям местообитания. Свойства последних предопределены условиями природной среды (элемент рельефа, микроклимат, почва). Каждое такое природное образование выделяется из совокупности себе подобных свойствами главных компонентов – характером растительного покрова и в частности – свойствами группировок преобладающих (доминирующих) растений.

В условиях суши преобладающими по площади являются природные комплексы с покровом из лесной растительности – леса. Известно, что лесные ландшафты отчетливо доминируют в северном полушарии, на территориях Северной Америки и Евразии. На территории России на них приходится около трети пространств суши.

Лесной покров любого региона, области или района при внимательном рассмотрении разделяется на множество сравнительно небольших (0,25-10,0 га) конкретных достаточно однородных участков, каким-либо способом обособляющихся от соседних. Такие участки с доминированием лесной растительности называют лесными биогеоценозами (БГЦ). Это сообщества лесной растительности, соответствующего животного населения, микроорганизмов в определенных условиях местообитания. По существу лесной БГЦ представляет собой первичную (элементарную) ячейку лесного покрова Земли.

Пространственные границы лесного БГЦ могут быть определены по любому слагающему его компоненту, но лучше всего его контур отражает однородность яруса древесной растительности, эдификатора сообщества (Дылис, 1969). С этой точки зрения *лесной биогеоценоз всегда можно представить как пространственно ограниченную отдельность растительного покрова, в которой доминирует древесная растительность.*

Биогеоценозом может быть участок однородный по рельефу, подстилающей почвообразующей породе, по свойствам почвы, по глубине и режимам грунтовых вод. Участок должен быть однородным по своей исто-

рии. Это должно быть достаточно долговременное сложившееся образование. Растительность на участке должна ясно отличаться от растительности смежных площадей и эти отличия должны быть закономерно повторяющимися и экологически объяснимыми.

В соответствии с принципами биогеоценологии, лесные биогеоценозы – это сообщества, образуемые лесной растительностью. Поскольку лес это прежде всего деревья – древесные породы, лесными сообществами называют обычно образования, сформировавшиеся из древесных растений, из деревьев. Но это не совсем верно с чисто теоретической точки зрения. Лесная растительность включает в себя, как известно, кроме древесной еще кустарниковую, кустарничковую, травянистую и другие типы, разновидности и формации растительного мира. Образующиеся из этих множеств сообщества также претендуют на звание лесных биогеоценозов. Это могут быть биогеоценозы кустарниковые, кустарничковые, травяные, моховые и другие подобные им. Лесоводам приходится иметь дело, как с теми, так и с другими. Поскольку более важными в лесоводстве являются ценозы с доминированием древесной растительности, целесообразно различать *собственно лесные биогеоценозы и биогеоценозы лесной растительности* вообще (*лесные БГЦ и БГЦ лесной растительности*).

Лесным биогеоценозом условимся называть первичное обособляющееся своими свойствами и характеристиками, однородное в пространстве сообщество лесной растительности, вместе с характерными животным миром, микробным населением, приуроченные к определенной природной среде. Лесной биогеоценоз, как всякий другой состоит из двух главных частей: **биоценоза и экотопа**. Биоценоз, как живая (биогенная) часть БГЦ, состоит в свою очередь из трех блоков: *фитоценоза* (вся совокупность организмов растительного царства), *зооценоза* – всех представителей царства животных организмов, а также *микробоценоза* (совокупность микробов, бактерий, простейших). *Экотоп* включает влагу, почву с подпочвой и соответствующими гидрологическими условиями, а также атмосферу, за которой стоит определенный комплекс климатических факторов (рис. 1). Из всех компонентов экотопа ближе всего к биогенной составляющей лесного сообщества части стоит почва, поскольку ее происхождение напрямую связано с живым веществом.

Ю.П. Бяллович (1969), подчеркивая сложную природу лесного биогеоценоза, предлагает в каждом случае различать две стороны его сущно-

сти. Одну сторону этой сущности образуют так называемые **стационали (S)** – условные черты, обозначающие все покоящееся относительно границ БГЦ в целом или относительно границ отдельных его биогоризонтов, а также парцеллы – морфометрические части фитоценоза, отличающиеся друг от друга слагающими их элементами по всей глубине профиля БГЦ. В обиходе эта сторона БГЦ дает некие физические, габитуальные (статичные в момент обследования) параметры лесного сообщества.

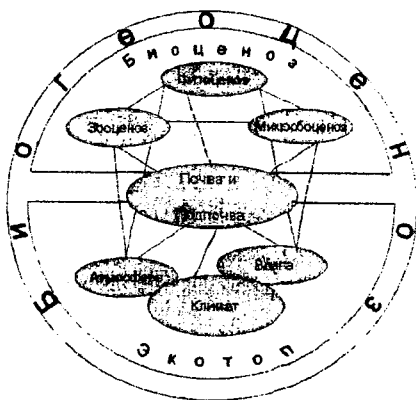


Рис. 1. Биогеоценоз как биологическая система (схема)

Вторую сторону сущности БГЦ ученый рассматривает как сочетание **радиалей (R)** и **латералей (L)** – понятий, за которыми в совокупности скрывается мобильная составляющая БГЦ. **Радиали** здесь означают все движущееся из одного биогоризонта в другой, а также входящее в БГЦ или выходящее из него в радиальном направлении, т.е. по вертикали, а **латерали** – символизируют все движущееся в биогоризонте из одной парцеллы в другую, а также все входящее в БГЦ или выходящее из него по горизонтали (в боковых направлениях, рис. 2).

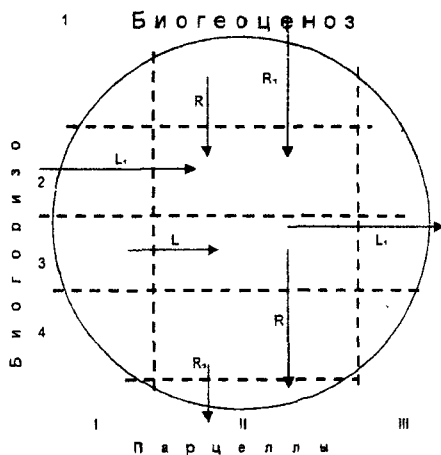


Рис. 2. Пространственно-функциональные внутрибиогеоценозотические (R, L) и межбиогеоценозотические (R_1, L_1) связи в системе лесного биогеоценоза (Биогеопоток: L – латеральные; R – радиальные)

И функционирование лесного биогеоценоза предстает как сложная система биопотоков, как «множество синхронных и имеющих общий путь и на нем взаимодействующих радиалей и латералей». Если стационали создают биогеоценозу дискретность, то радиали, латерали и соответствующие биопотоки образуют своеобразный континуум круговорота вещества энергии в зоне функционирования биогоризонтов и парцелл ценоза.

Решающее значение для структуры и свойств БГЦ имеет комплекс внутрисистемных (внутрибиогеоценологических) взаимоотношений: мощность биогеопотоков между биогоризонтами, парцеллами, между компонентами и отдельными элементами. Именно характер этих потоков будет определять продукционный потенциал биогеоценоза. Участие же этого общего (интегрального) по БГЦ потенциала в общем продуцировании экосистемы (конкретной системы БГЦ, по Бяловичу, 1973) будет определяться масштабами и интенсивностью внешних связей сообщества с соседними (смежными) биогеоценозами и экосистемами других, более высоких рангов.

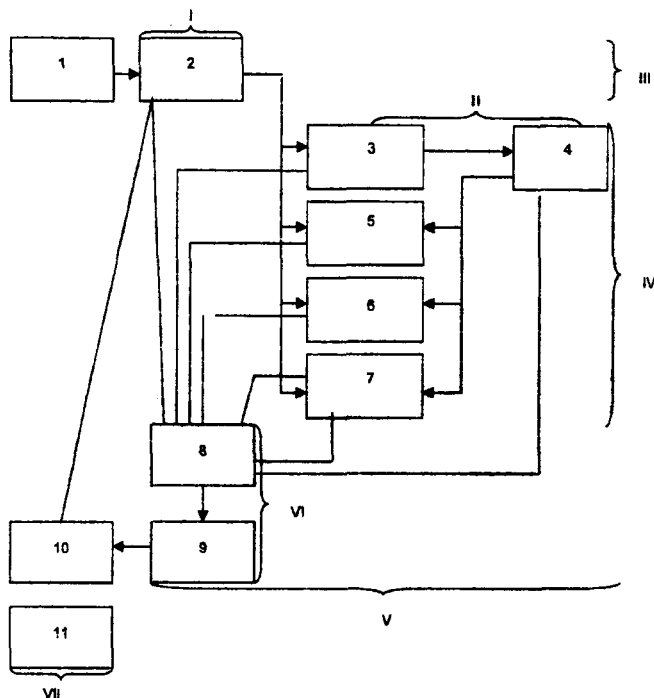
В лесоводственной практике лесной БГЦ целесообразно рассматривать как конкретный участок с качественно однородной в своих пределах, однотипной лесной растительностью, практически не делимый в пространстве и характеризующийся определенными взаимоотношениями между совокупностями слагающих его видов, с одной стороны и между сообществом живых организмов в целом и окружающей средой – с другой.

Лесной БГЦ можно представить также как своеобразную форму совместного обитания организмов многих жизненных форм и жизненных стратегий на некотором участке лесных земель. Весьма важно подчеркнуть, что эта форма организации живого складывается на протяжении достаточно длительного времени и потому характеризуется достаточно устойчивой структурной организацией входящих в сообщество организмов. Такие формы принято называть биологическими системами. Главными свойствами последних является способность продуцировать живое вещество, обладать саморегуляцией и самовоспроизводимостью. Для приобретения этих свойств биосистеме требуется время.

Существенно, что каждый элемент БГЦ формально может входить одновременно в несколько систем (в несколько компонентов), т.е. рассматриваться с разных точек зрения (рис.3). В каждом таком случае система будут характеризоваться новыми наборами свойств. Ни один из элементов

лесного сообщества с характерными свойствами не может существовать вне общей системы..

Как в любой биологической системе, характерные свойства лесного БГЦ определяются во многом теснотой и широтой связей между представляющими его компонентами и элементами.



СИСТЕМЫ
V – Организмы; I – Существенные; II – Несущественные; III – Продуценты;
IV – Консументы; VI – Редуценты; VII – Экотоп.

КОМПОНЕНТЫ
1 – Свет; 2 – Зеленые растения; 3 – Растениеядные; 4 – Хищники; 5 – Паразиты;
6 – Падальщики; 7 – Сапрофиты; 8 – Разлагающие; 9 – Трансформирующие; 10. Минеральные вещества; 11 – Влага.

Рис. 3. Системность в составе компонентов и в структуре лесного биогеоценоза (по Кларку, 1975; с дополнениями).

Лесные БГЦ (лесные насаждения) оказываются очень разнообразными по организационной структуре и прежде всего – по составу совокупностей растений-эдификаторов. Функциональная выраженность главных ком-

понентов биогеоценозов обуславливает различия в определяющих их лесоводственных свойствах. Лесные насаждения различаются продуктивностью, степенью проявления средообразующих функций, хозяйственной значимостью и устойчивостью по отношению к воздействиям внешних факторов. Как уже отмечалось, в зависимости от породного состава эдификаторного древесного яруса, лесные биогеоценозы могут быть сосновыми, березовыми, березово-еловыми (еловыми с примесью березы), елово-сосново-березовыми (березовыми с примесью ели и сосны) или елово-березовыми. Эдификаторную роль в таких БГЦ выполняют соответственно сосна, береза, ель вместе с березой, береза с участием сосны и ели, береза с участием ели.

Лесные сообщества могут быть образованы молодыми поколениями древесных пород, группировками деревьев, состоящими в высоком возрасте, группировками, образующими один или несколько ярусов эдификатора. Эдификаторный ярус может быть сформирован одновозрастными или разновозрастными популяциями деревьев. Нередко древесная растительность бывает представлена двумя-тремя генерациями одной или двух пород. Таким образом, лесные биогеоценозы по характеру эдификатора могут быть молодыми и старыми, простыми и сложными, высоко- и низкосомкнутыми и т.п. В каждом случае это будут биогеоценозы с достаточно определенными показателями структуры, состава, и характеристиками параметров лесоводственных свойств.

Биогеоценозы могут существенно различаться структурой подчиненных ярусов растительности, наличием и численностью генераций молодых поколений. Отдельную разновидность, как уже отмечалось, составляют БГЦ, сложенные травянистой, кустарничковой, моховой растительностью. И.С.Мелехов (1959) выделяет большую множественность лесных биогеоценозов не древесного типа (типов вырубков), образующихся после сплошно-лесосечных рубок. Лесные БГЦ существенно разнообразятся видовыми списками, плотностью популяций и образом поведения животного населения.

Главное значение в определении свойств лесных БГЦ имеют географическое их положение. С климатическими условиями, которые интегрировано отражают географию местообитания, связан, прежде всего породный состав растений доминантов, главных лесообразователей. В южноамериканской сельве БГЦ образованы большим множеством вечнозеленых влаголюбивых (араукариевых) видов древесных пород. В Центральной

Азии во множестве представлены леса из умеренно требовательных к влаге и мало требовательными к ее богатству пород: гималайский кедр, рододендроны, теплолюбивая фисташка. На Атлантическом побережье США распространены сообщества средне влаголюбивых, но требовательных к теплу пород: секвойи гигантской, мамонтового дерева, сосны лучистой, сосны сахарной. Тасжые леса Сибири образованы многими видами не требовательных к теплу хвойных пород: лиственницами, (сибирской, даурской), пихтой сибирской, сосной обыкновенной. Естественно природа лесных биогеоценозов в разных географических районах будет существенно разной. Чем богаче условия местообитания, тем разнообразней видовой состав компонентов БГЦ. Чем больше для большинства видов условия отклоняются от оптимума, тем беднее сообщество, но зато тем характернее для последнего (для сообщества) слагающие его биологические виды и тем многочисленней семьи организмов этих видов (Гиляров, 1980). Схема покомпонентной организации и главных связей между ними в лесном БГЦ

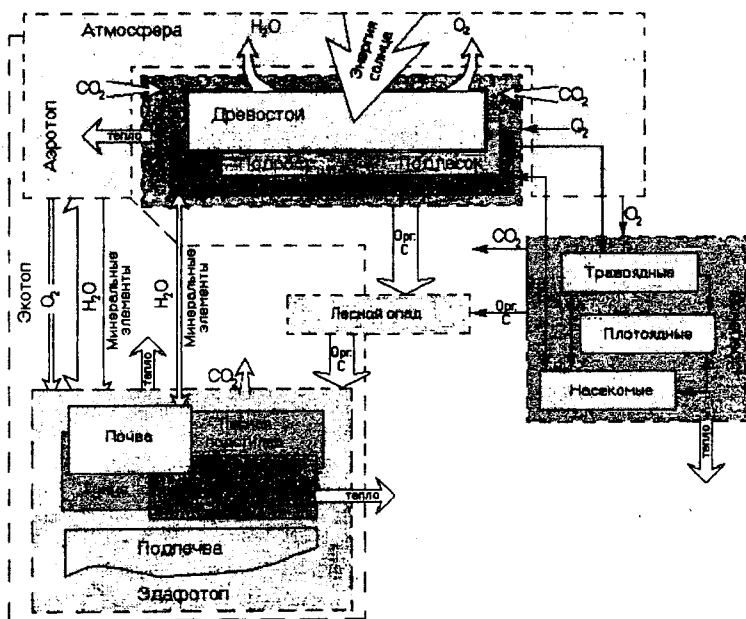


Рис. 4. Главные компоненты и элементы лесного БГЦ, потоки вещества и энергии в биологической системе

Как следует из рис. 4, главные компоненты БГЦ слагаются в свою очередь из ряда элементов. Экотоп образуют с одной стороны почва с характерной подпочвой, с лесной подстилкой, а также с тем или иным количеством перегноя (гумуса); с другой – атмосфера с определенной величиной солнечной радиации, с тем или иным количеством свободной влаги, с характерным содержанием в воздухе углекислоты, различных примесей, аэрозолей и т.п. Несколькими элементами представлен животный мир и мир микроорганизмов, включая почвенное население. Все элементы связаны между собой потоками вещества и энергии. На всех практически ступенях пищевых цепей идет выделение в окружающее пространство тепла. Часть этого тепла обеспечивает нормальное функционирование биоты (поддерживает нормальное течение метаболических процессов), а другую составляет безвозвратно потерянная энергия – энтропия.

В экосистемах с доминированием сосудистых растений, какими являются лесные БГЦ, наибольшее количество питательных веществ участвует во внутренних циклах, представляющих потоки от почвенных запасов элементов растений обратно в почву (Бязров, 2002). Внутрисистемный приход включает как жидкие, так и сухие выпадения из атмосферы, а также выветривание из подстилающей горной породы. Внутрисистемный выход происходит первично с гидрологическим движением ионов и частиц вещества через почву. При этом происходит потеря, которая особенно важна при реализации циклов круговорота некоторых химических элементов (серы, азота).

Заметим, что в разных условиях произрастания одинаковые компоненты и элементы ценозов могут характеризоваться своими особенностями выполняемых функций, своими особыми продукционными показателями. Поэтому в природе не бывает совершенно одинаковых БГЦ, даже если таковые имеют очень близкий состав компонентов. Это общий закон мироздания.

Несмотря на то, что совершенно схожих (абсолютно однородных) лесных биогеосфер (сообществ) в природе просто не может быть, очевидна необходимость объединения «схожих» по большинству параметров БГЦ в однородные группы. Есть надобность типизации лесных насаждений, определения так называемых «типов лесных БГЦ», представляющих некие *обобщенные образы* совокупностей лесных сообществ, их *«обобщенные конкретности»*.

Экологи (Основы геоэкологии, 1994) в обоснование сложностей системной организации лесного биогеоценоза в функционировании ценозов предлагают различать несколько типов или уровней взаимодействий и взаимосвязей. Более очевидны для простого анализа явления **координации, корреляции и субординации**. Предлагается видеть, что через посредство явления *координации* в биологических системах уравниваются и стабилизируются взаимоотношения между частями системы и системой в целом. В частности через посредство «согласования интересов» разных звеньев биологических систем поддерживается стационарность системы в целом. Так, посредством сложных координирующих взаимодействий стабилизируется нарушаемое (при воздействии человека) соответствие структуры древесного яруса, состава подлеска, характера живого напочвенного покрова конкретным эдафическим условиям местообитания.

Само же восстановление нарушаемой стационарности биосистемы, его «кинетика» осуществляется в соответствии с законами *корреляции*. В соответствии с экологическими принципами Ле-Шателье – Брауна (Реймерс, 1994), возвращение экосистемы к состоянию стационарности происходит в постоянно идущих явлениях согласования всех видов и направлений связей между соответствующими элементами БГЦ и сбалансирования всех, идущих в системе процессов.

Явление своеобразной *субординации* явлений находит выражение в закономерных последовательностях (временных, биогеохимических) процессов и взаимодействий, идущих в ценозах. Без устойчивого согласования очередности реакций и функций элементов на первых начальных уровнях взаимосвязей ценоза не происходит сбалансирования на последующих уровнях их организации. Явление опыления в генеративных процессах хвойных, например, не могут идти ранее процесса вызревания пыльников; закладка терминальной почки на растущем побеге сосны не может произойти до прохождения основной части цикла его линейного роста и т. Охарактеризованные весьма упрощенно типы взаимосвязей между компонентами, элементами и процессами являются свидетельством сложной диалектической природы лесного БГЦ.

Сущность сложной системно-биологической природы лесного биогеоценоза согласно А.А. Крауклису (1979) может быть показана также через характеристику и взаимосвязь трех его «главных начал»: **инертного,**

мобильного и биогенного. *Инертное начало* лесного БГЦ – это его экотоп, главным образом минеральный субстрат, а также рельеф и комплекс климатических факторов. Эти составляющие «инвариантного» характера (Сочава, 1976) выступают в роли своеобразного «каркаса» сообщества, его остова. Они придают участку леса некую свойственную данному природному образованию фиксированность местоположения: *биогеоценоз получает своеобразную «местную прописку»*.

Мобильность в БГЦ многомерна. Прежде всего динамизм в лесную биосистему вносит энергия Солнца и процессы, возбуждаемые изменениями магнитных силовых полей Земли, а также космическими факторами, разного рода «возмущениями». Мобильную составляющую дополняют также постоянно идущие в экосистемах потоки вещества и энергии между отдельными элементами, между биогоризонтами и парцеллами, в многочисленных цепях питания. Чего стоит только процесс транспирационного испарения влаги в лесу, оцениваемый непритязательной формулой: «два ведра на шестой этаж каждый час».

Мобильность биогеоценозу придает четко выраженная цикличность суточных, сезонных и, многолетних (разного уровня) явлений всех идущих процессов, связанных с определенной ритмикой поступления энергии извне, в проявлении цикличности, «прерывистости» действия магнитных полей, гравитационных, приливно-отливных других возмущающих сил и полей. Привнесенная в БГЦ ритмика функционирования БГЦ может быть иметь первичные корни (прямая связь с космическими ритмами), а может быть уже опосредованной – являться следствием приобретенной адаптированной ритмики живых организмов (также многолетней, годичной, сезонной, суточной).

Говоря о мобильной сущности лесного БГЦ, нельзя не указать на свойственные его многим компонентам закономерности роста и развития, характеризующиеся четкой динамичностью и ритмикой, а также общей последовательностью изменения параметров насаждений.

Необходимо отметить также, что в функционировании любой биологической системы проявляется четко обозначенная, «предначертанная» направленность происходящих процессов. В силу прогрессирующего развития экосистем, имеющего общебиологический диалектический смысл, эти процессы всегда однонаправленны, а именно, сориентированы в сторону

упорядочения и усложнения организации, совершенствования функций и прохождения определенных последовательных этапов (фаз). Сочетание инертности и мобильности придает экосистемам и лесному БГЦ, в частности, свойства дискретности и одновременно континуальности. В диалектическом единстве этих противоположностей еще раз проявляется системная природа лесного БГЦ.

Биогенное начало в БГЦ выступает в роли главного объекта – «носителя» рассмотренных первых двух начал и проявляется через них. Если эти первые сущности оцениваются через физические или физико-химические параметры лесных сообществ, то биогенное начало являет биологическую сущность рассматриваемой формы проявления материи. Главное в биологической природе БГЦ – его жизненность, способность к синтезированию живого вещества и способность к воспроизведению живого, т.е. способность популяций к самовоспроизведению и росту. В этих процессах отражаются все взаимодействия растительности с гетеротрофами и с косной материей местопроизрастания.

Очень важным свойством лесных БГЦ, как биологических систем, является их способность выдерживать высокие нагрузки неблагоприятных внешних воздействий, способность возвращаться в условно исходное состояние после существенных нарушений их структуры. Экологи говорят о высокой экологической емкости лесных экосистем.

По современным представлениям биогеоценоз можно рассматривать как достаточно емкую информационную систему. Обмен информацией между отдельными компонентами БГЦ и между БГЦ в целом и окружающей среды является неотъемлемым свойством функционирующей экосистемы.

При постоянных, стохастически проявляющихся взаимосвязях БГЦ с окружающей средой, возникают колебания свойств и признаков. Колебания эти носят характер обратных связей. Благодаря наличию обратных связей проявляются акты саморегуляции: посредством воздействия «выхода» на «вход». Причины, воздействия и ответные реакции на них могут постоянно меняться местами, взаимно переходя друг в друга (Фрей, 1970).

Надо учитывать, что на один и тот же внешне действующий фактор система (лесной БГЦ) может среагировать по разному. Ответная реакция может быть выражена разными последствиями. Это свидетельствует о том, что начальная информация может протекать в экосистеме по различным

каналам. В соответствии с законами экологии, в конечном счете системой выбирается тот путь, который обеспечивает оптимизацию ее структуры и функций в сложившихся условиях ОС. Познание этих каналов, прогнозирование обратных связей – путь к управлению функционированием насаждений, к оптимизации его продукционных свойств.

Благодаря высокой насыщенности информацией и постоянного обмена последней биологические системы, такие как лесной БГЦ, оказываются прекрасными и надежными индикаторами состояния природных комплексов и природной среды. В связи с естественной нацеленностью БГЦ (в их эволюционировании) на совершенствование и организованность, информация, содержащаяся в лесном сообществе, может служить целям прогнозирования динамики геосистем. П.Нагель (1976) рассматривает лесные БГЦ как пулы информации для оценки состояния природных комплексов. Рассмотрение компонентной структуры лесных БГЦ следует начать со структуры лесных фитоценозов.

Итак, лесной БГЦ – сложное природное образование с определенным количественным соотношением составляющих его компонентов, это биологическая система с большим разнообразием связей между составляющими. Синонимом этого природного явления в лесоводстве следует считать понятие «*лесное насаждение*», (конкретный участок леса). Приравнение понятия «*насаждение*» понятию «*фитоценоз*» (см. ГОСТ 18846-87 «Лесоводство. Термины и определения») нельзя признать удачным. Трудно вообразить лес (насаждение) без почвы, без определенного блока атмосферы, в которую он «вписан», без которых он не может существовать. Следует вернуть понятию «насаждение» то содержание, которое в него вкладывали еще Г.Ф.Морозов и его современники. Ничего нет предосудительно^{го} в том, что понятие это – перевод с немецкого «Bestant». Г.Ф.Морозов не раз подчеркивал, что пользуется им за неимением лучшего русского эквивалента и что оно вполне устраивает лесоводов. Сегодня оно также широко используется в практике как синоним «леса». Все чаще его используют и как синоним лесного БГЦ.

С позиций лесоводства лесной биогеоценоз это *конкретный участок леса с характерным составом лесной растительности, животным населением и комплексом микроорганизмов, с определенными взаимосвязями между компонентами и с характерными лесорастительными условиями.*

Пока в лесной биогеоценологии не выработано единого подхода к обозначению и дифференцированию специфических лесных БГЦ. Чаще всего биогеоценологи обозначают их, в соответствии с общими геоботаническими критериями или по аналогии с лесными насаждениями (биогеоценоз березово-еловый приспевающий кустарничково-зеленомошного типа). Наряду с этим часто используют более пространные названия с дополняющими и уточняющими показателями. При этом нередко названия получаются излишне громоздкими, хотя все равно недостаточно содержательными (молодой перегущенный сосняк березово-черничный зеленомошный на слабо подзолистой суглинистой влажной почве в условиях средней тайги, и т. п.). Нельзя признать удачной попытку создания единой формализованной номенклатуры лесных БГЦ на теоретической геоботанической основе (Дылис, Уткин, 1970). Предложенная этими ведущими специалистами, большими знатоками природы леса, система излишне сложна и трудна в применении. Лесным биогеоценологам еще предстоит разработать единую номенклатуру типов лесных биогеоценозов. Сегодня же можно обходиться произвольными формулировками, стремясь все же к полноте содержания и краткости трактовки.

Различия в структуре основных компонентов БГЦ, разная их функциональная выраженность обуславливают неодинаковые определяющие их лесоводственные свойства: продуктивность, хозяйственные функции и устойчивость. Поскольку в отличие от лесоводственных подходов биогеоценолога интересует более глубокая информация о лесных сообществах, параметры свойств и характеристик насаждений здесь могут рассматриваться более обстоятельно, с большей детальностью и широтой.

Эффективный выход на управление лесными экосистемами возможен при хорошем знании их структуры, организации и функционировании. Познавание всех закономерностей указанных параметров наиболее удобно на примере элементарных сообществ, какими являются лесные биогеоценозы.

2. СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ БГЦ

Природа любой биологической системы, довольно сложна. В этом можно убедиться при рассмотрении разнообразия подходов к этому явлению со стороны ученых разных отраслей биологических знаний. Оценку структурной организации лесных БГЦ уместно начать с определения сущности этого явления, с определения понятия «структуры». В науках о природе это понятие трактуется весьма многозначно. С позиций философии (Веденов, Кремянский, 1967) структура – некий инвариантный аспект системы, включающий как сами элементы системы, свойство их дискретности, так и строй всех совокупностей взаимосвязей и взаимоотношений между ними. С.И. Щелкунов и В.П. Петленко, (1966) в структуре живого видят пространственно-временную организацию целостных систем, выражающие закономерные взаимосвязи морфологических и функциональных элементов биологической формы движения материи.

В.М. Мазинг (1973) в своей специальной работе, посвященной многозначности предмета разговора, предлагает различать несколько направлений его трактовки. Структура рассматривается как синоним состава; как синоним строения и как совокупностей многочисленных связей между элементами. Структура БГЦ может рассматриваться с компонентно-организационной, биолого-конституационной, функциональной, энергетической, динамической сторон. Структура может быть пространственной и временной.

Итак, структура БГЦ предстает для естествоиспытателей несколькими аспектами и может быть предметом внимания с различных сторон его природы и функционирования. Глубоко структурированным, с разных точек зрения оказалось само содержание понятия «лесной биогеоценоз». Лесной БГЦ в широком смысле может рассматриваться в нескольких плоскостях: пространственно организационной, функционально компонентной морфологической или морфометрической и др. Каждый из «срезов» открывает новые свойства этой биологической системы, новые стороны природы этого типа сообществ живых организмов в определенных условиях среды обитания.

Прежде всего, БГЦ, как биологическая система, в своем проявлении многофункционален. Выполняемые этой экосистемой функции образуют своеобразные иерархические (разноуровневые) ступени. Для этих образо-

ваний свойственны по мнению В.В. Плотникова (1985) функции двух типов: **органические**, т.е. биологически заложенные в их природу, а также **специфические**, как бы не обязательные для жизненных отправлений сообщества, но имеющие значение для окружающего пространства. К первой категории относятся функции жизнедеятельности лесного сообщества в частности все физиологические процессы образующих сообщество организмов. Вторую образует совокупность так называемых средообразующих функций леса – группы явлений преобразования или трансформации физических параметров окружающей среды, происходящих под влиянием жизнедеятельности лесной растительности.

Исследователи (Основы лесной Бيوгеоценологии, 1964; Дылис, 1969; Уткин. 1970; Структура..., 1973 и др.), отмечая сложность структурно-функциональной организации лесных БГЦ, указывают на ряд их общих и характерных черт:

- структура БГЦ обладает особым многообразием элементарных единиц вертикального и горизонтального строения разной биологической значимости;
- в основе дифференциации структурных элементов лежит неоднородность строения автотрофной части системы (организмов, «питающихся» за счет непосредственного освоения солнечной энергии). Ее образует, как мы уже выяснили, зеленая растительность леса;
- главное свойство структурной части лесных экосистем, включая лесной БГЦ – в том, что каждый из главных его компонентов в свою очередь складывается из ценозов более низкого ранга, с соответствующим более простым уровнем организации, со своими подрежимами атмосферных явлений, с характерными свойствами почвы, ценозами микроорганизмов и т.д.

Исследователи пытаются разделить смысловую нагрузку понятия структура БГЦ, выделяя такие ее стороны, как состав и структура. По мнению В.В. Мазинга (1973) эта попытка представляет собой попытку разъединить анатомию и физиологию живого вещества, отделить строение системы от ее функций. Ученый отмечает, что строение и функции биологических систем тесно взаимосвязаны на шенотическом уровне, что конфигурация и размещение структурных элементов являются условием для их функционирования, а последнее, в свою очередь, определяет в значительной степени морфологию ценозов. Понятие морфологической структуры

имеет свою специфику и она не всегда отражают функциональное содержание биосистем. С другой стороны, функциональные части не всегда могут быть увязаны с соответствующими элементами пространственной организации биоценозов.

Необходимо признать, что функциональная сторона природы лесного БГЦ нередко скрыта, закамуфлирована различными признаками морфометрического, структурного проявления сообществ. Диалектическое единство их функций и структур несомненно, хотя оно может затушевываться разнообразием форм организации, когда одни и те же функции выполняются разными структурами, и наоборот, когда одни и те же структуры могут выполнять разные функции.

Самое важное заключается в том, что в силу органического единства этих двух сторон, оптимизировать те или иные функции насаждения можно лишь, воздействуя на его структуру, в самом широком смысле, т.е. не только на состав, но и на характер взаимоотношений между элементами, включая тесную их взаимообусловленность.

Сложную биологическую природу функционирования лесных сообществ можно понять, только хорошо разобравшись в потоках вещества и энергии, в закономерных цепочках пищевых связей множества компонентов живой и неживой природы, составляющих основу БГЦ. Рассматривая БГЦ как сложную систему из различным образом связанных растительных, животных и абиотических элементов, необходимо иметь в виду все стороны, все перечисленные многочисленные аспекты структуры.

Важное значение приобретает количественное и качественное соотношение между главными совокупностями живых организмов, выполняющих различные биологические функции: живущих за счет поступления энергии извне и живущих за счет «потребления» первых. С функциональной точки зрения при рассмотрении БГЦ необходимо анализировать основные потоки вещества и энергии. Здесь очень важно выявлять и прослеживать главные пищевые цепи и наиболее существенные связи между компонентами и элементами сообщества.

Важно выявлять структуру группировок и пространственно-временное разнообразие сообществ, а также круговороты главных химических элементов – биофилов. Биогеоценоз – в этом отношении представляет собой подлинную сложную природную лабораторию. Здесь одновременно

совершаются тысячи разнообразных процессов и реакций. Некоторое представление о разнообразии процессов дает рис. 5.

Наиболее общее и наиболее существенное значение для познания структуры лесного БГЦ будет иметь емкость и состав процессов обмена веществом и энергией, как между отдельными компонентами БГЦ, так и между всем сообществом в целом и окружающей средой.

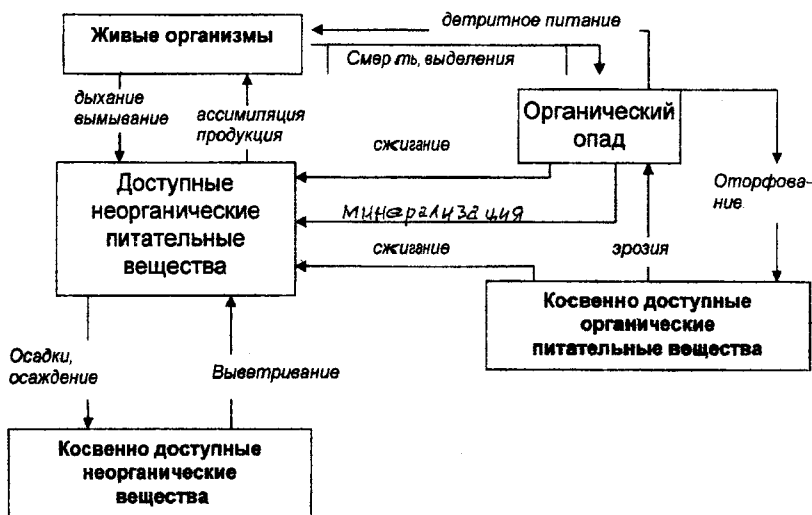


Рис. 5. Круговорот вещества и энергии в биогеоценозе (обобщенная схема)

Лесной БГЦ в отношении структурной организации по образному выражению В.В. Мазинга (1973) представляет собой сложный клубок взаимоотношений, «разматывание» которого может производиться различными способами. Предлагается видеть здесь большое разнообразие взаимоотношений:

- между организмами и средой (аутэкологический взгляд);
- между особями одного вида (популяционный подход);
- между особями разных видов (экологически близких) – выражается в проявлении конкуренции (межвидовой борьбы);

Количественное выражение вещественных и энергетических потоков может служить основой для оценок эффективности продукционных процессов и средообразующих функций ценоза. Легче всего поддается учету и

измерению продукция растительного элемента. И соотношение «вкладов» разных элементов фитоценоза в общую продукцию насаждения будет отражать одну из важнейших сторон его структурной организации.

Очень важной составляющей лесного БГЦ является совокупность животного его населения. С животными (травоядные, птицы, насекомые) связаны многие функции леса. Взаимоотношения автотрофов (совокупности растительности) с элементами этой подсистемы будут определять не только продукционную эффективность сообщества в целом, но и показывать некоторые «узкие места» в его функционировании. Животное население в частности может оказать определяющее влияние на поддержание возобновительного потенциала БГЦ, а также на продуктивность растительных группировок.

Особую, специфическую компоненту лесного БГЦ представляет почва с подпочвой. Без обстоятельной оценки структурной организации этой подсистемы блока экотопа невозможно познать природу всей системы, от состава всех ее составляющих до функциональных тонкостей и особенностей продуцирования. Почво-грунт, почвенно-гидрологические параметры местообитания определяют многие важнейшие свойства сообщества.

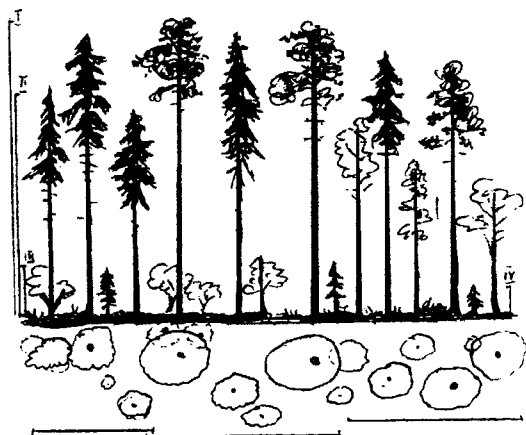
Главной составляющей лесных БГЦ во всех отношениях, и в т.ч. в лесоводственно-биогеоценотическом, является фитоценоз (ФГЦ), включающий основные структурно-морфологические компоненты, такие как древостой, подлесок, напочвенный покров и т.п., Это узловая во всех отношениях подсистема БГЦ. Фитоценоз – наиболее сложно организованное образование. С позиций лесоведения представляют интерес многие стороны его организации (флористической, фитоценотической, пространственной, энергетической и др.). Очень важны для лесоведения состав каждого из ведущих его компонентов, а также характеристики распределения в них фитомассы, как по площади, так и по биогоризонтам и пологам.

Большое значение имеет состав совокупностей различных ценологических групп, категорий, классов деревьев (по положению в ценозе, по темпам роста, по патологическому или жизненному состоянию, по характеру взаимоотношений с соседями, по фитоценотической роли в сообществе и т.п.). Лесовода всегда интересуют закономерности строения древесного яруса, совокупностей деревьев – эдификаторов, закономерные во времени и пространстве изменения продуктивности и роста. Главный интерес для лесовода, безусловно, представляет древостой.

Горизонтальная протяженность лесного БГЦ обычно превышает вертикальную. Территориальные единицы могут быть различным образом расчленены в горизонтальной плоскости без утраты и ведущих свойств и биогеоценотического содержания. В.В. Мазинг (1973) подчеркивает, что вертикальное членение БГЦ на «слои» принципиально отличается от горизонтального, поскольку при этом утрачивается признак целостности ценоза. Отдельный такой слой автономно существовать не может. Важно хорошо знать также структуру и других лесоводственных элементов насаждений (подроста, подлеска, живого напочвенного покрова, животного населения, а также свойств почвы, ее лесорастительного потенциала и лимитирующих факторов).

Вертикальные подразделения БГЦ – это горизонты, ярусы, пологи. Такие слои или части ценоза выделяются или *по принципу взаимоисключения* или *в виде перекрытия*. В роли взаимоисключающих горизонтов выступают парцеллы Дылиса, ценоэлементы Сахарова, по вертикали – биогоризонты Бялловича или почвенные горизонты. Покрытия по горизонтам – это микро-, мезо- и макрогруппировки Норина, Миркина. Характер подобного пространственного членения лесного БГЦ можно представить рис. 6.

Рис. 6. Членение вертикального профиля и горизонтальной проекции лесного БГЦ по В.В.Мазингу (1973): по вертикали, ярусы, пологи, биогоризонты; по горизонтали парцеллы, сингузии, микро-, мезо- и макрогруппировки, ценоячейки



Количественное выражение вещественных и энергетических потоков может служить основой для оценок эффективности продукционных процессов и средообразующих функций ценоза. Легче всего поддается учету и измерению продукция растительного элемента. И соотношение «вкладов»

разных элементов фитоценоза в общую продукцию насаждения будет отражать одну из важнейших сторон его структурной организации.

При выявлении горизонтальной неоднородности БГЦ целесообразно выделять предложенные В.В. Мазингом типы модельных неоднородностей элементов его компонентов (радиальную, полосчатую, ячеистую, островковую, структуру комплексов (рис. 7).

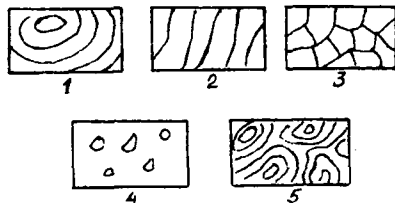


Рис. 7. Идеальные (модельные) типы горизонтальных морфоструктур биогеоценозов (по В.В. Мазингу, 1973)

1 – радиальная; 2 – полосчатая; 3 – ячеистая; 4 – островковая; 5 – структура комплексов

Мера приближения реальной горизонтальной структуры БГЦ к указанным модельным будет служить достаточно надежным показателем его свойств. При упрощенном выстраивании общей концепции «структура лесного БГЦ» целесообразно воспользоваться предложениями геоботаников. Так А.А. Корчагин (1976) при оценке пространственной структуры лесных ценозов, предлагает различать три аспекта структурной их организации:

а) вертикальную структуру (стратификацию), где обычно рассматривается распределение общей фитомассы по ярусам, биологическим горизонтам, по искусственно задаваемым «срезам» полога (мощность 1...2 м, например, см. В. Плотников, 1985). С точки зрения лесовода важно сопоставлять в древостоях разных типов характер распределения деревьев по разного рода фитоциальным категориям, характер распределения по вертикальному пологу фитомассы, вертикальная структура лиственной массы или лиственной поверхности.

б) горизонтальную структуру, горизонтальное распределение особей того или иного биологического вида, популяции эдификатора, определенной биоморфы. Здесь важно учитывать распределение главной и сопутствующей пород, размеры и численность биогрупп (чистых и смешанных, главной и сопутствующей пород). Представляет интерес характер распределения по площади общей фитомассы фитоценоза, стволовой массы древостоя. В ряде случаев важно учитывать степень проективной сомкнутости полога, связанная с ней мозаичность растительных группировок напочвенного покрова, встречаемость подроста по площади и др.;

в) видовое разнообразие, обилие каждого из представленных или отдельно взятых видов, соотношение между видами или группами видов. В ряде случаев оценивают соотношения проективной сомкнутости тех или иных групп, отдельных видов или жизненных форм растений, древесных пород-лесообразователей.

Отдельную форму структуры сообщества представляет качественно-количественные соотношения элементов фитоценоза, древостоя или любой другой ценотической группы растений. Имеется в виду характер количественного распределения совокупностей деревьев по категориям состояния, классам развития, категориям жизненности и т.п.

Особое значение имеют характер складывающихся взаимосвязей между компонентами и элементами БГЦ, закономерности морфометрической их организации, закономерности строения. С позиций лесоводства наибольший интерес в этом аспекте будут представлять ряды распределения деревьев эдификаторного яруса по ступеням крупности, по функционально-хозяйственным категориям и т.п.

В случаях комплексного или специального, более полного анализа природы фитоценозов могут приниматься в расчет также другие представления об их структуре. В частности, с позиции фитоценологии и лесоведения А.А. Корчагин предлагает различать три больших группы форм организации насаждений: *конституционная структура, пространственная структура и функциональная структура*. В совокупности форм структур *конституционного типа* выделяют: флористический состав, ценопопуляции; экологические группы; географические группы растительных организмов. С пространственной структурой и структурой функционирования БГЦ мы подробно познакомились выше. Имеет смысл, вкратце ознакомиться с конституционными формами структур БГЦ.

Традиционно фитоценологи считают, что структура ФТЦ – результат сложных взаимоотношений многих видов, претендующих на данную экологическую нишу на протяжении достаточно длительного времени. Структура ФТЦ при таком взгляде на предмет обсуждения предстает как результат борьбы видов за свое место под Солнцем. Принято считать, что факторами, формирующими структуру растительных сообществ, выступает не только борьба видов и особей одной популяции за существование, как таковая, но также неоднородность в условиях произрастания по участку. По мнению из-

вестного геоботаника Б.А. Быкова (1959) совокупность растительности нельзя признать сообществом, если в нем отсутствует борьба за существование, если не ощущается достаточно измененная организмами среда, если эта совокупность не занимает достаточно большого участка, где могут проявиться главные свойства ценоза: дифференцированность и ярусность, наилучшим образом представляющие морфологическую структуру фитоценоза.

Флористический состав – состав совокупностей главных компонентов растительности. Применительно к лесному ФТЦ рассматривается прежде всего список цветковых (высших, сосудистых) растений. Представляют интерес прежде всего перечень видов древесного полога, видов подлеска, ярусность живого напочвенного покрова. Важное практическое значение имеет состав в древостое видов эдификаторов и субэдификаторов. Представляет интерес принадлежность групп растений к различным видам географических флор, к разным экологическим группам, в частности – по требовательности к теплу, богатству почвы, к увлажнению.

Ценопопуляция – совокупность особей одного биологического вида, в течение длительного времени населяющих пространство фитоценоза и приспособленная к условиям данного местообитания, занимающих определенную экологическую нишу, к достаточно узкому сочетанию экологических факторов. На участке соснового насаждения с березой и с напочвенным покровом из брусники и зеленых мхов ценопопуляция сосны будет представлена всей совокупностью деревьев этой породы, включая верхний древесный ярус, ярус подроста, совокупность проростков и всходов этой породы. Эта совокупность может различаться по отдельным частям участка густотой, таксационными и морфологическими показателями, средним возрастом, возрастной структурой и др.

Экологическая группа – совокупность, объединяющая виды сообщества, однородные по экологическим свойствам, по отношению ко всему комплексу факторов местообитания. Это может быть группа ксерофитов (не требовательных к влаге), группа олиготрофов – растений не требовательных к богатству минерального питания и т.д. Подобные биологические группы растений могут быть использованы как своеобразные растительные индикаторы соответствующих факторов среды. Группа политрихумовых и сфагновых мхов в ФТЦ будет служить показателем избыточного увлажнения почвы, наличие в напочвенном покрове крапивы, кипрея – свидетельствует о хорошем обеспечении почвы азотом.

Фитоценотические группы – совокупности биологических видов, составляющие в сообществе один ярус (мхи, лишайники, травянистые растения; ярус подлесочных кустарников), играющие близкую или одинаковую роль в жизни и в динамике сообщества. Структура этих совокупностей – хороший показатель важнейших свойств насаждения, их устойчивости и потенциальных возможностей.

Географические флористические группы – совокупность видов, связанных единым генезисом, единой историей возникновения, единой эволюцией. Так для условий Европейского Севера важны встречаемость представителей неморальной, бореальной, субарктической флор. В притундровых насаждениях обычно часто представлены виды арктической или субальпийской флор, свидетельствующие о неустойчивости растительного покрова в областях контакта крупных таксонов. Наличие в еловых лесах западных районов Архангельской области, где обычно доминирует ель обыкновенная, особей с различно выраженными признаками *Picea obovata* Ledeb (ели сибирской) свидетельствует о неустойчивости границ между ареалами этих видов.

Завершая систематизацию типов структурной организации лесных БГЦ необходимо отметить еще ряд общих моментов. Для лесных фитоценозов характерны «нерезкость» границ отдельных элементов, нечеткость обособленности высших и низших их структурных частей. Во многих случаях разделение по элементам будет достаточно условным. Однако оно необходимо для познания структурной организации ФТЦ и управления их развитием с хозяйственными целями.

Следует учитывать, что структура фитоценозов вырабатывается в течение длительного времени его формирования. Те или другие ее формы являются внешним выражением конкретных условий среды. Отдельные ее проявления могут расцениваться, как результат сложных непрерывно изменяющихся (при развитии сообщества) взаимоотношений отдельных растений, их групп, как между собой, так и групп растений с внешними условиями.

Таким образом, целесообразно принять предложение В.В. Мазинга (1973) и А.А. Корчагина (1976): считать структурой лесного БГЦ самое широкое понятие, включающее с о с т а в подчиненных систем, компонентов, элементов, а также различные в з а и м о о т н о ш е н и я и взаимное р а с п о л о ж е н и е (пространственную, фитоценотическую и морфологическую организацию составных частей), и все это – в динамике, при изменениях, как в пространстве, так и во времени.

3. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЛЕСНЫХ БГЦ

Лесной биогеоценоз, как открытая биологическая система, тесно взаимодействующая с окружающей средой, характеризуется определенной функциональной организацией. Вся органическая часть определенной среды обитания, вся совокупность растительности и животных, населяющих участок, образуют сообщество. «Собравшиеся» в сообщество из соображений экономии и целесообразности виды не просто сосуществуют одни с другими, а образуют многочисленные взаимосочетания. Место обитания биоценоза – биотоп (экотоп в более широком смысле) – наименьшая цельная эколого-биологическая, по тем или иным признакам обособляющаяся пространственная единица ландшафта. Поток поступающей в систему космической энергии, проходя через сложную систему живых организмов, в конечном счете формирует в ней определённые трофические структуры.

Биоценоз и биотоп не могут существовать один без другого, в целом они составляют единый комплекс взаимосвязей. Отдельное дерево в насаждении – член биоценоза, компонент органического мира в биотопе сосняка кустарничкового зеленомошного. И в то же время это дерево, отдельная сосна является биотопом для насекомых – ксилофагов, обитающим на ней и следовательно также является биотопом. То есть понятие биоценоз уже предполагает вхождение в его состав понятия биотопа.

Согласно Ю. Одуму (1975) с позиций трофических отношений (трофос – питание), все компоненты и элементы в БГЦ могут быть объединены в две группы, обычно разведенные биологически в пространстве и во времени. Такие группы именуются **автотрофами** и **гетеротрофами**. **Автотрофами** (самостоятельно питающимися) называют совокупность зеленых растений, составляющими фитоценоз. Эти организмы, напрямую использующие для своего питания солнечную энергию, из подручных материалов создают органическое вещество – своеобразную пищу и строительный материал для формирования своего тела. Синтезируемое автотрофами леса органическое вещество представляет продукцию лесного сообщества.

Гетеротрофами (питающимися веществом, синтезированным другим организмами) называют организмы, жизненная стратегия которых на-

целена «на пожирание готового органического вещества» или на утилизацию отмершей органики.

Функционально трофическая структура БГЦ образована большим множеством цепей питания. Принципиально эта сущность биологической системы схематически может быть представлена следующим образом. Зеленое растение, используя энергию Солнца и «подручные» простейшие материалы, синтезирует органическое вещество – создает фитомассу. Фитомасса растений «поступает на стол» растениеядным организмам. Плотоядные (хищники) служат пищей растениеядным животным, другие плотоядные (хищники второго порядка) поедают первых плотоядных (рис. 8).

Каждое звено в этой символической цепочке соответствует определенному трофическому уровню и значит уровню энергии. Число уровней в пищевых цепях характеризует структурную организацию сообществ, а структурная организация – свидетельствует о сложности потоков и количестве энергии.

Представленная на рис. 8 и на многих других рисунках и схемах подобного рода цепи питания в БГЦ обычно демонстративно сильно упрощены в сравнении с живой природой сообществ. Однако они справедливы в одном: реально существующие цепи такие же короткие. Они не могут быть слишком длинными, поскольку это противоречило бы законам сохранения энергии. Упрощенность элементарных цепей питания отнюдь не означает простоты этого явления в целом даже в несложных биогеоценозах. Мир живых организмов, выстраивающихся в пищевые цепи, в биологических системах очень разнообразен. И на каж-

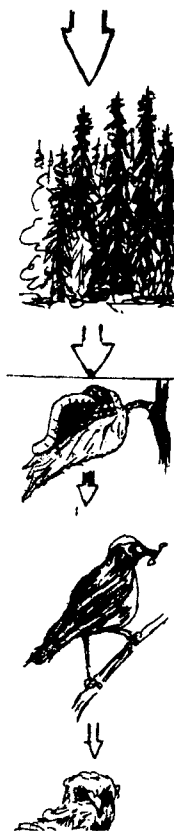


Рис. 8. Схема простейшей пищевой цепи в лесном БГЦ

дом трофическом уровне он представлен пакетом различающихся по последовательностям связей – цепей питания (рис. 9).

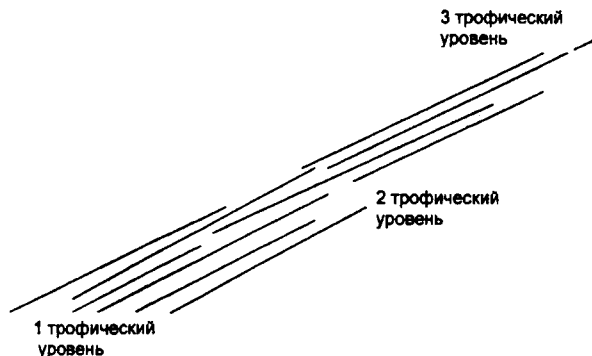


Рис. 9. «Пакеты» цепей питания, связывающие трофические уровни в биогеоценозе (схема)

Среди растений автотрофов различаются две группы: **фотоавтотрофы** (зеленые растения) и **хемоавтотрофы** (сине-зеленые водоросли). Первые получают энергию от Солнца, вторые – за счет реакции окисления сероводорода до серы.

Среди растений есть настоящие хищники. Эти растения (жирянка, росянка, венерина мухоловка) питаются живыми насекомыми. Очень разнообразны растениеядные животные. Это тоже довольно разнообразная группа видов. С учетом особенностей специализации пищи можно выделить нектаропитающиеся, плодоядные, семяноядные, щиплющие траву, поедающие почки, обгладывающие кору и т.п. Среди растениеядных распространены обычно виды, мало специализированные, «не разборчивые в пище».

Некоторые из травоядных не прочь разбавлять вегетарианский рацион животной пищей. Еще более разнообразны по пище плотоядные. Известно, что многие из плотоядных охотно «разнообразят свой рацион» растительной пищей: плодами, орехами. Принципиальные отношения между растительностью и животным миром в лесном биогеоценозе показаны на рис. 10.

Гибель многих растений и животных в ценозе не всегда связана с поеданием их травоядными или хищниками. Большая часть их гибнет от естественных причин, в т.ч. под влиянием внезапных изменений факторов среды. То есть большая часть синтезированного на данном трофическом

уровне вещества и соответствующей энергии рассеивается в виде тепла вследствие не очень высокой энергетической эффективности биологических процессов. Природа этого явления вполне закономерна и рациональна. Сущность ее – предмет особого разговора.

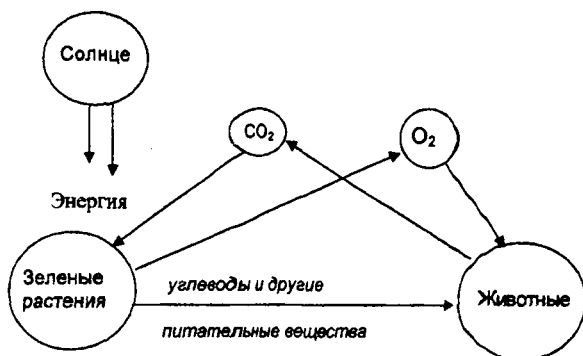


Рис. 10. Структура первичных связей между растительностью и животными (цитируется по Л.Бауэру и Х. Вайничке, 1971)

Так или иначе при функционировании живых организмов в БГЦ на следующий трофический уровень переходит лишь небольшая часть вещества и энергии. Часть их тратится в сообществе не на рост и размножение организмов, но на поддержание жизни на стабильном уровне. Итак, энергия, «включающаяся» в процессе роста и размножения в биомассу, т.е. в пищу на следующем более высоком трофическом уровне, составляет лишь часть всего потребленного в пищу вещества. В целом же пути, по которым поток энергии протекает через трофическую структуру БГЦ, очень сложны и многообразны.

Происходящие в БГЦ обеспечивают в конечном счете характерное биологическое разнообразие и постоянно поддерживающийся круговорот веществ между биотической и абиотической частями. Абиотическую часть системы составляют, как уже указывалось, элементы экотопа, т.е. составляющие природной среды окружающей сообщество (почва, атмосфера со свойственными им характеристиками микроклимата). Биотическая часть системы – растительность, животные, микроорганизмы.

Своей деятельностью они, напротив, разлагают или перестраивают, «дезорганизуют» сложные вещества, раздробляя их до простых. Обобщен-

ная схема биохимического круговорота с энергетическими потерями при переходах от автотрофов к гетеротрофам, представлена на рис. 11.

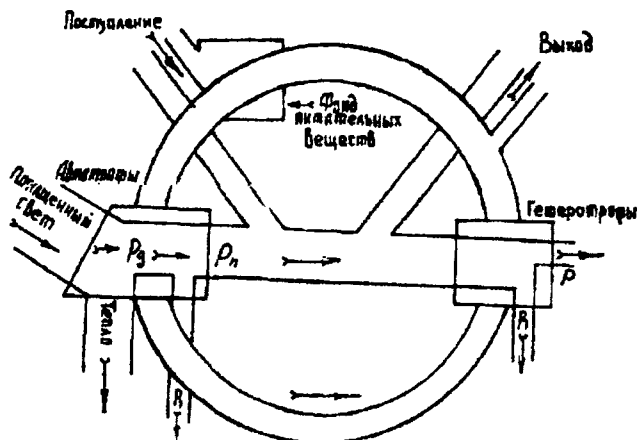


Рис. 11. Биологический круговорот в лесном БГЦ (по Одуму, 1975).

P_g – валовая продукция; P_n – чистая первичная продукция, которая может быть потреблена гетеротрофами в самой системе или же экспортирована; P – вторичная продукция; R – дыхание

В целях упрощения происходящих в БГЦ процессов, всю совокупность составляющих его элементов целесообразно сгруппировать несколько иначе. Необходимо различать:

- 1) – простейшие неорганические вещества (C , CO , CO_2 , H_2O , O_2 и др.);
- 2) – органические соединения (белки, углеводы, липиды, гуминовые вещества и др.);
- 3) – климатические факторы (температура, влажность);
- 4) – продуценты или **автотрофы** организмы, главным образом зелёные растения. Эти организмы, как мы уже отмечали способны создавать пищу из простых неорганических веществ с помощью энергии Солнца;
- 5) – консументы или **фаготрофы** (фагос – пожирать) – гетеротрофные организмы, главным образом животные, поедающие в основном автотрофные организмы;

б) – редуценты или **сапротрофы** (сапро – разлагать) – также гетеротрофные организмы, преимущественно бактерии и грибы, разрушающие сложные органические вещества, поглощающие мёртвую протоплазму. Они (редуценты) способны высвобождать неорганические питательные вещества, пригодные для питания продуцентов, а также органические вещества, способные служить источниками энергии для других биологических компонентов БГЦ. Консументы некоторые биологи именуют **макроконсументами**, редуценты – **микроконсументами**.

Хотя в составе лесных БГЦ имеется широкий спектр организмов с самыми разными функциями и разными жизненными стратегиями, разделение их на автотрофы, фаготрофы и сапротрофы – весьма удобный способ систематизации при описании экологической структуры сообществ подобно тому, как «продукция» – продуценты, «потребление» – консументы, и «разложение» – редуценты, служат весьма содержательными и исчерпывающими понятиями при описании функций сообщества в целом.

В лесных БГЦ роль главного *продуцента* выполняет древесная растительность – древесный ярус. Этот компонент БГЦ, как известно, занимает большой объем в атмосфере и в почве, производит наибольшую массу органического вещества, фиксирует и накапливает наибольшее количество солнечной энергии. Остальные участники сообщества, представители зелёного мира (сопутствующие кустарники, кустарнички, травы, мхи, лишайники и водоросли) – значительно менее эффективны в биогеоценотическом отношении. По отношению к древесному ярусу последние выступают как микропродуценты.

Консументы в лесных БГЦ представлены многими видами растительноядных организмов, в т.ч. паразитирующими высшими растениями (омела, заразиха) и паразитирующими грибами. Среди последних наибольшую значимость для древесной растительности имеют многочисленные ржавчинники (аскомицеты), фацидиумовые и микроспоровые, а также многочисленные трутовики из порядка афиллофоровых. Это широко распространённые группы паразитов лесных деревьев, наносящие значительный ущерб лесному хозяйству. В небольшом количестве они всегда присутствуют в БГЦ.

Главную функцию консументов выполняет животное население лесного БГЦ: крупные млекопитающие, многочисленные грызуны, множество

видов древоядных насекомых. Особое место в этой трофической группе занимают хищники и насекомоядные птицы. Роль животных в БГЦ удобнее оценивать в рамках рассмотрения функций лесных зооценозов. Наиболее активными консументами выступают многочисленные насекомые: листогрызы, тли, клещи и др.

Биомасса консументов обычно невелика и всегда уступает массе продуцентов. Тем не менее роль их в превращениях вещества весьма существенна. Наибольшим вкладом отличаются паразитирующие грибы, принимающие участие в «умерщвлении» древесной растительности.

Не менее ответственную роль в лесном БГЦ выполняет самая многочисленная по видовому составу трофическая группа живых организмов – редуцентов. Наиболее обильно представленными оказываются сапрофитные грибы, бактерии и микроорганизмы, обитающие в лесной подстилке. Существенно, что многие виды почвенных грибов принимают активное участие в водно-минеральном питании древесных растений.

Благодаря жизнедеятельности микроорганизмов в почве протекают самые разнообразные процессы превращения веществ – минерализации и синтеза. Связано это с большим разнообразием физиологических функций почвенных организмов. Первоначально наибольшей активностью отличаются быстро размножающиеся неспорообразующие бактерии и грибы.

По мере разложения органики структура и состав микробоценоза меняются. На этом этапе активного разложения древесных остатков ведущую роль захватывают спорообразующие бактерии и актиномицеты. Эти группы организмов обладают уже более мощным ферментативным аппаратом. Они способны к усвоению более устойчивых форм органического вещества. Актиномицеты поселяются уже после того, как бактерии и сапрофитные грибы переработают все легко усвояемые вещества. По-видимому бактерии более активны в переработке мягких тканей животных и растений. На целлюлозе и других твёрдых материалах специализируются грибы.

По наблюдениям в специальных экспериментах установлено, что первыми на «приманку» попадают грибы. Они выполняют наиболее сложную неблагодарную работу – утилизацию клетчатки. После того как грибы «подготовят» условия на останках органики поселяются бактерии. После

некоторого периода, когда естественная структура органического материала полностью разрушена, начинают работу «нематоды», черви и другие почвенные беспозвоночные. В итоге работы всего отряда редуцентов органическое вещество минерализуется или из него формируются вещества подобные почвенному гумусу.

Минерализация органического вещества и обеспечение питания других организмов всегда расценивается как главная функция редуцентов. Вместе с тем, разложившиеся в разной степени, преобразованные материалы выполняют также роль своеобразных ферментов в прохождении биохимических реакций. Они работают как важные химические регуляторы процессов преобразования инертных веществ почвенного слоя.

Часть веществ, получаемых микроорганизмами из разлагающейся органики, затрачивается самими производителями и таким образом закрепляется в лесной подстилке и почве. Многие микроорганизмы являются фактором «дополнительного питания» растений. Они способны создавать витамины, ростовые вещества, аминокислоты, стимулирующие и увеличивающие рост растений – продуцентов. Важную роль играют группы организмов, образующие симбиотические связи.

На корнях большинства видов древесных пород обитают микоризные грибы. Микориза также улучшает почвенное питание продуцентов. Микроорганизмы и грибы почв играют активную роль в синтезе гумуса, в поддержании определенной структуры почвенного профиля. С составом микрофлоры и микрофауны почв связаны направления гумусообразования. Как известно, возможно образование нескольких типов этого весьма интересного вещества, от свойств которых зависит плодородие лесных почв. Структура организмов редуцентов в почве определяет во многом интенсивность дерновых и подзолообразовательных процессов.

Как уже отмечалось, существует определённая пространственная детерминация автотрофной и гетеротрофной составляющих метаболических процессов в БГЦ. Ю. Одум (1975, с. 18). Полог лесного насаждения в этом свете разделяется на «зеленый пояс», где наиболее интенсивно проявляется автотрофный метаболизм и «коричневый пояс», для которого характерно накопление органического вещества и где интенсивно идут процессы гетеротрофного свойства. Если продукция фотосинтеза используется экосисте-

мой сразу, то гетеротрофная фаза происходит с определённой задержкой во времени.

Итак, основу функционирования лесного БГЦ представляют многоуровневые потоки вещества и энергии между основными блоками систем, а также между элементами в этих блоках. Этот поток образует так называемый биологический круговорот (рис. 12).

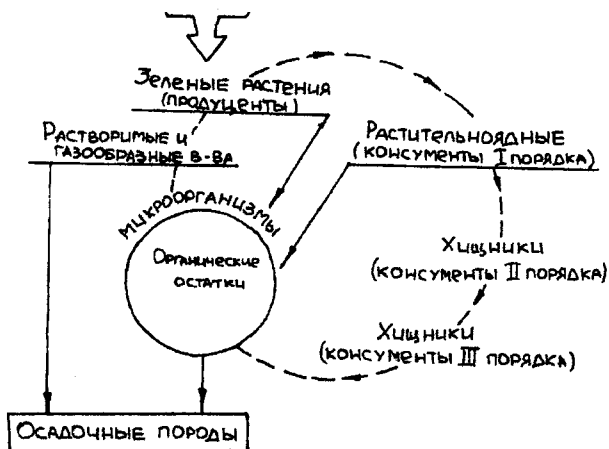


Рис. 12. Биологический круговорот в биогеоценозе (по Р. Риклефсу, 1979)

Заметно усложняется отражение круговорота С в рамках биогеоценозов. Вместе с тем соотношения между отдельными звеньями и компонентами здесь становятся более осязаемыми и лучше поддающимися оценке. В.Д. Александрова (1971) считает, что круговорот С в лесном БГЦ составляет не менее половины общей массы органического вещества или в среднем 18 % общего круговорота. В биологическом круговороте БГЦ участвуют главные его функциональные блоки: автотрофы, консументы, редуценты, горная порода – почвообразователь, атмосферный воздух, атмосферные, почвенные и грунтовые воды. Не остаются не задействованными также мертвая масса автотрофов, трупы и экскременты консументов.

Лесные БГЦ представляются теми первичными звеньями, через которые реализуются большой (биосферного масштаба) и малый (частный)

биологические круговороты вещества в Биосфере. Необходимо учитывать, что эти явления реализуются на фоне очередного цикла большого геологического круговорота. Основу последнего составляют процессы, охватывающий миллионы и сотни миллионов лет (Перельман, 1973).

Каждый цикл начинается условно с образования магматических горных пород, последующего их выветривания и переноса образовавшихся измельченных частиц. Далее идут процессы образования из разрушенного материала магматических пород комплексов осадочных пород, переработка осадочных пород под воздействием температур, давления и химических реакций с образованием пород метаморфического типа, которые будучи погруженными в недра, разогреваются и образуют магму.

Главным механизмом, обеспечивающим «запуск» очередного цикла большого круговорота, выступают энергия радиационного распада в глубинах и геологических толщах Планеты. На стадии переработки изверженных горных пород поступает новая порция энергии — энергия Солнца.

На этапах выветривания, отложения образования осадочных пород и метаморфизма в геологический круговорот включается живое вещество Планеты, порождаемое и питаемое энергией космоса. На некоторых этапах формирования метаморфических пород, выделения энергии и накопления информации зеленые растения играют исключительно важную роль. Множественность частных биологических круговоротов отдельных биогеоценозов образуют систему круговорота в масштабах биосферы. В полном виде большой биологический круговорот также сложен, как геологический, хотя по масштабам включенных вещества и энергии он в миллиарды раз меньше.

Основу большого биологического круговорота в биосфере составляет круговорот углерода. Биологический круговорот лучше познан человеком, поскольку непосредственно касается его деятельности. В биологическом круговороте работают фотосинтез, дыхание, а также обмены углеродом в разных его формах между главными резервуарами этого элемента: атмосферой, океаном и залежами углеводородного вещества в литосфере. В процессе «большого» дыхания заключенная в органическом веществе масса углерода превращается в углекислоту.

Ученые (Риклефс, 1979) считают, что углерод, заключенный в резервных фондах глобальных потоков вещества, участвует в круговоротах

разных уровней. Растительность биосферы ежегодно ассимилирует $105 \cdot 10^{15}$ г углерода. Почти 33 % этой массы составляет продукция лесов. Из общей продукции биосферы в фонд углекислоты при дыхании выделяется $32 \cdot 10^{15}$ г углерода. Остальное ($73 \cdot 10^{15}$ г) обеспечивают дыхание и продукцию животных, бактерий в растительных и детритных цепях питания. Растения и животные ежегодно пропускают через себя от 0,25 до 0,30 % углерода, содержащегося в фондах атмосферы и океана.

Обмен между С, содержащимся в изверженных горных породах, отложениях карбонатных пород, каменного угля, нефти и газа (т.е. обмен в рамках большого круговорота) проходят настолько медленно, что влияние этого потока на краткосрочные и «реактивные» процессы функционирования экосистемы незначительно. Содержащийся в атмосфере, в океане в виде CO_2 углерод полный цикл круговорота проходит (через пищевые блоки экосистем) за 300–400 лет. Существенно выше скорость круговорота С, включенного в наземные растительно-животные системы. Этот «круг» завершается в среднем за 8 лет. Основные потоки углерода в большом биосферном его круговороте показаны на рис. 13.

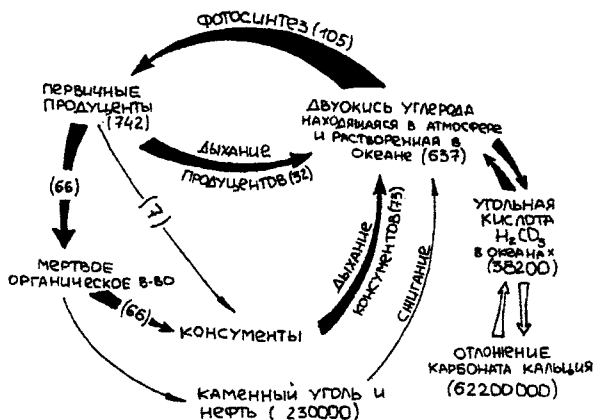


Рис. 13. Большой круговорот углерода в биосфере
(по А.Перельману)

Заметно усложняется отражение круговорота С в рамках биогенных ценозов. Вместе с тем соотношения между отдельными звеньями и ком-

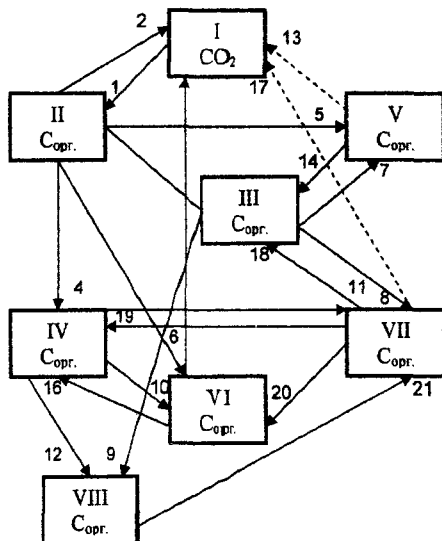
понентами здесь становятся более осязаемыми и лучше поддающимися оценке.

Лесной БГЦ по существу представляет собой сложную природную лабораторию. При современных аналитических возможностях в биологических системах удастся проследить до 30 звеньев круговорота углерода, все они в принципе имеют место в лесном БГЦ.

Существенно, что в круговороте вещества этот элемент может быть представлен несколькими формами. Основные пути его в жизненных циклах лесных сообществ отражает рис. 14, построенный по А.А. Ляпунову и А.А. Титляновой (1974). На рис. 14 БГЦ также представлен как система блоков. В каждом блоке существует запас разного рода субстанций (вещество, энергия, вещество + энергия).

Рис. 14. Основные потоки углерода в лесном насаждении (схема по А.Ляпунову, А. Титляновой, 1974)

Блоки системы I – атмосфера (запас CO_2); II – растения (запас органического CO_2); III – подстилка (запас органического C); IV – органические остатки почвы (трупы животных, простейших, микроорганизмов); V – наземные животные (запас органического C); VI – почвенные животные (запас C); VII – микроорганизмы (запас C); VIII – органическое вещество почвы



Существуют потоки отдельных субстанций между отдельными блоками, а также потоки, входящие в БГЦ в целом или связывающие его с окружающей средой. Представление о сущности указанных на рис. 14 потоков, а также о широте связей при обмене углеродсодержащими веществами, не показанной на рисунке дают материалы табл. 1.

Таблица 1

Сущность основных потоков субстанций, в т.ч. углерода в лесном БГЦ
(по А. Ляпунову и А. Титляновой, 1974)

№	Форма	Звено от блока к блоку	Процесс, обеспечивающий поток, сущность потока
1	CO ₂	I – II	Фотосинтез
2	CO ₂	II – I	Дыхание растений
3	С _{орг.}	II – III	Отмирание растений (надземных органов)
4	С _{орг.}	II – IV	Отмирание растений (подземные органы)
5	С _{орг.}	II – V	Поедание растений надземными животными
6	С _{орг.}	II – IV	Поедание растений почвенными животными
7	С _{орг.}	III – V	Поедание подстилки надземными животными
8	С _{орг.}	III – VII	Потребление подстилки микроорганизмами
9	С _{орг.}	III – VIII	Синтез почвенного органического вещества из органических соединений
10	С _{орг.}	IV – VII	Поедание растительных остатков в почве почвенными животными
11	С _{орг.}	IV – VII	Потребление растительных остатков в почве микроорганизмами
12	С _{орг.}	IV – VIII	Синтез почвенных органических веществ из органических соединений, накопленных в блоке «органич. остатки в почве»
13	С _{орг.}	V – I	Дыхание почвенных животных
14	С _{орг.}	V – III	Выделение экскрементов, поступление трупов, личиночных шкурок наземных животных
15	С _{орг.}	VI – I	Дыхание почвенных животных
16	С _{орг.}	VI – IV	Выделение экскрементов, трупы, личиночные шкурки почвенных животных
17	С _{орг.}	VII – I	Дыхание микроорганизмов
18	С _{орг.}	VII – III	Отмирание микроорганизмов и поступление мертвых клеток в подстилку
19	С _{орг.}	VII – IV	Отмирание микроорганизмов и поступление мертвых клеток в почву
20	С _{орг.}	VII – VI	Поедание микроорганизмов почвенными животными
21	С _{орг.}	VIII – VII	Потребление почвенного органического вещества микроорганизмами

Сущность основных звеньев круговорота углерода в БГЦ представлен следующим неполным их списком.

1 – солнечная энергия, ассимилированная в процессе фотосинтеза; 2 – вынос зачатков организмов за пределы БГЦ; 3 – привнос зачатков организмов в БГЦ; 4 – поедание автотрофов фитофагами; 5 – перемещение консументов между биогоризонтами пологам, парцеллами; 6 – газообмен автотрофов с ОС; 7 – отмирание автотрофов; 8 – поедание отмерших автотрофов и их частей редуцентами; 9 – поедание редуцентов консументами; 10 – поедание трупов консументов редуцентами; 11 – газообмен между консументами; 12 – выделение экскрементов консументов редуцентами; 13 – водный обмен консументов; 14 – газообмен редуцентов; 15 – потребление автотрофами минеральных веществ почвы; 16 – потребление воды автотрофами; 17 – поступление отмерших частей автотрофов в почву; 18 – корневые выделения автотрофов; 19 – потребление редуцентами органических веществ почвы; 20 – внесение в почву продуктов жизнедеятельности редуцентов; 21 – водообмен редуцентов; 22 – отмирание редуцентов; 23 – поедание трупов редуцентов другими редуцентами; 24 – поступление отмерших редуцентов в почву; 25 – поступление в почву экскрементов и трупов консументов и т. д.

Углерод в биосфере представлен несколькими формами. В газообразном состоянии, в форме CO_2 он распространен в атмосфере. В океане он представлен в нескольких формах: в виде раствора газа в морской воде, в виде взвешенного вещества – коллоида, а чаще всего в виде твердого осадка в составе Ca_2CO_3 . На суше он встречается в составе органики, законсервированной, в виде гумуса, торфа, древесины, а также в форме ископаемых угля, нефти, газа.

Не менее сложную систему образуют по данным В.В. Никонова и Н.В. Лукиной (1994) в лесных биогеоценозах совокупности потоков минеральных элементов. Ученые в лесных биогеоценозах Кольского полуострова считают, что пространственная, временная, и функциональная неоднородности, а также многообразие живого веществ БГЦ обуславливают функционирование совокупности элементарных биогеохимических процессов: азральных, латеральных, элювиальных, биогенно-аккумулятивных.

Именно характер, степень проявления, сочетание и взаимодействие этих групп элементарных биогеохимических процессов обуславливает индивидуальные черты биогеоценозов и их комплексов. При таком подходе биогеохимический круговорот (глобальный биосферный процесс) предстает как целостная система, составленная элементарными, генетически разнородными универсальными биогеохимическими слагаемыми.

Очень важную роль в жизнедеятельности лесного ГЦ играет круговорот воды. Влага, выпадающая в виде осадков, проникает в почву, обогащается минеральными веществами и захватывается корнями деревьев. В растении она отдает растворенные вещества, а сама выбрасывается в атмосферу при транспирации в виде водяного пара. В атмосфере водяные пары от транспирации и от различных форм испарения конденсируются и снова выпадают на землю в виде атмосферных осадков. Известно, что для продуцирования 1 г сухого органического вещества требуется транспирировать примерно 500 г воды. Если принять за среднюю продукцию среднетаежного елового насаждения 4,0 т/га сухого вещества в год, то транспирационные расходы в таком БГЦ составят примерно 20 тонн.

По данным Р. Риклефса (1979) испарение 1 г воды требует 0,536 ккал энергии. Стало быть в рассматриваемом насаждении на транспирацию ежегодно тратится $10,72 \cdot 10^6$ ккал. Расчеты выполненные Р. Рифлексом, показывают, что водяные пары, содержащиеся в атмосфере (атмосферный фонд влаги) ежегодно совершает круговорот (атмосферная влага – осадки – почвенная вода и вода океана – растения – атмосфера) около 25 раз.

Вторым по представленности в атмосфере после азота является кислород, составляющий 21% ее по весу. Значительно больше кислорода находится на Земле в связанном состоянии. Кислород – один из основных элементов, «вращающий колесо жизни». Он находится у истоков преобразования энергии Солнца наземной субстанцией. Круговорот этого элемента в биологической системе представляется в следующем виде (рис. 15).

Стрелками показаны пути отдельных атомов. В круговороте кислорода приведены структурные формулы двуокиси углерода и воды (НОН ОСО, соответственно), чтобы яснее показать пути отдельных атомов кислорода.

Согласно рис. 15 молекула кислорода (O_2), образующаяся при фотосинтезе, получает один свой атом от двуокиси углерода, а другой – от воды.

Молекула кислорода, потребляемая при дыхании, отдает один свой в атом двуокиси углерода, а другой – воде.

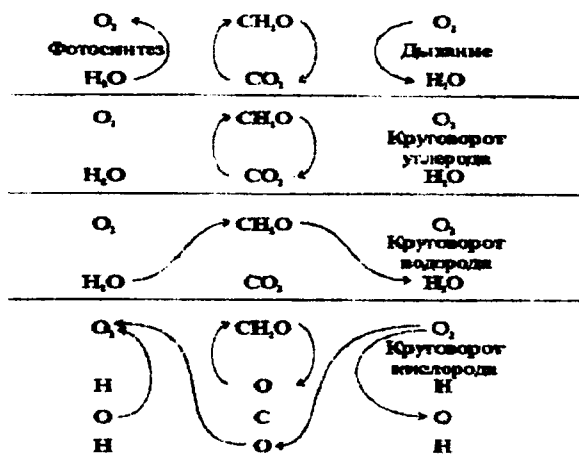


Рис. 15. Круговорот углерода, водорода и кислорода в процессах фотосинтеза и дыхания (схема по Р. Риклефсу, 1979)

Биологический круговорот азота, одного из важнейших элементов питания растений, заметно отличается от круговорота других элементов, при круговороте этого элемента происходит поэтапный распад органических соединений, в котором участвует много разных организмов и в результате которого азот в конечном счете переходит в нитратную форму. Из всех доступных форм, в каких азот содержится в почве, наиболее предпочтителен аммиак (NH_3) или ион аммония (NH_4), потому что превращение их в органическое вещество требует минимальных химических перестроек. Однако аммиак не устойчив в почве и к тому же в высоких концентрациях токсичен для растений.

Аммиачная форма азота хорошо растворяется в воде и утрачивается для растений. Часть аммиака, удержавшегося от вымывания, подвергается воздействию специализированных бактерий (азотфиксирующих) и превращаются в нитрат (NO_3). Нитраты быстро и легко усваиваются растениями.

Биохимические превращения азотсодержащих соединений чрезвычайно разнообразны, потому что азот может легко соединяться с другими элементами несколькими способами. Наиболее важное значение в круговороте имеет распад органических азотсодержащих соединений в результате аммонификации и нитрификации, восстановления нитратов и нитритов до молекулярного азота (N_2). Далее происходит распад органики с денитрификацией и выделением элемента в атмосферу. Имеет значение процесс биологической ассимиляции атмосферного азота путем его прямой фиксации. Для лесных БГЦ важное значение имеет участие в составе растительности видов, способных фиксировать азот корневыми системами из атмосферы.

Рассмотренные схемы показывают, что процессы переноса биогенных элементов между отдельными блоками БГЦ довольно сложны и разнообразны. Ассимиляция органического вещества и создание продукции сопровождается переходом минеральных веществ из неорганического блока в органический. В круговороте углерода, водорода, кислорода и воды, азота, фосфора, серы и др. Самым главным компонентом выступает первичная продукция, создаваемая в БГЦ. Процессы ассимиляции и распада, благодаря которым происходят круговороты биогенных элементов в биосфере, тесно связаны с поглощением и высвобождением энергии организмами.

4. КОМПОНЕНТНАЯ СТРУКТУРА ЛЕСНОГО ФИТОЦЕНОЗА

4.1. Фитоценоз – подсистема БГЦ

Главным компонентом, подсистемой первого порядка в лесном БГЦ является фитоценоз. Свойства лесного биогеоценоза, как и любого другого, определяются в основном свойствами и структурой фитоценоза (ФТЦ).

Лесным фитоценозом принято называть всю совокупность растительности, образующей на лесном участке (вместе с другими компонентами) лесной биогеоценоз – лесное насаждение. По нашему представлению совокупность лесной растительности это еще не «лес», как следует по ГОСТ 18846–87, а только лишь составная, хотя и очень важная его часть. Лесом или лесным насаждением, как уже было оговорено выше, условимся называть весь комплекс биогеоценоза, т.е. совокупность растительности, животных и микроорганизмов, обитающих на участке вместе с характерными для него условиями среды.

Во избежании разночтений в понимании предмета обсуждения составных частей фитоценоза условимся рассматривать его как подсистему БГЦ, как один из важнейших его блоков. Компонентами ФТЦ по аналогии с лесоведением выступают эдификаторная древесная растительность, представленная разными поколениями, в т. ч. подростом; подлесочный древесно-кустарниковый ярус и несколько ярусов травяно-кустарничковой и мохово-лишайниковой растительности, образующих живой напочвенный покров. Каждая из лесообразующих пород, каждый выделяющийся полог в древесном ярусе, каждая популяция подлесочных кустарников и древесных пород в подросте, каждый из ярусов живого напочвенного покрова, а также совокупность внеярусной эпифитной растительности рассматриваются как элементы соответствующего компонента ФТЦ.

Основу лесного фитоценоза (ФТЦ) составляет, как уже отмечалось, зеленая, типично лесная и, прежде всего древесно-кустарниковая растительность. Именно группировки древесного и кустарникового ярусов будут определять внешний облик, пространственные границы и природную сущность фитоценоза, а, следовательно, главные пространственные рубежи и все свойства самого насаждения, т.е. биогеоценоза в целом. Именно дре-

весная растительность будет определять функционально-продукционный статус лесного БГЦ, поскольку она является ведущим звеном совокупности продуцентов.

Как показывают наблюдения лесоведов, фитоценологов, такое свойство ФТЦ, как внутренняя его однородность не всегда может быть выражено отчетливо (за редкими исключениями). Фитоценоз можно рассматривать как совокупность многих видов растений, зависящих каждый в отдельности от очень многих факторов и воздействующих в то же время (в силу своей жизнедеятельности) на очень многие соседние организмы и их совокупности. Это воздействие может проявляться как прямо, так и опосредовано, через другие факторы или элементы ФТЦ. То есть каждый компонент ФТЦ, как биологическая подсистема, имеет неограниченно большое число входов и выходов, через которые осуществляется связь между всеми компонентами, элементами ценоза, и одновременно между компонентами анализируемого ФТЦ и группировками соседних БГЦ.

Составляющие лесной ФТЦ многочисленные виды, входящие в различные подчиненные подсистемы, обладают в то же время определенной автономностью. Высказываются даже суждения (Уткин, 1970, 1992; Фрей, 1970; Василевич, 1983) об определенной условности приписываемой фитоценозу пространственной однородности. Известно, что границы между ФТЦ иногда улавливаются лесоведами лишь интуитивно, поскольку они визуальнo слабо выражены. При установлении границ иногда используют практические навыки или опыт специальных исследований, поскольку физические параметры неоднородностей в группировках лесной растительности могут не показывать наличия рубежа.

Теоретически границу между смежными ФТЦ устанавливают по тесноте связей между его элементами. Сила (теснота и обусловленность) этих связей снижается с приближением к границам сообщества. У границ сила их взаимоотношений становится меньше, чем между смежными элементами соседнего ФТЦ. В слабой выраженности границ лесных ФТЦ можно еще раз видеть уже упомянутое диалектическое единство названных выше биологических законов: с одной стороны – географического и эволюционного континуума (непрерывности) растительного покрова; с другой – экологической дискретности состава и структуры растительных сообществ (Василевич, 1983).

Со свойствами континуальности растительного покрова и обусловленности свойств БГЦ конкретными эдафическими условиями связано другое их важное свойство – воспроизводимость, т.е. способность к «дублированию и повторениям» во всех своих свойствах там, где могут сложиться аналогичные условия среды. Существенно, что свойство воспроизводимости ФТЦ, его способности к «тиражированию» может проявляться как в пространстве, так и во времени (Ивашкевич, 1933; Колесников, 1956; 1961; Мелехов, 1968). Именно это обстоятельство является теоретической канвой при выстраивании принципов типологической классификации лесов на генетико-динамической основе.

Самое первое представление о сущности лесного БГЦ складывается под впечатлением внешнего облика насаждения, представляемого фитоценозом, прежде всего его пространственными параметрами.

4.2. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Ярусность растительности

Морфология лесного ФТЦ оценивается как по вертикальному его профилю, так и в горизонтальном отношении. Геоботаники (Ниценко, 1971) описывают 10 характерных свойств или морфологических параметров ФТЦ. Многие из этих характеристик применимы при познании особенностей и сущности лесных растительных сообществ. Наибольшее значение в лесоведении и биогеоценологии имеют ярусность и мозаичность.

Ярусностью в биоценологии называют размещение растений различных видов на разных высотах над поверхностью почвы и на разных глубинах в почве. В лесных сообществах это общебиологическое явление проявляется со всей очевидностью, имеет определяющее значение и потому всегда учитывается, как при исследованиях, так и в практическом лесоводстве.. В лесных ФТЦ, также как и других, (луговых, болотных), необходимо различать ярусность надземную и подземную.

Первопричиной надземной ярусности выступает неодинаковая освещенность в пространстве ФТЦ. Именно различия в интенсивности света и в режиме освещенности в разных пунктах пространства полого определяет «субординацию» и фитосоциальный статус популяций, группировок и

ценозеек разных биологических видов в пологе леса. Имеет значение не только соотношение во времени прямой и скользящей, полной и рассеянной радиации, но также уровень ФАР и структура световых спектров на разной высоте. Полог леса выступает как своеобразная оптическая и радиационная система, для которой характерны неустойчивость и высокая мобильность.

Таким образом, ярусность проявляется не только в том, что слагающие полог леса растения имеют неодинаковую высоту, но и в том, что они различны по своей экологии, предъявляют неодинаковые требования к экотопу и способны по-разному его осваивать. Как в надземной, так и подземной частях на характер распределения живого вещества по профилю может оказывать влияние эффекта «первоселов». Виды, заселившие местообитание первыми, чаще «диктуют» условия для видов, поселяющихся позднее.

Каждый ярус пространства ФТЦ связан со своей особой экологической нишей, являющейся частью общей среды сообщества (фитоценосреды). В один ярус чаще входят растения с близкими требованиями к условиям среды, а растения разных ярусов различаются между собой по комплексу экологических свойств.

Верхний ярус обычно находится под наибольшим воздействием внешних климатических условий, тогда как нижние ярусы больше связаны с фитоценоклиматическими условиями сложившимися на участке. В то же время каждый ярус играет в сообществе свою роль и является важной его структурной частью в связи с наличием тесных взаимодействий растений, преимущественно конкурентных (Сукачев, 1928). Таким образом, яруса в лесных сообществах — это не только морфологические элементы, но также в не меньшей мере — экологические, фитоценотические подразделения. Сообщества, ярусы, являясь самыми крупными структурными частями растительных сообществ, определяют в значительной степени их общий характер и физиономичность. Многоярусные сообщества всегда разнообразнее и сложнее по своей организации одноярусных, простых ценозов.

Растения верхних ярусов обычно занимают более светолюбивые растения. Располагающиеся ниже обычно, не только менее требовательны к освещенности, но и лучше приспособлены к колебаниям температуры и влажности. Под своими кронами они создают особые условия освещенности, атмосферного увлажнения и тепла. Чем больше сомкнут верхний ярус,

чем сильнее выражена его средообразующая роль, тем сильнее экологические и физиологические различия растений разных ярусов.

В свою очередь растения нижних ярусов оказывают влияние на группировки верхних ярусов. Так, ковер из мхов в еловом насаждении накапливая влагу, влияет на ход метаболических процессов особей ели в верхнем ярусе. Исследователи-лесоводы неоднократно подчеркивали, что жизнь и динамика древесного яруса неразрывно связаны с жизнедеятельностью нижних ярусов. Эта связь, прежде всего, отражается на ходе возобновительных процессов. Подобная же ситуация наблюдается и в подземных «этажах» фитоценоза.

Корни, располагающиеся в лесной подстилке или в нижних слоях почвы, перехватывают влагу, поступающую с осадками, «отрезают» ее от ниже расположенных корней других биологических видов. Вместе с тем известно, что нижние корни способны отбирать капиллярную влагу и перехватывать ее, препятствуя поступлению к корням верхних этажей. Таким образом, ярусность представляет собой одну из основных специфических особенностей фитоценоза, возникающую в процессе естественного отбора различных совместно обитающих биологических видов, форм, разновидностей (Воронов, 1973). Эта специфика «подчинена» обеспечению наиболее эффективного и более полного использования всего спектра экологических условий среды местообитания.

По мнению А.А. Корчагина (1976) ярусность наиболее отчетлива тогда, когда ярусы образованы растениями, относящиеся к биоморфам, достаточно отчетливо различающимися по высоте, когда растения слагают более или менее густой покров и когда флора района сравнительно бедна, а условия существования ограничивают набор видов разных размеров и разных жизненных форм, способных заполнить все пространство внутри сообщества. Хорошо выражена ярусность в таежных лесах с их сравнительно бедным видовым составом. Сложнее выглядят лесные ФТЦ зон смешанных и широколиственных лесов.

Поскольку эдификаторный ярус доминирующих видов меньше зависит от ниже располагающихся подчиненных группировок растительности, то он может существовать как при наличии этих подчиненных элементов ценоза, так и без них. Так под пологом средневозрастного ельника нижние яруса растительности могут отсутствовать: из-за дефицита света. Но со

временем, по мере изреживания полога из ели, по мере очищения стволов от сучьев, условия освещения внизу улучшаются. Под пологом древостоя появляются подлесок, травяно-кустарничковая растительность, подушки мхов. Со временем накапливается подрост ели или пихты.

Существует несколько подходов к выделению ярусов. Один из них – по высоте растений. Это наиболее простой способ, основывающийся на использовании формального признака – относительных размеров растений. Так, в лесных сообществах северной Фенноскандии традиционно выделяют семь формальных ярусов растительности. Верхний древесный ярус – 15 (10–15) м высоты; нижний древесный – 6 (3–6) м; кустарниковый – 2 (1,5–2) м; верхний травяной – 80 (40–80) см; средний травяной – 30 (20–30) см; нижний травяной – 10 (5–10) см; напочвенный – до 3 см. В лесоведении, в т.ч. в отечественном использовании этого простого способа ограничивается лишь случаями специальных статических описаний растительного покрова.

Выделение ярусов по биоморфам. В лесных ФТЦ, как известно, сочетаются растения разных биоморфологических групп: деревья, кустарники, травы, мхи. Эта «формальная» сторона представляется естественным поводом разделения лесных сообществ на ярусы. Поэтому биоморфологический подход является наиболее старым и проверенным приемом дифференциации полога леса. Мнения сторонников этого подхода расходятся лишь по выделению числа ярусов. Это число колеблется от 2 до 10, в зависимости от характера объекта и целей исследований.

Мнения исследователей различаются также в оценке изменений положения растений в пологе со временем. В.Н.Сукачев (1928) указывал, что каждое отдельное растение может принимать участие в сложении сообщества в трех формах: 1 – оно может быть вполне жизненно, но из-за молодости не играет в сложении сообщества той роли, которая ему принадлежит в стадии полного развития; 2 – оно (растение) вполне развито и оказывает влияние на другие растения; 3 – оно угнетено и потому не может играть подобающей ему роли в сообществе. В связи с этим требуется различать *временное* и *постоянное* положение растения в сообществе.

Выделение по биологическим признакам. Сторонники этого подхода учитывают прежде всего биологическую (эколого-фитоценотическую) роль растений в ценозе. Так Г.Ф. Морозов неоднократно подчеркивал, что

при описании насаждения важно различать в подчиненной части такие элементы лесного сообщества, как подрост и подлесок. В одном случае речь идет о совокупности древесной растительности, представленной видами древесных пород-лесообразователей. Эти группы растений входят в нижний ярус древесно-кустарниковой растительности временно, по своей молодости. В другом случае речь идет о совокупности видов, которые не могут быть лесообразователями, в полном смысле этого понятия по своей природе, по своей биологии, хотя способны к самовозобновлению, т. е. могут существовать долгое время, соразмерное с периодом жизни всего сообщества.

Для лесовода больше подходит принцип, основывающийся на учете различий отдельных элементов леса по высоте и функциональной роли в сообществе, по биоморфологической природе. В.Н. Сукачев (1961), исходя из этого, расчленяет древесную растительность на 2–3 яруса, а подлесок и травяно-кустарничковый принимает как отдельные ярусы, которые при необходимости предлагает подразделять на подъярусы. Кроме этого он выделяет отдельно нижний мохово-лишайниковый ярус. При выделении ярусов в зоне тайги необходимо учитывать, как уже отмечалось, что ярус в лесной биогеоценологии — явление морфологическое, экологическое и фитоценотическое одновременно, что ярусы, как самые крупные единицы вертикальной структуры сообщества, должны достаточно резко отграничиваться друг от друга габитуально, значительно отличаться экологически, и соответственно быть неодинаковыми по роли в жизни сообщества (рис. 16).



Рис. 16. Ярусность в лесном фитоценозе

Основу лесного фитоценоза составляет древесная эдификаторная растительность – совокупность деревьев, занимающих господствующее положение в местообитании и образующих доминирующий ярус. Древесный ярус имеет наибольшее значение, так как составляет наибольшую фитомассу. он обуславливает общую высоту и внутреннее строение всего сообщества и в наибольшей степени формирует внутренний фитоклимат сообщества. Высота древостоя в данном случае выступает как некий интегральный показатель общей экологической емкости и биологической продуктивности сообщества. Среди главных причин, обуславливающих высоту совокупности эдификаторной древесной растительности, оказываются климатические и почвенно-гидрологические условия местообитания и степень соответствия этим условиям лесообразующих древесных пород. Под пологом древостоя размещаются другие ярусы растительности: кустарники, молодые поколения лесообразующих пород, кустарнички, травы, мхи и лишайники. Самый нижний ярус – мохово-лишайниковый.

В лесоведении важное значение имеет ярусность корневых систем растительных сообществ. Различия в заселенности жизнью разных слоев почвенного профиля определяются биологией растительных видов ФТЦ, а также свойствами почвы, ее биохимическим потенциалом и механически составом. Различия в распределении корневой массы по профилю почвы, разная глубина освоения почвенной среды в лесных сообществах может быть связана как с изменением влажности, тепла, так и с дефицитом тех или иных элементов почвенного питания.

Подземная стратификация, живой массы также как и надземная ярусность, наиболее ясно выражена в лесных сообществах, отличающихся большим охватом пространства, в т.ч. и в области ризосферы. Для жизнедеятельности ценозов большое значение имеет характер размещения активной части корневых систем. Различные биологические формы растений различаются между собой не только высотами надземных частей, но также размещением в почвенной толще. Глубже всего проникают корни деревьев. Меньшей глубины достигают ярусы кустарничковой и травянистой растительности. Существенно, что физиологически активных корней у всех групп растений больше в верхних слоях почвы, а с глубиной доля их последовательно, а чаще довольно резко снижается.

А.А. Корчагин предлагает различать в лесных ценозах три яруса подземных органов:

1) верхний, небольшой мощности (5–10 см). Этот горизонт обильно пронизан корнями и корневищами травянистых и кустарничковых растений. В массе корней преобладают физиологически активные.

2) средний ярус (до 30–40 см), в котором преобладают корневые системы кустарников и деревьев. Здесь невелико участие физиологически активных корней, очень мало корней кустарничков и травянистых растений.

3) нижний ярус, обычно наиболее мощный, до 1–2 м. Здесь доминируют корни древесных растений (преимущественно скелетная часть).

Глубина проникновения корней, разделение на условные ярусы неодинаковы в разных лесорастительных условиях. В бореальной зоне может появляться влияние мелких молодых (не развитых еще) почв. Во многих районах Севера ограничивающим фактором может выступать вековая мерзлота, а в горных районах – также каменистость почв (молодость почвообразования).

Расчленение лесного ценоза на ярусы не всегда помогает оценить во всей полноте их структуру. В ряде случаев полезно выделять *пологи растительности*. Понятие «полог» в лесоведении целесообразно принимать в редакции В.Н. Сукачева. Пологом ученый предлагает именовать совокупность деревьев одной породы, ощутимо отличающейся от других средней высотой

(рис. 17).



Рис. 17. Пологи в леном насаждении (по А.А. Корчагину, 1976).

Различия могут быть обусловлены либо разницей в возрасте особей в группировках, либо в различиями в их угнетенности (в жизненном состоянии). Пологи с течением времени могут изменяться: более молодые поколения будут со временем выходить в верхние биогоризонты насаждения. Пологи всегда более динамичны, по сравнению с ярусами. В сообществе лесной древесной растительности пологи так же как и ярусы, имеют фитоценологическую сущность. Однако природа взаимоотношений особей в ценозе здесь выражена меньше, чем в ярусной структуре. Обычно в древостоях лесов России выделяют 4–6 пологов, в бореальной зоне – меньше, чем в зоне умеренного климата.

Принято считать, что в коренных лесах мало затронутых влиянием человека или пожаром соотношения высот сложившихся ярусов длительное время остается стабильным, более – менее постоянным. Это соотношение может меняться при радикальных изменениях среды. Пологи же – явления очень динамичные, временные, меняющиеся в течении жизни сообщества.

Для лесной биогеоценологии представляет интерес также представленный выше подход Ю.П. Бялловича к формализации вертикальной неоднородности растительности леса. Ученый предложил (см. раздел I) детальное деление биогеоценозов на биологические горизонты (биогеоризонты). Под биологическим горизонтом предлагается понимать «...вертикально обособленные и по вертикали далее не расчленимые части биогеоценоза». При этом стратифицируются как сами биогеоценозы (горизонты биоты), так и не входящие в их состав участки биосферы (горизонты лесной среды, горизонты фитолимата). В этих внешних по отношению к биоте «нишах» протекают в основном процессы географического и геохимического свойства, связанные с процессами, происходящими в самих БГЦ. Одновременно это структурно-динамические элементы внешней среды биогеоценозов.

Интересный подход при оценке вертикальной структуры полога предлагает В.В. Плотников (1977). Критерием структурной организации полога по вертикали исследователь предлагает «коэффициент заполнения». Под коэффициентом заполнения на любой высоте, в любом слое полога насаждения понимается численность особей на единице площади, обладающих каким-то заданным (исследуемым) свойством. Таким свойством могут

быть разного рода морфометрические показатели (наличие «здоровых побегов определенного возраста», «предельный возраст хвои не ниже определенного», «число побегов в мутовке с генеративными побегами» и т.л).

Значение показателя определяют при анализе конкретного древостоя посредством сплошного измерения высоты каждого дерева и протяженности его кроны. Осуществляется своеобразное «сканирование» древостоя, с расчленением на горизонты – слои, произвольно выбранной толщины. В каждом слое подсчитывается количество деревьев с исследуемыми признаками или свойствами, определяется долевое участие таких деревьев – коэффициент (%%) заполнения пространства (по тому или другому признаку).

Мозаичность лесного ФТЦ

Лесной фитоценоз, как и фитоценозы другого класса обычно не бывает однородным в своих границах, поскольку полная однородность местобитания – лишь идеальный, не достижимый в реальности предел. Это свойство имеет свое биологическое экологическое объяснение, оно играет важную роль в жизни сообществ.

Горизонтальное сложение растительных сообществ можно рассматривать в двух аспектах:

1 – как состав растительного покрова из первичных, пространственных, основных элементарных единиц структуры (отдельных биогрупп, например);

2 – как состав растительного покрова из более или менее однородных, пространственно отграниченных «пятен» растений. Эти условные «пятна» различаются между собой по ряду признаков и в первую очередь по габитусу, по размерности особей биологических видов, создающими неравномерность, мозаичность растительности разной степени выраженности. Природа мозаичности растительного покрова может быть обусловлена разными факторами. С учетом этих факторов геоботаники различают четыре типа мозаичности.

1. Экотопическая мозаичность – это пятнистость, обусловленная мелкими неоднородностями условий среды – микросредой. Это самые распространенные проявления неоднородности растительного покрова. Первостепенное значение имеет неоднородность на уровне нанорельефа и свя-

занные с ней микроразличия почвенных условий (механический состав, влажность, мощность и сложение органогенных горизонтов). Множество примеров мозаичности подобного типа лесовед обнаруживает при анализе возобновительных процессов на обезлесенных участках, при начальных стадиях существования ФТЦ. Поскольку каждая микрогруппировка растительности, образовавшаяся в своей «ячейке» среды, будет обладать своими характерными воздействиями на экотоп, явления мозаичности экотопического типа всегда отличается прогрессирующим во времени характером.

2. Фитогенная мозаичность – неоднородность, возникающая под влиянием самой растительности. Биологически обусловленная пятнистость растительного покрова самый распространенный тип мозаичности. В зависимости от характера заселения территории и биологических свойств растений можно выделить несколько разновидностей этого типа мозаичности, встречающихся при решении лесоводственных задач. Различают мозаичность, возникающую при заселении растительностью свободных субстратов (отмели, карьеры, осыпи и т.п.). Часто встречается мозаичность, вызванная разрастанием растений. Ее называют еще мозаичностью зарослевой. Заросли в лесных фитоценозах могут образовывать многие растения подлеска, напочвенного покрова (малина, можжевельник, кипрей, лещина, кукушкин лен, сфагнумы и др.). Здесь имеет значение распространение семян и особенности вегетативного возобновления популяций. Есть необходимость различать также мозаичность, обусловленную **неоднородностью почвенных условий и ценобиотическую**, связанную с характерными взаимоотношениями отдельных видов или ценопопуляций. Иногда говорят о пятнистости, связанной, с **возрастной неоднородностью популяций** эдификаторных видов. Все эти типы неоднородностей широко распространены во множественностях лесных ФТЦ.

3. Антропогенная мозаичность – возникает под влиянием деятельности человека. Она может быть спонтанной, не целенаправленной, но может быть и результатом осмысленной деятельности. Большое разнообразие представляет мозаичность растительности свежих сплошных вырубок, связанную с разнообразием воздействий на почву лесозаготовительной техники. Отдельную разновидность составляет мозаичность растительности, обусловленная деятельностью животных (оленьи тропы, кабаньи походы, вытаптывание домашним скотом).

Структурно мозаичность лесной растительности рассматривают обычно с выделением таких крупных образований в рамках ФТЦ, как парцелла (ценоэлемент), микроценоз (микрогруппировка) и синузия.

Парцеллой называют структурную часть сообщества, дифференцирующую его в горизонтальном направлении, в зависимости от состава и свойств всех ярусов надземных и подземных частей растительности и с учетом неоднородности свойств экотопа. Границами парцеллы, так же, как границей фитоценоза и биогеоценоза в целом, выступает растительность. Таким образом, парцелла – элементарная единица не фитоценоза – а структурная, комплексная часть БГЦ в целом (Дылис и др., 1964), хотя она выделяется по свойствам растительности.

Парцеллярный уровень организации лесных сообществ хорошо проявляется на этапах образования начального ценоза. Наиболее наглядна она на вырубках заселяющихся растительностью разных фитоценологических групп. Каждая из таких группировок (фрагменты с плотным вейниковым травостоем, с ягоdnиковыми кустарничками и редким вейником, с доминированием молодой порослевой березы, с преобладанием подроста ели и зарослей малины и т.п.) приурочены к участкам испытывавшим различные воздействия (с разным нарушением почвенного покрова при механизированных лесозаготовках). Как показывают исследования (Цветков, 1983, 1986; Паутов, 1984, 1987; Паутов, Ильчуков, 1992 и др.), каждая такая парцелла характеризуется совершенно особой фитоценологической средой.

Для лесовода особенно важно, что первично складывающаяся на вырубках парцелла открывает собой по сути специфический динамический ряд формирования лесного БГЦ. Весьма существенно, что со временем парцеллы формирующихся насаждений изменяют свою структуру. Границы их в молодом лесу очень динамичны. Со временем численность парцелл в ФТЦ снижается и они все больше стабилизируются в своих границах. Динамика парцелл формирующегося насаждения – ключ к поиску эффективных приемов регулирования структуры БГЦ и повышения производительности леса.

Лучше всего с парцеллярной структурой БГЦ знакомиться в смешанном лесу. В пределах елового БГЦ (волосисто-осоково-мшистый липовельник Подмосковья) Н.В. Дылис (1969), например выделяют 9 парцелл.: 1) – елово-волосистоосоковая; 2) – мелкотравно-моховая; 3) – густые груп-

пы елового подроста; 4) – липовая; 5) – подрост ели под осиной; 6) – осиново-снытьевая; 7) – крупноппоротниковая в «окне»; 8) – елово-щитовниковая; 9) – хвощевая в «окне». Приведенный перечень говорит сам за себя. Лесные парцеллы значительно отличаются друг от друга прежде всего физиономически – структурой составом растений, образующей группировку. Они различаются по режимам тепла, освещенности, летнего увлажнения, по накоплению снега и его таянию, по количеству и качеству вносимого в почву органического материала, скорости разложения. Остается открытым вопрос о соотношениях минимальных размеров парцелл и ФТЦ с учетом необходимых площадей их выявления.

Парцеллы различаются запасами почвенных подстилок, направлениями почвообразования. Существенно, что разница во многих параметрах между парцеллами одного БГЦ может быть больше, чем между усредненными значениями разных биогеоценозов в целом. В разных парцеллах «прописано» различное животное население, наибольшие различия в обилии и виде составе почвенных беспозвоночных, в численности наземных насекомых. Очень важно, что в разных парцеллах создаются неодинаковые условия для возобновления древесных пород. Участки парцелл различаются численностью подроста.

Микроценоз – закономерно сложившаяся, наименьшая по размерам структурная единица горизонтального расчленения всего сообщества, включающая все ярусы, обособленная по всей вертикальной толще, за исключением почвенных условий причинами появления микроценозов могут быть неоднородность расселения, специфические взаимоотношения видов, а также многочисленные экологические «наземные» факторы (различия в освещенности в теплообеспеченности, в увлажнении и т.п.). Самым существенным в этом природном образовании является появление так называемого «ценотического поля» – проявление взаимовлияния между группами однородных по биологическим свойствам видов.

Примерами микроценозов в лесных сообществах являются куртины вереска с редкими растениями толокнянки среди кустарничков (черники, вороники), куртина кустистых лишайников (2–4 близких по биологии вида) среди сфагнового покрова на верховом болоте; группа подроста ели с моховым ярусом внизу в «окне» полога насаждения; биогруппа можжевельника с мохово-травяным ярусом внизу в смешанном сосново-еловом БГЦ,

куртинка иван-чая и вейника лесного на поляне; биогруппа малины с подмаренниками на лесной прогалине и т.п. По-существу, микроценоз – это элементарная материальная фитоценоотическая система (Норин, 1987).

Микроценоз отличается от соседних с ними по составу, по экобиологическим свойствам своих компонентов и по фитосреде. Это группировка, характеризующаяся своими специфическими взаимодействиями и взаимовлияниями как внутри себя, так и с окружающей средой.

Синузия. Под синузией (по Г. Гамсу, 1918) понимается совокупность (объединение) особей одного или нескольких сходных по фитоценоотическим, эколого-морфометрическим свойствам или по жизненной форме видов. В геоботанике пока нет единого устоявшегося общепринятого определения этой структурной единицы фитоценоза. Одни исследователи перво-степенное значение придают морфометрической стороне, другие склонны видеть в синузиях консолидированные союзы видов со сходными жизненными формами, т. е. видов, объединившихся на основе экологического сходства.

Принято различать несколько степеней или порядков синузий, отличающихся численностью участвующих видов, мерой сходства экологических свойств участвующих видов, близостью стратегий жизненных форм, пространственной однородностью. Синузией первого порядка считается растительная группировка, образованная особями одного вида. Синузия второго порядка (в некотором смысле абстрагированная единица) – совокупность растений разных видов, но относящихся к одинаковым жизненным формам. Синузия третьего порядка – совокупность видов, совместно образующих либо ярус, либо два-три близких яруса в сложном фитоценозе. Виды, составляющие последнюю могут относиться к разным классам жизненных форм.

Для лесоведов более близким является определение синузий в редакции В.Н. Сукачева. Синузии – «...это структурные части ФТЦ, характеризующиеся определенным видовым составом, определенной экологическим характером видов, их составляющих, и пространственной (или во времени) обособленностью, а следовательно – и особой фитоценоотической средой (микросредой), создаваемой растениями данной синузий...». По сути это одна-юрская группировка растений обособленная территориально, пространственно, флористически, экологически и фитоценоотически. Это группировка

растительности, занявшая исторически определенную экологическую нишу и приобретающая свои свойства, характеризующаяся определенной микро-средой. В таком сообществе прослеживаются достаточно характерные взаимоотношения между элементами, а также между сообществом и окружающей средой. Существенно, что сложившаяся в виде элементарного ценоза группировка не может существовать вне фитоценоза данного типа.

А.П. Шенников (1964) считает, что синузия, как составная структурная часть ФТЦ, характеризуется в то же время определенной самостоятельностью. Она связана с экологическими условиями своей ниши, так или иначе, отличающейся от соседних. Существенно, что близкие по природе синузии могут встречаться в нескольких типах ФТЦ. Так синузии кустистых лишайников (кладонии оленья, альпийская, лесная) могут встречаться в сосняках лишайниковых и в сосняках вересковых, кустарничково-лишайниковых на скалах, в сосняках сфагновых.

Еще более широким диапазоном условий произрастания характеризуются кустарнички: брусника, черника, вороника, вереск). Подобные лесные ФТЦ (с близким распространением сходных по структуре синузий А.П. Шенников предлагает называть *близнецовыми ФТЦ*. В принципе вполне возможно существование некоторых типичных для лесных сообществ синузий в виде самостоятельных ФТЦ. Те же лишайниковые сообщества в притундровой подзоне часто после рубок или пожаров образуют так называемые лишайниковые типы рубок (Репневский, 1961).

Тем не менее самостоятельность синузий все же условна. Наиболее выражена подчиненность ее фитоценозу в лесных сообществах. Структура и жизненность синузий ели под пологом березового древостоя в большой мере определяется характером этого древостоя, его возрастом, полнотой и сомкнутостью. С другой стороны, синузии нижних ярусов в лесу могут оказывать существенное влияние на структуру популяции породы лесообразователя. Так образование плотных синузий зеленых мхов под пологом ельника, задерживает возобновление главной породы. В итоге не происходит пополнения древостоя молодыми деревьями, изменяется возрастная и ценотическая структура ФТЦ.

Синузиальная структура лесных фитоценозов – показатель их сложности и следовательно – показатель экологической устойчивости в конкретных условия местообитания. Каждая синузия, как известно, занимает только

ей предназначенную экологическую нишу. Объем экологической ниши лесобразующей популяции, породы – эдификатора на участке леса – это определенный объем среды биосферы. Экологическое содержание ее – среда, сложившаяся в данном ФТЦ. На каждом участке господствующее положение занимает какая-либо одна синузия. Другие синузии, в нижних ярусах занимают соответственно, меньший объем условного гиперпространства ФТЦ. Чем уже пространство или структуры синузии, тем определенной параметры ее ниши. Чем сложнее синузиальное разнообразие, тем разносторонней и полней используются параметры биосферы в рамках ФТЦ. Схематически мозаичность горизонтальной структуры приведена на схеме (рис. 18).

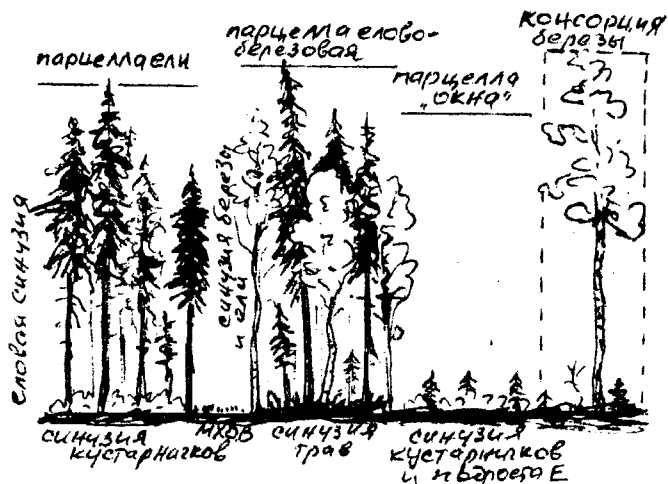


Рис. 18. Мозаичность лесного насаждения

В несложных по структуре сосняках лишайникового типа фитоценоз обычно складывается из одной синузии древостоя и одной-двух синузий кустистых лишайников. Большая часть среды леса остается не освоенной жизнью. Поселение в таких ФТЦ толокнянки или вереска будет означать расширение освоения экологического потенциала местообитания. Еще больше возрастает полнота освоения экотопа с поселением на стволах и в кронах деревьев лишайников – эпифитов.

Полной противоположностью северному сосняку лишайниковому с очень невысоким уровнем освоения жизненного пространства является ельник травяной или прирученный. Существенно более сложное строение

растительности, наличие более десятка синузий будет означать и более полное освоение ресурсного потенциала этого местообитания.

Для практического лесоводства представляет интерес вопрос сожительства синузий разного типа в одном ФТЦ. С этим вопросом связана возможность искусственного усложнения организации лесных сообществ посредством подсадок в целях повышения их производительности. Лесоводам Белоруссии (Жилкин, 1970) освоен прием повышения производительности леса посевом на участках лесных культур одновременно с посадкой саженцев многолетних люпинов.

Тесные взаимоотношения между популяциями и группами растений разных видов, с одной стороны и «привязанными» к ним цепями питания популяциями животных, с другой устанавливаются в ФЕЦ также по вертикали. Эти отношения проявляются в образованиях, так называемых консорций.

Консорцией (по В.В. Мазингу) называют систему разнородных организмов в сообществе, тесно связанных в своей жизнедеятельности общностью пребывания. Такие группы взаимосвязанных организмов в лесном БГЦ образуются как правило «на базе» автотрофа. Автотрофное – высшее растение выступает в роли детерминанта – своеобразного «каркаса», с которым связаны консорты (паразиты, эпифиты, симбионты и пр.)

Помимо организмов, питающихся тканями и соками детерминанта, среди консортов могут быть организмы, использующие его (детерминант) лишь как субстрат. Консорция в отличие от предыдущих образований (ФТЦ), является единицей одновременно структурной и функциональной.

Примером консорций может служить дерево березы повислой в березово-еловом БГЦ со множеством обитающих на ней и связанных с ней пищевыми цепями организмов («посетителей»). Связи консортов с детерминантом в этой трофической группе иллюстрирует рис. 19 (по П.М. Рафесу, 1978).

На рис. 19 изображены две цепи питания, начинающиеся от березы гусеницами двух видов: *березовой пяденицы* и *хохлатки-верблюдки*. Стрелки показывал потоки вещества и энергии от березы к названным двум видам листогрызущих насекомых, а от насекомых к их врагам. Листогрызущие вместе с сапрофитами, специализирующимися на утилизации трупов этих насекомых образуют I концентр. Стрелки показывает, что вещество и

энергия от насекомых листогрызущих идет к концентру II. Второй концентр образуют консорты, составляющие группу врагов пяденицы осенней и хохлатки-верблюдки. Третий концентр неоднороден по жизненным формам слагающих его видов. Сюда входят и хищные птицы и паразитирующие на консортах II типа насекомые. На самом деле число звеньев рассматриваемых структурных группах может быть больше, чем изображено на рисунке. Но по представленным на рисунке уже можно судить о сложности существующих в консорциях связей.

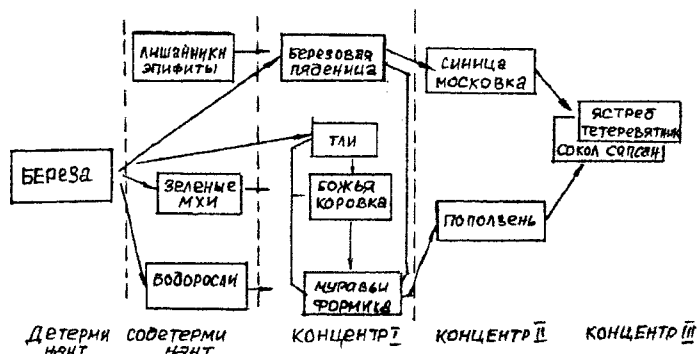


Рис. 19. Консорция березы (по П. Рафесу, 1978).

Консорция представляет собой биологическую систему, которая объединяет цепи питания. Как всякая экосистема консорция обладает особенностями, не свойственными составляющим ее компонентам.

Поскольку лесной БГЦ представлен многими популяциями видов, на участке рассматриваемого березово-елового леса мы встретим множество консорций не только рассмотренного типа, но и других. В качестве детерминантов кроме деревьев березы могут выступать деревья ели, кусты рябины или можжевельника в подлеске и др.

Переход в консортных представлениях от особей на уровень популяций вроде бы, как замечает П.М. Рафес (1966), предусматривает лишь незначительные изменения. Казалось бы только единственное заменяется множественным. Но на самом деле эти изменения совершенно меняют существо дела. В силу явления системности в сообществах происходит не простое суммирование отдельных консорций. Изменяется уровень вовле-

ченного в круговорот вещества и энергии, существенно усложняются и вследствие многовариантности ситуаций становятся более разнообразными цепи питания.

В сущности отдельно взятая консорция является по сути элементарной функциональной частью биоценоза, совокупность консорций на уровне популяций детерминантов – образуют уже систему более высокого уровня – функциональный блок биоценоза. Для лесоведов консортивный уровень представлений это путь к выработке мер по регулированию взаимоотношений между древесными породами и комплексом сопутствующих видов живых организмов, представляющих как категорию нежелательных (в определенной мере конкурентов), так и полезных для произрастания древесных пород (муравьи, тахины, шмели, пауки, наездники и многие др.) Это направление в силу его важности и специфичности может быть предметом отдельного разговора.

Важно подчеркнуть, что многие из так называемых видов рассматриваются лесоведами как лесные вредители и по тому оказываются «вне закона» и лишаются опеки человека. Больше того многие из них, имеющие впрочем такое же право под солнцем, как и деревья-лесообразователи рассматриваются объектом истребительных мер, включая приемы химических средств уничтожения. По современным представлениям тотальное истребление вредных с нашей (не совсем объективной) точки зрения организмов леса чревато многими нежелательными последствиями.

Принятые на международном уровне конвенции о биоразнообразии предусматривают более осмотрительное отношение к всем населяющим лес живым организмам. Без сомнения, в разработанные до нее многочисленные Наставления и Инструкции по борьбе с вредителями леса будут вноситься серьезные коррективы.

С понятием консорция тесно связано понятие «фитогенное поле». Знакомство с последним открывает хорошие возможности для лучшего познания характера взаимоотношений растений в группировках. Фитогенное поле (по А.А. Уранову, 1965) – это часть пространства, в пределах которой среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения. Это пространство, в пределах которого особь вида проявляет свое воздействие на среду и в свою очередь испытывает воздействие со стороны среды. Сущность фитогенного поля передает рис. 20.

Некоторыми фитоценологами, геоботаниками и лесоводами предлагается при рассмотрении элементарных структур горизонтальной организации ФТЦ выделять еще более мелкие подразделения *био*группы и *цено*ячейки (микрогруппировки). **Биогруппами** называют небольшие группы деревьев одного или разных видов, обособляющиеся в пространстве и характеризующиеся более - менее тесными взаимоотношениями. Отдельные деревья в них заходят ветвями друг к другу в кроны, вследствие чего кроны взаимодействуют. Еще более тесными у них оказываются контакты на уровне корневых систем.

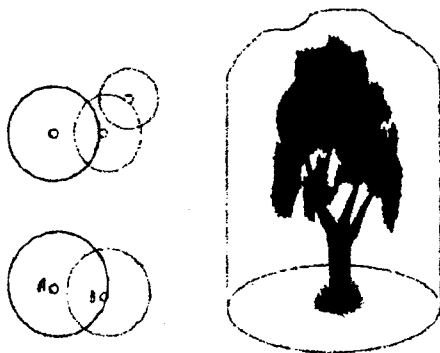


Рис. 20. Фитогенное поле (по А.А. Уранову, 1965)

Формирование биогрупп происходит первоначально под влияние неоднородной освещенности, неоднородности тепловых условий и условий увлажнения на поверхности почвы, а позднее – под контролем корневых взаимоотношений деревьев. Пройдя период отбора и жесткой конкуренции деревья в группе образую хорошо детерминированную организованную и устойчивую систему с четким разделением биосоциальных ролей. Как уже указывалось в биогруппах может быть объединено до 90 % и более деревьев БГЦ. То есть биогрупповая структура размещения деревьев отнюдь не случайна. Природа этого явления вполне целесообразна.

Формирование биогрупп происходит первоначально под влияние неоднородной освещенности, неоднородности тепловых условий и условий увлажнения на поверхности почвы, а позднее – под контролем корневых взаимоотношений деревьев. Пройдя период отбора и жесткой конкуренции деревья в группе образую хорошо детерминированную организованную и устойчивую систему с четким разделением биосоциальных ролей. Как уже указывалось в биогруппах может быть объединено до 90 % и более деревьев БГЦ. То есть биогрупповая структура размещения деревьев отнюдь не случайна. Природа этого явления вполне целесообразна.

Ценоячейка – группа растений с индивидуальными пищевыми непосредственными взаимодействиями, т.е. функционально связанная через среду. Объем ценоячейки по В.С. Ипатову (1966) определяется одним или несколькими тесно взаимосвязанным деревьями, существующими вне отчетливой связи с соседними группами или деревьями. Число ценоячеек в ФТЦ определяется количеством лучше развитых господствующих деревьев, образующих центры ценоячеек. Ценоячке может образовать отдельно стоящее дерево. Чем больше развито дерево доминант, тем больше от него зависят другие компоненты ценоячейки и тем целостнее сама ячейка. Существенно, что ценоячку нельзя считать единицей постоянной, она всегда существует

во времени. Морфологическая выраженность ячеек бывает очень разная. Она зависит от биологии видов и экологических условий эдатопа.

Понятия *биограмма* и *ценоячейка* во многом сходны, но между ними есть различия. Биограмма включает растения как в разной мере соподчиненные, так и ценотически равноправные, ценоячейка – всегда группа ценотически дереминированных особей.

Ценоячейку образуют растения одного вида или одной экбиоморфы, принадлежащих к одному ярусу. Устанавливающееся взаимовлияние между участниками распространяется «по горизонтали». Центром такого взаимовлияния является наиболее мощное, наиболее развитое растение). Б.Н.Норин считает, что ценоячейка способна формировать свое ценотическое поле. Ценотическое поле в пределах ценоячейки имеет две стороны: внутреннюю и внешнюю. Внутренняя часть поля – ограничивается фитогенным полем «центра» микроячейки (см. рис. 20).

В лесоведении морфоструктура лесного фитоценоза рассматривается с выделением лесоводственно-функциональных элементов. В сообществе лесного насаждения выделяют древостой, подлесок, подрост, живой напочвенный покров и внеярусную растительность – совокупность эпифитов.

4.3. Древостой – эдификаторный ярус ФТЦ

Главным компонентом лесного ФТЦ является безусловно доминирующая совокупность древесной растительности, в лесоведении именуемая древостоем. Напомним, что среди лесных БГЦ могут быть разновидности, лишённые яруса древесной растительности. Как уже отмечалось выше, пионерные фитоценозы, образующиеся после рубки или пожара на лесном участке, нередко не являются древесными. Эдификаторами здесь какое-то время могут выступать злаки, кустарники, травянистая растительность.

В лесоведении все древостои разделяются по форме на простые и сложные. Простым считают древостой, в котором не выделяются (по приведенным ниже критериям) двух и более ярусов. Сложный древостой – соответственно древостой, сложенный двумя или несколькими ярусами. Иногда представления о форме древостоя не укладывается в эту простую схему. Нередко древостой составляют совокупности деревьев разных возрастов образующих несколько условных пологов, а членение древесной растительности на ярусы не выражено.

Полог древостоев бывает достаточно глубоким по вертикальному профилю: высоты деревьев сильно колеблются. Вместо характерной для большинства пород древостоев с горизонтальной сомкнутостью появляется вертикальная сомкнутость. Это особая форма организации лесных сообществ. К ней требуется особый подход.

В лесоводстве расчленение древостоя на ярусы можно производить при полноте всей совокупности древесной растительности основной и второстепенной совокупностей не менее 0,3 (30 % от условной полной). Ко II и особенно – к III ярусу относят деревья, которые не менее, чем на 15–20 % ниже средней высоты I или, соответственно II яруса. При этом важно, чтобы изменчивость высот деревьев, входящих в один ярус, также не превышала 15–20 %.

Разумеется, подобным образом, может быть осуществлено чисто формальное разделение единого «живого» полога на элементы. Дело в том, что в насаждениях почти всегда найдется дерево или группа деревьев, которые не укладываются в «прокрустово ложе жестких таксационных придержек. Из соображений упрощения, имеет смысл пренебрегать такими частными случаями, обобщать подходы. В тех же случаях, когда элементы древостоя различаются значимо, лесовод вынужден считаться с явлением ярусности. Такой подход облегчает (формализует) и описание древостоя и назначение необходимых лесоводственных мероприятий.

Древостои оказываются чрезвычайно разнообразными по относительной численности участвующих в его составе древесных пород. В лесоведении принято различать среди них чистые и смешанные. Чистыми называют образования, слагаемые одной или почти одной породой. Иногда на присутствие в древесном ярусе нескольких особей других пород, не играющих существенной роли, не обращается внимание. Существуют определенная закономерная обусловленность состава пород условиями произрастания. Чаще всего чистые по составу сообщества образуются в местах обитаниях с бедными почвами.

Но иногда древостои с четким доминированием особей одной популяции образуются в богатых местообитаниях. Такое случается тогда, когда иные древесные породы не могут конкурировать с доминирующей по причине высокого соответствия биологии последней свойствам местообитания. Так на богатых серых лесных почвах, сформировавшихся на лессах,

ни одно порода не может соперничать с дубом черешчатым, для которого эти почвы наиболее благоприятны. Дуб быстро вытесняет здесь всех своих конкурентов.

Возможна и другая крайность, когда в местообитаниях, характеризующихся особо жесткими условиями, выжить может только наиболее неприхотливая порода, которая в конце концов и оказывается безраздельным хозяином положения.

Чаще же всего с усложнением условий произрастания, с увеличением богатства почв разнообразие породного состава древесных сообществ увеличивается, состав пород становится разнообразнее. Чем сложнее в древостое состав пород, тем выше биологическое разнообразие насаждения в целом, тем большей экологической устойчивостью оно обладает.

Положение пород в древостое бывает очень разнообразным. Различают породы *преобладающие и сопутствующие, главные и второстепенные*. Главная порода не обязательно может быть преобладающей, просто она представляет большую ценность с хозяйственных соображений (дает больший доход и т.п.). С составом пород древостоя связаны самые главные и важные свойства БГЦ вообще.

В биологическом отношении сложные древостой всегда более перспективны. Чаще они оказываются более продуктивными, более ценными в ресурсно-сырьевом отношении. К тому же смешанные по составу лесные насаждения более эффективны в экологическом отношении. Во первых они более равномерно используют лесорастительные ресурсы местообитания (ресурсы почвенного плодородия и радиационного спектра) и за счет этого оказываются более рациональными с позиций «экономики природы». С другой стороны, обладая большим биологическим разнообразием, такие насаждения оказываются несравнимо более устойчивыми к неблагоприятным факторам среды. При прочих равных они обладают более высоким средообразующим потенциалом.

Древостои, закономерно развиваясь, проходят определенные возрастные этапы онтогенеза. Как биогеоценозы всех других классов, лесные насаждения возникают, развиваются, достигают полной силы, наибольшей продуктивности, а затем стареют и распадаются, если не происходит своевременная смены поколений. Обычно в состоянии перестойности древостой могут находиться бесконечно долго, если не вмешивается человек или сти-

хийные силы. Биологическая сущность возрастного развития древостоев показана выше, при рассмотрении популяционной структуры лесных ФТЦ.

Свойства древесного яруса в сообществе во многом зависят от типа возрастной структуры. В тех случаях, когда лесные ценозы возникают при очень дружном размножении (возобновлении), возрасты отдельных особей в поколении не различаются существенно. Образуются одновозрастные древостои. Но очень часто формирование древостоя затягивается на одно-два и более десятилетий. В этом случае возникают сообщества с разновозрастными популяциями эдификатора. В зависимости от величины изменчивости возрастов деревьев различают несколько типов возрастной структуры. Лесоводы имеют дело с одновозрастными, относительно одновозрастными, условно разновозрастными, разновозрастными и абсолютно разновозрастными древостоями. Теоретически возможно существование даже абсолютно одновозрастных древостоев (в лесных культурах). С возрастной структурой, типом строения и составом пород связаны главнейшие свойства древостоев: их продуктивность, товарное качество, экологические свойства, а также устойчивость против неблагоприятных факторов.

Со структурной организацией лесного ФТЦ, с ролью в нем древесной растительности удобней познакомиться на примере конкретного лесного насаждения. Рассмотрим с этими целями участок ельника черничного в среднем возрасте 140 лет в средней подзоне тайги (район Плесеца). Участок насаждения располагается на слегка возвышенной нижней части склона древне аллювиальной гряды, имеющей слабо выраженный уклон на северо-восток. Почва среднеподзолистая суглинистая со следами слабого поверхностного оглеения, сформировалась на тяжелом моренном сутлинке. Насаждение разновозрастные, эндогенного происхождения условно коренного типа. Имеются следы неупорядоченной слабой выборочной рубки 20-23 летней давности.

Совокупность деревьев, образующих древесный ярус, имеет состав породы 8Е2Б+Ос. Ель образует глубокий полог с выраженной сомкнутостью вертикального типа. Ярусность в пологе ели не сформирована. Суммарная сомкнутость полога около 60 %. Визуально в древостое выделяется три элемента полога. В верхней его части (1 элемент с составом 10 Е) ель в возрасте 180 лет. Количество деревьев – 86 шт/га. Средний диаметр 28 см, средняя высота 19м. Высота деревьев колеблется от 24 до 16 м., диаметр стволов –

от 22 до 56 см. Масса стволовой древесины 73 м³/га. П элемент, образующий основную часть древостоя и среднюю его часть по положению в пространстве, имеет состав 8Е2Б. Возраст ели 120–140 лет. Густота 219 деревьев на га. Средний диаметр 18 см, средняя высота – 12 м, запас – 109 м³/га. Нижняя часть полога древостоя (III элемент древостоя) характеризуется составом 7Е3Б. Элемент сложен 326 деревьями 60–110 летнего возраста. Средний диаметр 12 см., средняя высота – 8 м., запас – 22 м³/га.

Размещение деревьев по площади не равномерное, породный состав профиля полога не однороден. Хорошо обособляются совокупности деревьев разной плотности заселения, а также группы деревьев, как в чистых, так и в смешанных по составу группировках. Преобладают однопородные биогруппы как главной породы, так и сопутствующей. При этом группировки особой главной породы более многочисленны и занимают большую площадь. Количество деревьев, входящих в биологические группы – 567 шт., что составляет 90 % от общего в насаждении. В целом в насаждениях аналогичного типа доля деревьев, объединенных в чистые по составу и смешанные биогруппы, может колебаться от 82 до 93 %.

Среди совокупности «свободно растущих» деревьев на главную породу приходится только около 35 %. Средний класс положения в пологе у ели – III,2, у березы – II,7. Это означает, что «биосоциальный статус» березы в насаждении несколько выше, чем у ели.

В общей совокупности древостоя деревья, составляющие ведущую его часть (I – II классы положения в пологе), занимают около 18 %. В аналогичных условиях близких по структуре насаждений участие этой совокупности колеблется от 15 до 24 %. Особи ели в ведущей части рассматриваемого насаждения составляют 88 %. В основной части древостоя (деревья I – III классов), на которую приходится около 40 % всей численности деревьев, ель составляет уже примерно 70 %.

В общей совокупности особой ели (427 шт.) деревья «доминанты в биогруппах» составляют 17 % (72 шт.), «равноправные в биогруппах» – 21 % (87 шт.) со «смешанным положением в биогруппах – 28 % (149 шт.), «подчиненное» – 25 % (104). В «березовом» элементе леса всего 204 дерева. Распределение их по категориям взаиморасположения выглядит совершенно иначе. Свободно растущие занимают около 10% (20 деревьев), доминанты – в биогруппах – 14 (29 шт.), равноправные в биогруппах – 22 %

(45 шт.), смешанного положения – 36 % (73 шт.), подчиненные – 18 % (37 деревьев). Природа и структурная организация древостоя при дифференциации деревьев по классам положения в пологе и категориям существенно обогащается, что может служить базой для отработки более эффективных приемов управления его развитием.

Общий запас стволовой массы древесины в насаждении 204 м³. На совокупность деревьев I-го элемента леса приходится примерно 36 %, на деревья II-го элемента – около 53 %, III-го, соответственно – 11 %. Запас совокупности деревьев ведущей части древостоя – 35 %, основной его части – 72 % от общего.

Общая фитомасса древесной растительности, включая поземную часть, 107,4 т на га. Фитомасса надземной части древостоя 88,1 т абсолютно сухого вещества на га, в т.ч. ель – 62,2 т на га (70,6 %). Подземная часть составляет в целом по древостою 19,3 т на га (18,0 %), в т.ч. елового элемента – 13,5 % от общей фитомассы древесной растительности на участке. Совокупность фитомассы надземной части I-го элемента леса – 27 %, II-го – 54 %, III-го – 19 %. Примерно таким же остается соотношение между величинами фитомассы элементов леса в подземной части.

Фитомасса стволовой части в целом составляет 86 % от надземной части древостоя при колебаниях по элементам от 63 % (по III элементу) до 87 % (по I элементу). Еловая часть составляет в этой массе – в целом по древостою – 82 %. На кроны в целом по древостою приходится приблизительно 14 % надземной составляющей фитомассы и около 8 % – от общей массы ФПЦ. В еловой части древостоя фитомасса крон составляет 18 %, в березовой – 11 %.

Древостой по лесоводственным понятиям сложный разновозрастный, смешанного состава с отчетливым доминированием главной породы, которой в данном случае является ель. Она же является эдификатором: «диктует» свои условия содоминанту – березе и всем подчиненным ярусам растительности. Древостой находится в состоянии нестационарности. Судя по напряженной конкурентной борьбе между елью и березой (выражающейся в характерной фитосоциальной структуре их популяций), отношения между породами доминантами и субдоминантами остаются «не выясненными». Береза в последние десятилетия очень динамично вытесняется из древостоя.

4.4. ДРЕВЕСНО-КУСТАРНИКОВЫЙ ЯРУС (ПОДЛЕСОК И ПОДРОСТ)

Подлеском в лесоведении называют совокупность кустарников и некоторых видов древесных пород, составляющих нижний ярус древесно-кустарниковой составляющей лесного фитоценоза. Это растения, в силу своей биологии не способные в данных условиях местообитания выйти в верхние ярусы и завоевать позиции эдификатора. К подлеску относят обычно некоторые виды ив, рябины, можжевельника, жимолости, шиповники, волчье лыко и другие. В полосе умеренного климата подлеском часто выступает лещина, бересклет, раkitник, жимолости, бузина, калина, акация желтая и др. В дубовых и буковых лесах позицию подлесочных пород нередко занимают граб, вязы, клены. В притундровой подзоне типичным подлеском могут быть береза извилистая, береза карликовая, ольха серая кустарниковая.

Главными характеристиками подлеска являются соотношение видов (состав пород), густота, средняя высота и характер размещения по площади. В таежной зоне подлесок обычно не богат по видовому составу и не образует густых зарослей. Так в ельниках зеленомошного типа обычно присутствует можжевельник, рябина, некоторые виды ив. На га насчитывается 200–300 растений со средними высотами 1,5–3,0 м. Размещение, в зависимости от сомкнутости, состава пород древостоя и его возраста, может быть самым различным: от почти равномерного до крупногруппового и куртинного.

С подлеском связаны микроклиматические условия в приземном слое воздуха в лесу. Его присутствие влияет на условия освещенности, на тепловой и водный режим нижних биологических горизонтов БГЦ и почвы. С наличием подлеска, с его густотой связаны условия возобновления древесной растительности по пологом насаждения. Нередко подлесок играет роль своеобразного «заполнителя полога», выполняя функции своеобразной «шубы» для древесных пород. Известно, что в дубравах успешное произрастание дуба, ясеня и других ценных пород, благоприятная среда для формирования хорошего качества стволов складываются, благодаря густому подлеску из лещины.

Подлесок способствует во многом формированию местообитаний животному населению леса. Полог подлеска служит прекрасной кормовой базой для лесного населения. Для птиц он служит кроме того местом гнездования, укрытием от врагов, в особенности в период выведения птенцов.

Особое положение в древесно-кустарниковом ярусе занимает молодое поколение лесообразующих пород. Такое молодое поколение древесных пород – лесообразователей в лесоведении именуют подростом. Это совокупность деревьев, которая служит «резервом» для пополнения эдификаторной части древесной растительности. При образовании «окон» в древесном пологе особи подроста способны выходить в верхний полог и заменять выпадающие деревья основного яруса. Состав пород подроста не всегда соответствует составу древостоя. В ельниках, как правило, преобладает подрост ели. В сосняках – много подроста сосны, но очень часто также преобладает ель. Многие определяют биологические свойства молодого поколения и условия среды, которые складываются под пологом материнского насаждения.

В связи с тем, что под пологом древесного яруса ощущается дефицит света, нередко под укрытием светолюбивых пород поселяются теневыносливые. Под пологом сосняков, березняков и осинников мы часто наблюдаем обильный подрост ели или пихты, под пологом дубовых насаждений – подлесок граба, бука иногда ели или пихты. В связи с высоко выраженным светолюбием лиственницы, подрост этой породы можно наблюдать лишь под пологом сильно изреженных древостоев. Молодые лиственницы буквально не переносят затенения.

Возрастная структура подроста, соотношение в популяциях растений разного состояния и жизненности служит хорошим показателем потенциальных возможностей идущих в БГЦ возобновительных процессов. Более высокое участие в молодом поколении высоковозрастных особей будет свидетельствовать о затухании возобновительного цикла, преобладание же молодых, напротив, о его восходящей стадии. Важным показателем потенциала ФПЦ является породный состав и соотношение жизненности (категорий состояния) подроста разных пород.

Накопление под пологом сосняка елового подроста – однозначное свидетельство грядущей смены пород в насаждении. Поселившаяся на участке ель как бы «отрезает» сосне возможность омолаживать древесный ярус за счет появления молодого поколения. Светолюбивая сосна не может поселяться под пологом ели. Поскольку с качеством, с породным составом и количеством подроста связан потенциал лесного БГЦ, показатели подроста всегда присутствуют среди многих других характеристик насаждения. В рассматриваемом выше насаждении было учтено 5,2 тысячи моло-

дых деревцев пород лесообразователей. Состав пород молодого поколения 9Е1Б. Более 50 % (2,72 т. шт на га – подрост мелких размеров (высота до 0,5 м). Более 80 % – молодняка ели – жизнеспособные особи.

4.5. ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВАЯ И МОХОВО-ЛИШАЙНИКОВАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Совокупность растительности нижних ярусов, укрывающих почву в лесоведении называют живым напочвенным покровом. Характер напочвенного покрова в лесу – важный показатель насаждения. С нижними ярусами растительности связаны многие показатели микроклимата на участке: тепловой и водный режим нижних слоев воздуха и верхних слоев почвы, а также освещенность. Живой напочвенный покров служит местом обитания большому множеству мелких животных: насекомых, паукообразных, слизней и др.

Характер напочвенного покрова – хороший указатель эдафических условий на участке. Не случайно многие виды лесных растений используются как индикаторы плодородия и других свойств почвы. Наличие в напочвенном покрове мхов-сфагнумов, политрихумов показывает на избыточное увлажнение, присутствие кошачьей лапки, толокнянки – на дефицит влаги в почве. Присутствие в напочвенном покрове разнотравья (бодяк, герань лесная, манжетка, аконит) свидетельствует об определенном богатстве почвы, участие кислицы, седмичника плаунов – о повышенной кислотности и т. д.

Живой напочвенный покров чаще всего образован несколькими ярусами. Обычно различают травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый яруса. При описании напочвенного покрова для каждого яруса определяют степень смыкания или проективного покрытия. Иногда определяют покрытие общее, без выделения этого показателя по ярусам. В геоботанике при описании растительности живого напочвенного покрова используют несколько специальных шкал. В лесоведении получила признание несложная шкала обилия растений Друде.

В рассматриваемом ельнике черничном напочвенный покров трехъярусный. Первый ярус представлен обильно разросшейся черникой с небольшой примесью брусники. Рассеянно представлены розга золотая, щучка дернистая, плаун булавовидный. Проективная сомкнутость первого яру-

са 0,4. Во втором ярусе рассеянно представлены линия северная, ожика волосистая, седмичник, майник двулистный, марьянник средний. Сомкнутость II яруса – 0,2. В третьем ярусе зеленые мхи (Плерозиум Шребери, Хилокомиум спленденс), несколько видов дикранумов, а также кукушкин лен, политрихум можжевельный и отдельными пятнами – подушки сфагновых мхов. Сомкнутость нижнего яруса 0,9.

Приведенная характеристика в общих чертах согласуется с параметрами типичного ельника черничного средней подзоны тайги. Индикаторными видами на участке выступают черника, седмичник, и зеленые блестящие мхи.

В напочвенном покрове хорошо выражена синузальная неоднородность. Под пологом насаждения четко прослеживаются синузны зеленых мхов с подушками сфагнумов, бруснично-марьянниково-черничная синузия и синузия подроста ели с участием можжевельника европейского.

4.6. ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ БОГАТСТВО ЛЕСНЫХ ФТЦ

Структура фитоценоза в любой местности обусловлена флористическим составом растительности, а также комплексом экологических и хозяйственно-исторических условий. Флористический состав определяется спецификой биолого-эволюционных путей развития растительного покрова территории, как составной части ее общего природного комплекса. Во многом он зависит от климата, определяемого в свою очередь географическим положением страны (провинции, области).

По числу видов принято различать простые и сложные ФТЦ. Простые, понятно, состоят из немногих видов, сложные – из большого их числа. Лесные фитоценозы принято относить к флористически сложным сообществам. Наибольшей сложностью отличаются лесные фитоценозы тропических областей. Состав только древесного яруса лесов бассейна Амазонки, например, может оцениваться десятками, а общее флористическое богатство – сотнями видов. А самыми бедными по спискам видов оказываются группировки древесной растительности пустынь.

В бореальной зоне даже простейший, самый бедный по видовому богатству сосняк лишайниковый на песчаных речных террасах содержит несколько десятков видов растений. В этот список могут войти 1–2 вида деревьев, 3–8 видов подлесочных кустарников и напочвенных кустарничков,

более двух десятков кустистых, листоватых и накипных лишайников напочвенного покрова, 3–5 видов мхов, около 20 видов лишайников-эпифитов, водорослей, обитающие на стволах и ветвях деревьев, более десятка видов высших грибов. При прочих равных наиболее простыми обычно являются фитоценозы искусственного происхождения (участки лесных культур).

Флористический состав растительности определяет все ведущие свойства ФТЦ, а следовательно, и биогеоценоза в целом. Количество видов, входящих в состав лесного ФТЦ, называют его *флористическим богатством*. Иногда для характеристики фитоценоза используют дополнительно показатель *видовой насыщенности* (Воронов, 1976), представляющий собой среднее количество видов, встречаемое на единице площади сообщества (на 100 м², 1000 м² и т.п.). Применительно к лесным фитоценозам индекс видовой насыщенности может быть наиболее показательным признаком при характеристике растительности напочвенного покрова. Он исключительно важен при рассмотрении начальных этапов производных растительных сообществ – фитоценозов вырубок или гарей. Сегодня при рассмотрении биологического богатства сообществ различают разнообразие *видовое* и *внутривидовое*, т.е. *популяционное*.

От климатических характеристик местообитаний региона зависит большая часть разнообразия конкретного фитоценоза. Географическое положение ФТЦ определяет соотношение типов флор, представленных в совокупности растительности. В притундровых районах Европейского Северо-Востока представлены виды как сибирской, так и европейской флор. Здесь распространены представители как типично альпийской, так и арктической растительности. С продвижением с севера на юг на пространствах Евразии в составе лесных ФТЦ участие представителей арктической, бореальной (таежной) флор будет снижаться.

В общих чертах, чем благоприятней климат территории, тем разнообразнее флора региона. Чем богаче флора района, тем большее количество биологических видов будет претендовать на экологическую нишу конкретного местообитания, тем большее число видов может сожительствовать, сосуществовать в одном сообществе.

Флористический состав ельников зеленомошных в притундровых местообитаниях бассейна Кулоя, значительно бедней аналогичных северо-таежных сообществ, например, в нижнем течении Северной Двины, а по-

следние — беднее среднетаежных сосняков зеленомошных бассейна Сухоны. Это очевидно.

На Кольском Севере среди бореальной флоры сосняка черничного широко распространены представители субарктической и субальпийской флор. В бассейне Сев.Двины в тех же сосняках черничниках можно встретить представителей как бореальной европейской, так и специфической сибирской растительностей. Чем дальше на юг, тем меньше будет участие в сообществах собственно таежных (бореальных) видов, тем чаще будут встречаться представители неморальной растительности. Под Вологдой в аналогичных условиях местопроизрастания уже можно встретить виды, типичные для флористических свит дубрав.

Большим видовым разнообразием обладают лесные фитоценозы в масштабах локальных биогеоценотических систем, ландшафтов. Если экотоп конкретного местообитания удовлетворяет требованиям многих видов, растительные сообщества формируются с большим видовым богатством. В условиях ландшафтов бореальной зоны наибольшим богатством видов в бореальной зоне характеризуются насаждения логовых и приручейных местообитаний на дерново-перегнойных карбонатных аллювиальных почвах.

Примером исключительного разнообразия и богатства нижних ярусов растительности могут служить описанные Ю.И. Манько (1967) ельники крупнотравно-папоротниковые в долинах Сихотэ-Алиня (в Приморье). В подлеске пихтово-еловых насаждений здесь распространены: клен желтый, несколько видов смородины, рябинолистник обыкновенный, клен зеленокорый, жимолость съедобная, ольха волосистая. Несколько подъярусов выделяется в кустарничково-травяном ярусе, где представлены несколько видов кочедыжников, клопогон, волжанка азиатская, бальзамин, щитовник амурский, несколько видов осок, майник, кизильник, плауны, чемерица. Более десяти видами представлены мхи.

Помимо пойменных участков лесных ландшафтов в описанную категорию местообитаний входят ключевины, устьевые части аллювиальных комплексов, карстовые воронки и провалы. Подобные БГЦ в ландшафтах выполняют роль ключевых биотопов, которые ответственны за видовое разнообразие ландшафта в целом. Осознание этого явления лесоведами стало поводом для внесения многочисленных предложений в Правила рубок. Появились требования о сохранении ключевых биотопов в эксплуата-

ционных лесах. В развитие этой идеи существуют предложения обеспечивать при эксплуатации лесов сохранение не просто отдельных биотопов, а целых систем – цепочек, «коридоров». Эти предложения, без сомнения, вполне оправданы.

Интересные закономерности в формационном и, соответственно, в флористическом составе лесных экосистем прослеживаются в горных лесах. По данным районирования лесов на склонах Кавказа (Коваль, Битюков, 2001) в районе Теберды формационная структура лесов тесно связана с экспозицией склонов и с высотой местообитания над уровнем моря. По комплексу географических флористических формаций здесь выделяется три района: предгорный, внутригорный, высокогорный.

Северные склоны предгорного района представлены сильно нарушенными поясами дубовых и буковых лесов (300–600 м). Те же склоны внутригорного района на высоте 800–900 м заняты дубравами; на высоте 900–1000 м – буком; на высоте 1200–2000 м – пихтовыми экосистемами; на высоте 2200–2500 – зарослями рододендрона. На южных склонах на высоте 900–1300 м представлены дубовые леса; на высоте 1200–2000 м хорошо выражен пояс сосняков.

В высокогорном районе северные склоны на высоте 1200–1900 м заняты пихтовыми насаждениями. На высоте 1800–2000 м распространено фрагментарно изреженное буковое редколесье; на высоте 1200–3000 м произрастают березняки. К южным склонам приурочен пояс сосняков (1200–2400 м). Местами на высоте 2000–2400 м распространены фрагментарно еловые и пихтовые насаждения. Каждая такая разновидность географической формаций лесных экосистем представлен соответствующими особыми свитами флор, различающихся долевым участием представителей альпийской, северокавказской и неморальной растительности.

Весьма своеобразную поясность лесных экосистем («амурского типа») описал в северной части Сихоте-Алине (Приморье) В.Б. Сочава (1958), выделивший 5 поясов: хвойно-широколиственных; темнохвойных (пихтово-еловых); каменноберезняков, зарослей кедрового стланика и горнотундровой растительности. Наибольшим богатством флористического состава отличаются насаждения хвойно-широколиственного пояса. В составе древесного яруса здесь ель аянская, пихта белокорая, кедр сибирский, береза желтая, липа амурская, ясень манчжурский, клен мелколистный.

Более чем двумя десятками здесь представлен подлесочный ярус (лещина манчжурская, элеутерококк, чубушник, рододендрон, несколько видов лиан, в т.ч. лимонник китайский, виноград амурский, несколько видов кленов, рябин, ив. С поднятием в горы, разнообразие быстро снижается и самым скромным составом среди лесных ценозов характеризуются каменноберезняки. Последние подразделены Ю.И. Манько (1967) на несколько типов, различающихся мощностью развития и богатством подлесочного яруса. Каждый географический класс лесных формаций характеризуется своими особенностями флористического состава. Разнообразие создает изменения в соотношении представителей специфических амурской, даурской, манчжурской флор с видами таежных, подтаежных субальпийской и субарктической флор.

Флористический состав ФТЦ во многом будет определяться характером взаимоотношений между участниками сообщества. Поэтому разнообразие сочетаний каждого вида в ФТЦ соответствующего характера очень широк и неповторимо своеобразен. Каждому лесообразующему виду древесных пород в таких сообществах свойственна своя специфическая группа ценозов, в которой этот вид достигает наибольшего обилия и наиболее продуктивен. Такая группа называется коноптиумом – оптимумом в условиях экотопа. В бореальной зоне таким коноптиумом для сосны обыкновенной является зеленомошный тип условий произрастания. Именно здесь сосна (при небольшой примеси березы повислой) достигает наибольшего развития.

На втором месте после флористического состава при определении разнообразия фитоценозов находятся **экологические условия местообитания**. Обобщенно комплекс экологических условий Л.Г. Раменский (1924) называет «физиологически действующими физические и химические режимы местной среды по всей их сезонной и из года в год изменчивости». Определяющими выступают водный, световой, тепловой режимы, состав почвенного раствора, аэрация почвы, режимы изменения уровня грунтовых вод. Комплекс экологических условий местообитания определяет во многом реализацию флористического потенциала территории. Высокая значимость экологического потенциала местообитания требует специального рассмотрения этого, довольно хорошо изученного вопроса.

В конечном счете флористическое богатство лесных фитоценозов определяется факторами трех разновидностей: условиями экотопа, влияни-

ем на местообитание факторов самого ФТЦ, а также влиянием факторов внешнего порядка, чаще антропогенных. Степень видовой насыщенности ценозов является показателем полноты использования потенциала конкретного местообитания. В лесоведении для оценки этого уровня используют показатели условных эталонов.

В практическом лесоводстве степень видового богатства ФТЦ может легко изменяться в желаемом направлении. Существуют приемы подсадки, подсева семян нужных видов растений, главным образом древесных или кустарниковых пород с этими целями. Весьма существенно, что видовое разнообразие является надежным показателем устойчивости и жизнеспособности растительных сообществ. В наше время, в век обостряющихся экологических проблем, в век массированного загрязнения среды и исчезновения многих видов, лесоводы могут внести существенный вклад в поддержании разнообразия видов на не снижающемся уровне. В странах Скандинавии и в некоторых показательных хозяйствах России начинают внедряться специальные программы по увеличению и сохранению видового разнообразия лесных БГЦ.

4. 7. ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛЕСНЫХ ФТЦ

Хотя флористическое богатство БГЦ является своеобразным залогом высокого фитоценотического разнообразия, во многих случаях определяющими структуру ФТЦ оказываются экологические факторы конкретных территорий (ландшафтов). Фитоценотическая организация лесных сообществ, проявляется через закономерности популяционных структур древесной, кустарниковой, травяно-кустарничковой, мохово-лишайниковой форм растительности в составе ФТЦ, через соотношение видов разных морфологических форм, состояний, жизненных стратегий, фитосоциальных классов и категорий и т.п. Фитоценотическая структура ФТЦ характеризуется еще более высоким разнообразием, нежели их флористическое разнообразие. В лесоведении наибольшее практическое значение имеет рассмотрение разнообразия структуры древесного яруса ФТЦ.

Оказалось, что как и в случае с флористическим составом растительности, ведущее место здесь занимают факторы географического порядка, проявляющиеся прежде всего через климат, а также через конкретные условия богатства и увлажнения почв (Шенников, 1964).

Факторы этого порядка вносят наиболее существенные коррективы в видовой состав и ценоотическую структуру сообществ, определяемые физико-географическими условиями региона. Общеизвестна географически выраженная обусловленность насаждений основных лесообразующих пород геохимическими свойствами почвообразующих пород: тяготение сосняков к песчаным, ельников – к суглинистым, лиственничников – к карбонатным, дубрав – к лессовидным отложениям. Степень соответствия эдафических условий свойствам заселяющей местообитание лесообразующей породы будет определять популяционную и пространственную структуру ФТЦ. Наглядным примером может служить связь средних высот сосняков с важнейшими климатическими факторами на территории европейской части страны, установленная Н.И. Казимировым (1990; рис. 21).

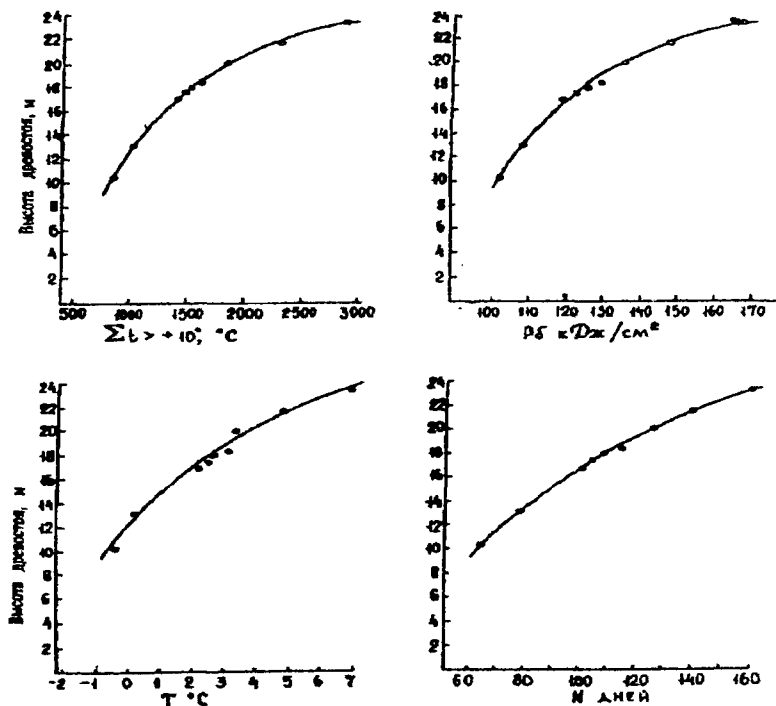


Рис. 21. Высота 50 летних сосняков и элементы климата: сумма температур $+10^{\circ}$ и выше ($\sum t > +10^{\circ} \text{C}$); радиационный баланс ($P_6 \text{ кДж/см}^2$); среднегодовая температура воздуха ($T^{\circ}\text{C}$); число дней с температурой $=10^{\circ}\text{C}$ и выше (N)

Фитоценоотические различия в комплексах лесных экосистем по подзонам тайги наиболее показательны при сопоставлении продукционного потенциала насаждений. При одинаковых условиях местообитаний разнообразие растительности в лесном ФТЦ чаще всего задается эдификаторной породой древесного яруса. Поэтому при оценке разнообразия биологических видов лесных сообществ целесообразно прежде всего исходить из соотношения состава формаций преобладающих лесообразующих пород.

Средний класс бонитета притундровых сосновых насаждений Европейской части России – V,5–V,8; северотаежных – IV,6–IV,8; среднетаежных – IV,0–IV,4; южнатаежных – II,8–III,5. С этими показателями продуктивности древостоев тесно коррелирует экосистемный спектр и видовое богатство ценозов. Списки биогеоценотического разнообразия в сосняках черничного типа условий произрастания, например в приведенном географическом ряду увеличиваются от 6–8 до 11 и более.

Не вызывает сомнений связь продуктивности и богатства насаждений с механическим составом почв. В Подмосковье (Лосицкий, Чуенков, 1980) сосновые насаждения наибольшей продуктивности достигают на легкосуглинистых, еловые – на среднесуглинистых почвах, а самой низкой продуктивностью отличаются сосняки на рыхлых песках, а ельники – на связных песках. По данным Н.И. Казиминова (1971) продуктивность еловых насаждений южной Карелии на грубых песчаных почвах оценивается V–Va классами; на супесчаных пылеватых сильноподзолистых – IV–V; на супесчано-суглинистых подзолистых и на ленточных глинах – III–IV; на дерново-темноцветных – II–III классами бонитета.

На Северо-Западном склоне Большого Кавказа фитоценозы из дуба пушистого тяготеют к перегнойно-(дерново) карбонатным почвам; насаждения из дуба скального – к бурым горно-лесным, из дуба черешчатого – к серым и бурым лесным (Коваль, Битюков, 2001). Каждая из географических формаций лесов характеризуется отличающимися списками «шлейфов» растений нижних ярусов.

Полярные в части видового разнообразия насаждений ситуации могут складываться на участках речных долин с бедными песчаными почвами на возвышенностях террас и с богатыми аллювиальными переувлажненными, в разной степени дренированными почвами поймы. На террасах представлены чаще сосновые БТЦ лишайникового типа, в поймах на пере-

увлажненных фрагментах среди прочих ценозов – чистые ольшаники (*Alnus incana* L.). Как те, так и другие ценозы не отличаются большим видовым разнообразием. В первом случае почвы бедны и излишне сухи, во втором – имеет место дефицит кислорода из-за ослабленного дренажа и затенения. Однако на первой террасе, рядом с ольшаниками в дренированном местообитании можно встретить самые богатые по составу растительности еловые БГЦ разнотравного и приручейного типов.

Огромное значение в формировании флористического богатства и фитоценотической структуры ФТЦ имеют история их формирования, их генезис. В частности, биологическое разнообразие и фитоценотическая структура БГЦ могут изменяться под влиянием разного рода внешних воздействий. Большое влияние на различия в свойствах БГЦ оказывают разного рода стрессы, вызванные резким изменением экологических условий, влияния деятельности человека. Спонтанное улучшение дренажа или заболачивание, вызванные, соответственно, осушением (выше по склону) или подтоплением (ниже по склону) в результате прокладки автостреды или трубопровода, приводят к весьма ощутимым изменениям в составе ФТЦ. Иногда в конкретной обстановке имеют значение проявления некоторых специфических экологических факторов, а также влияние специфических биотических ситуаций и др. К таковым следует отнести резкие изменения гидрологического режима, перестройку структуры мезо- и микрорельефа при активации в ландшафте карста или изменения в структуре ФТЦ при вспышках размножения вредителей леса из мира насекомых (шелкопряды, короеды, майский жук).

На видовое богатство лесных фитоценозов может оказать большое влияние деятельность человека, как целенаправленная, так и не урегулированная. В концентрированном виде различные последствия влияния человеческой деятельности на структуру ФТЦ можно показать на разнообразии вторичных сукцессий растительности леса после сплошных рубок, обусловленного различиями в складывающихся условиях лесовозобновления (рис. 22). В одном случае из сохранившегося при рубке подроста ели быстро формируется производный еловый БГЦ с составом растительности, близким к коренным ельникам. В другом территорию вырубки на несколько лет захватывают сообщества двух-пяти видов сорных трав: вейник наземный, луговик извилистый, овсяница красная, мятлик обыкновенный, кипрей узколистный. Формируются луговиковые, вейниковые ценозы (типы вырубков соответствующей

природы по И.С. Мелехову). Чаше же те же сплошные вырубki могут в течение одного-двух лет заселиться березой пушистой или осиной.

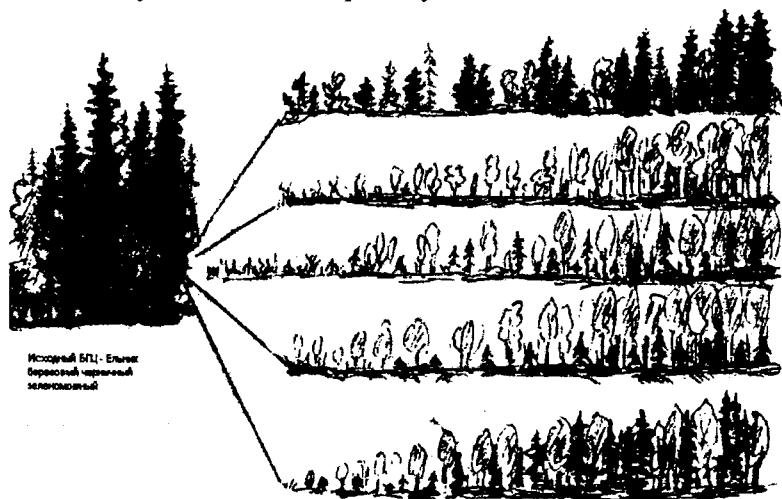


Рис. 22. Вероятные направления восстановительной динамики лесного БГЦ после сплошной рубки.

Крайняя неприхотливость к почвенным условиям, светолюбие и склонность к обильному семяношению обеспечивают мягколиственным породам predominирование, которое, так же как и в случае формирования простейших злаковых ценозов, может быть причиной бедности биологических видов.

Существуют определенные закономерности в динамике флористических показателей лесных ФТЦ в зоне промышленной лесозаготовки. Первые год-два после сплошной рубки древесного яруса характеризуются составом растительности, близким к исходному. Далее за счет привноса растений с соседних территорий видовое богатство быстро увеличивается (Tsvetkov a. and., 2001; Chiviksina a. and., 2001). Быстрое разрастание сорных трав приводит вскоре к обеднению травяных ценозов. И только после деградации злаковых группировок начинают возвращаться виды коренной растительности. И в производных молодых лесах может наблюдаться самые многочисленные по видовому составу сообщества, когда вместе с сохранившимися пришельцами в свои исходные ниши возвращаются и представители коренной флоры.

С другой стороны, человек может целенаправленно разнообразить видовой состав фитоценозов. Широко распространены случаи увеличения разнообразия видов ценозов на придорожных территориях в результате привнесения, спонтанной интродукции посторонних, завезенных видов (культурных, сорных, рудеральных). Весьма интересными оказываются в некоторых случаях также молодые естественные сосново-березовые насаждения в притундровых лесах после введения в них посадкой лиственницы, кедра сибирского и ели. Такие насаждения весьма перспективны практическом лесоводственном отношении. Примечательно, что каждая из привнесенных пород вскоре обзаводится своими «свитами» сопутствующих растений и видовое разнообразие таких ФТЦ еще больше расширяется. Таким мигрантом в условиях Кольского полуострова, например, оказался масленок лиственничный, пришедший сюда при интродукции лиственницы.

4.8. СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Каждый биологический вид «прописанный» в БГЦ представлен обычно не единичной особью, а их множеством (популяцией). Биологическая категория «популяция вида» может выделяться, как известно, на разных уровнях организации растительного покрова: на уровне парцеллы, отдельного ФТЦ, ассоциации ФТЦ, экологической системы БГЦ, в пределах природно-территориальных комплексов типа лесорастительного района, округа и т.д. И хотя объектом рассмотрения во всех случаях предстает совокупность организмов одного вида, при оценке его потребуется применять неодинаковые критерии.

Биологический вид может доминировать в составе растительного покрова, а может лишь разнообразить его небольшой долей присутствия. Одни виды занимают в сообществе господствующие позиции, другие – находятся в подчиненном или даже в угнетенном положении. Роль вида в конкретном сообществе во многом зависит от жизненного состояния совокупности его особей, обусловленного соответственно степенью благоприятности для него заселяемой экологической ниши. Все множество особей вида в конкретном ценозе составляет местную популяцию (ценопопуляцию). То есть ценопопуляция является основной структурной частью вида в пределах конкретного ФТЦ.

Популяция в системе ФТЦ складывается под влиянием условий существования на основе взаимодействия факторов наследственности, изменчивости, определяющих в совокупности механизм естественного отбора. Высокая изменчивость особей в популяции вызвана, как выясняется (Правдин, 1969), несколькими причинами. С одной стороны проявятся результаты скрещивания, при котором расщепление признаков в потомстве подчинено известным законам Г. Менделя. С другой стороны всегда будут иметь место те или иные мутации, обуславливающие различия между организмами на генетическом уровне, проявляющиеся морфологически.

Большая роль в формировании популяций принадлежит естественному отбору, с проявлением которого связывают высокий полиморфизм древесных пород. Примерами полиморфизма являются разные типы ветвления у ели, рано- или поздно- распускающиеся формы ели или дуба, красно- или зелено- шишечные формы ели, оранжево- или желто- пыльниковые формы сосны и т.д. Наиболее наглядно проявление полиморфизма в однородных средневозрастных насаждениях с четко выраженной дифференциацией деревьев по положению в пологе.

Характерным свойством ценопопуляций на уровне ФТЦ является способность к самоорганизации (саморегуляции и самовоспроизведению). В известной мере ценопопуляция на этом уровне организации – автономная подсистема, с определенными параметрами изменчивости и устойчивости. Главная ее функция – обеспечение воспроизведения вида в условиях конкретного БГЦ.

В любой популяции, составляющие ее особи существенно различаются морфологически. Различия эти различимы при простейшем осмотре сообществ. В однородном разновозрастном древостое деревья оказываются различными по высоте, диаметру ствола, по морфологии кроны. При рассмотрении любого количества особей не найти даже пары близко похожих деревьев. Такое явление естественного неоднородного развития и роста деревьев в разновозрастном древостое называют дифференциацией по положению в сообществе (по положению в пологе леса).

Австрийский лесовод Г. Крафт предложил в однородных, разновозрастных древостоях различать пять своеобразных *фитосоциальных классов* деревьев. Наиболее развитые, самые крупные здоровые особи, выходящие вершинами над основным пологом и явно довлеющие в сообще-

стве он именует особями I класса или «исключительно господствующими». Деревья несколько менее развитые, но здоровые и крупные, составляющие основную массу в верхней части полога лесовод относит к особям «господствующим» или к особям II социального класса. Явно преобладающая по численности совокупность деревьев, средних по развитию, росту и жизненности, занимающих среднюю часть полога – образует совокупность деревьев III класса положения в пологе («согосподствующих»). Отдельную, достаточно четко обособляющуюся по положению в пологе совокупность составляют деревья, имеющие отчетливые признаки «притеснения» более развитыми особями, признаки отставания в росте и развитии (выраженная асимметрия крон, признаки этиолированности и др.). Это особи IV класса положения в пологе, «подчиненные». Явно угнетенные, отчетливо больные, «подавленные» соседями, занимающие самое нижнее положение в пологе – деревья класса («угнетенные»). Приведенная классификация деревьев достаточно проста и наглядна (рис. 23).

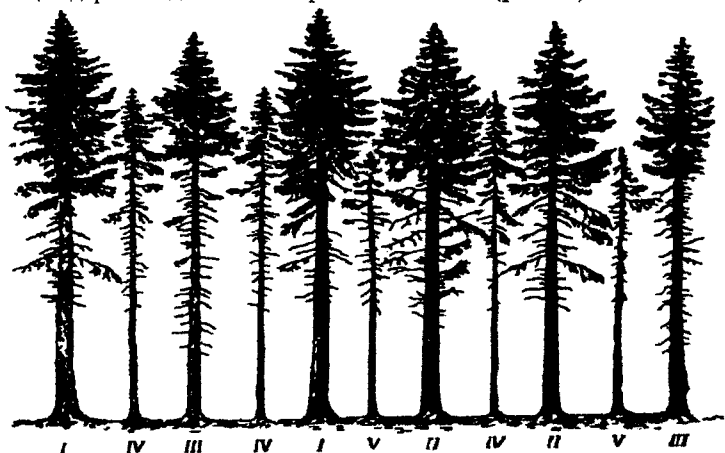


Рис. 23. Классификация деревьев в разновозрастном древостое (По Крафту)

Совокупность деревьев I–II классов Крафта составляет так называемую «ведущую часть древостоя». Как показывают наблюдения (Цветков, 2002), эта совокупность дает около половины общей фитомассы древостоя и более трех четвертей урожая семян, одновременно – это наиболее качественная часть древостоя. Из этой совокупности выходят «деревья будущего». Вместе с деревьями III класса положения в пологе деревья ведущей

части образуют «основную часть древостоя». На эту часть приходится более ¼ фитомассы и более 93 % урожая семян. Соответственно, деревья IV – V классов – **подчиненная** часть древостоя.

Фитосоциальная структура популяций деревьев-эдификаторов зависит от таких характеристик древостоев, как густота, пространственная структура, определяемых историей возникновения, т.е. типом формирования насаждения (Цветков, 2002).

Деревья разных фитосоциальных классов характеризуются определенными соотношениями морфометрических показателей и продуктивным потенциалом (табл. 2).

Таблица 2

Морфометрия крон деревьев сосны в 40–45 летних сосняках
разных типов формирования

Тип формирования	Показатель	Среднее по древостою	Классы деревьев				
			I	II	III	IV	V
I	Lкр,м	3,3	5,0–5,3	3,9–4,2	3,0–3,2	2,4–2,6	1,8–1,9
	D кр,м	1,3	1,6–1,7	1,3–1,4	1,0–1,1	0,9–1,0	0,6–0,7
	V кр,м ³	2,6	4,6–5,2	3,2–3,5	1,6–1,7	1,0–1,1	0,3–0,4
	L/Dкр	2,5	3,0–3,2	2,9–3,1	2,8–3,0	2,4–2,5	2,3–2,4
II	Lкр,м	3,4	4,7–5,4	3,8–4,4	2,8–3,0	2,1–2,3	1,3–1,4
	D кр,м	1,1	1,4–1,6	1,2–1,4	0,9–1,1	0,8–0,9	0,5–0,6
	V кр,м ³	2,4	4,7–5,0	3,0–3,4	1,5–1,6	0,9–1,0	0,2–0,3
	L/Dкр	2,8	3,4–3,6	3,0–3,2	2,7–2,9	2,5–2,7	2,3–2,5
IV	Lкр,м	3,8	5,6–6,5	4,3–5,1	3,4–4,0	2,3–3,2	2,0–2,3
	D кр,м	1,3	1,7–1,9	1,4–1,7	1,2–1,4	1,0–1,2	0,8–0,9
	V кр,м ³	3,2	6,4–11,8	5,3–9,6	3,8–4,4	1,2–1,6	0,5–0,7
	L/Dкр	2,9	3,2–3,4	3,0–3,3	2,8–3,0	2,6–2,7	2,5–2,6

Генезис древостоя определяет существенные различия, как по древостоям в целом, так и размерность основных показателей по классам положения в пологе. Решающее значение приобретают различия в густоте насаждений. Близкими по древостоям остаются лишь относительные показатели – L/D. Наибольшая дифференциация по классам положения в пологе имеет место в показателях объемов крон. Различия в потенциальных возможностях деревьев разных классов положения в пологе наиболее ощутимы при сопоставлении их продукционных характеристик (табл. 3).

Данные табл. 3 показывают на существенные различия в показателях продуктивности деревьев разных классов положения в пологе древостоев разного происхождения. Во всех случаях показатели продуктивности

уменьшаются со снижением положения дерева в пологе. Продуктивность хвой сосны последовательно возрастает с возрастом дерева, до достижения генеративной стадии его развития (Никонов, Цветков, 1984).

Таблица 3

Продуктивность ассимиляционного аппарата деревьев разных классов положения в пологе в 45–50 летних сосняках брусничного типа на Кольском полуострове

Тип формирования	Классы положения в пологе				
	I	II	III	IV	V
I	220–0260 0.81–0.94	180–240 0.80–0.88	170–220 0.82–0.88	130 0.71–0.65	50 0.67
II	190–250 0.82–0.98	170–220 0.85–0.94	160–200 0.84–0.94	115 0.86	45 0.72
IV	160–190 1.00–1.02	145–170 1.04–1.10	95–115 1.0–1.06	90–105 0.81	30 0.74

в числителе масса хвои (г) на 1 см диаметра ствола, в знаменателе – текущий прирост по объему (дм³/кг хвои).

Убедительным свидетельством неоднородности фитосоциальной структуры однопородных древостоев являются кривые распределения деревьев по классам Крафта в молодых и средневозрастных сосняках разного генезиса на Кольском полуострове (рис. 24). Фитосоциальная структура древостоев не остается без изменения с возрастом. Общей закономерностью при этом можно считать последовательное возрастание в сообществах доли деревьев ведущей части полого, и снижение деревьев подчиненной.

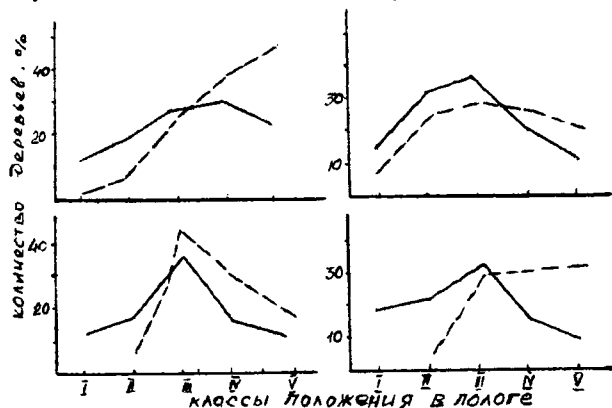


Рис. 24. Характер распределения деревьев сосны и березы по классам Крафта в сосновых с березой биогеоценозах разных типах формирования

Характерной особенностью самоизреживания однопородных популяций древесных растений является достаточно четкая предопределенность перестройки совокупностей деревьев по классам положения в пологе. Перестройка идет почти повсеместно по так называемому «низовому типу»: переход из одной категории в другую идет от более высокого положения к более низкому. Незначительные отступления от этого закона являются отклонением от нормы, подчеркивающим лишний раз непреложность общей природной закономерности.

Существенно, что ценопопуляция в каждом случае характеризуется особыми взаимоотношениями с совокупностями организмов, групп и категорий особей других видов, сосуществующими внутри ценоза. Достаточно определенные взаимоотношения складываются у популяции каждый раз с факторами окружающей среды. Большое разнообразие в свойствах и функциях популяций вносят различия в возрастной и сексуальной структуре особей.

Наблюдения показывают, что четкая фитосоциальная дифференциация деревьев по положению в пологе имеет быть и в разнородных и в разновозрастных древостоях. Больше того, здесь она еще более отчетлива, чем в однопородных и одновозрастных сообществах. В принципе, в любом древостое лесных насаждений при желании можно выделить как охарактеризованные выше классы положения в пологе (исключительно господствующие, согосподствующие, подчиненные и т.д.), так и их совокупности: ведущую и подчиненную части древостоев.

Если в однородных популяциях фитосоциальная дифференциация обусловлена главным образом наследственными различиями в природе особей, то в сложных по структуре древостоях она является следствием большого количества факторов, включая противоречия как внутривидовые, так и выраженную межвидовую конкуренцию. Кроме того «вмешиваются» различия в жизненном потенциале, обусловленные разницей в биологии древесных пород, в возрастах деревьев и др. Последние могут как нивелировать фитосоциальную дифференциацию, так и усиливать ее.

Известны многочисленные исследования о неоднородности деревьев в одновозрастных сообществах по стадийности развития, которая определяет различия в соотношении роста и развития деревьев. В. Воропанов (1960), базируясь на неоднородности морфологического развития и разной

жизненности деревьев в одновозрастных ельниках, выделяет в общей их совокупности 4 категории, которые представляют собой последовательные стадии перехода между двумя «крайностями»: А – «более стадийно молодые, мало «уделяющие внимания» плодоношению и потому отличающиеся большей энергией роста; Б – более старые стадийно, плодоносящие и потому отличающиеся меньшей энергией роста (рис. 25).

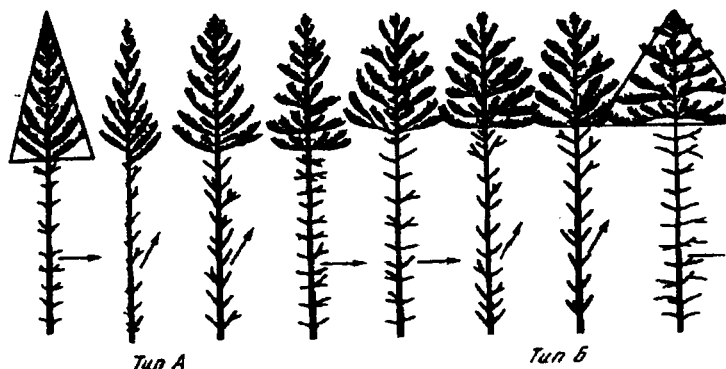


Рис. 25. Классификация деревьев сосны обыкновенной по морфологическим признакам, как выражение индивидуальной способности к скорости развития: *тип А* – более стадийно молодые, обладающие большей энергией роста; *тип Б* – стадийно старые особи, быстроразвития с медленным ростом

1. Слабые здоровые, жизнеспособные деревья со слабым одревеснением ствола, с узкой высоко расположенной на стволе кроной, с низким осмотическим потенциалом в побегах, без плодоношения, стадийно молодые деревья.

2. Здоровые, сильные деревья с малоодревесневшим сбежистым стволом, с начинающимся плодоношением, с высоко поднятой на стволе кроной, стадийно молодые деревья.

3. Сильные, здоровые деревья с широкой кроной и одревесневшим стволом, наиболее высокие, господствующие экземпляры, с относительно высоким содержанием сахаров в верхушечных ветвях, хорошим плодоношением, стадийно старые деревья.

4. Слабые, часто больные, пораженные деревья с повреждениями, с широкой кроной и высоким осмотическим потенциалом, почти не плодоносящие, стадийно старые деревья.

Несмотря на очевидную спорность использования при выделении перечисленных классов разного соотношения показателей, несмотря на не-объективность некоторых определений и иллюзорность определения роли таких критериев, как «потенциал осмотического давления», несмотря на очевидную лысенковскую «подкладку» в классификации, дифференцированность деревьев по главным признакам (роста и развития) не лишена оснований.

В любой популяции пород-лесообразователей деревья различаются хозяйственно-функциональной ролью в ценозе (Цветков, 1992). Выделяются следующие категории. **Лучшие (Л)** – самые крупные здоровые полноценные по морфометрии и в лесоводственно-генетическом отношении особи преимущественно главной породы. **Перспективные (П)** – достаточно крупные и средних размеров деревья главной породы хорошего качества, обладающие очевидным надежным биологическим потенциалом или частными (локальными) хорошими перспективами – возможностью быстро выйти в число Лучших деревьев. **Вспомогательные (Вс)** – деревья средних размеров, нормальной жизненности разных пород, занимающие чаще среднее положение в пологе, выполняющие функции «заполнителей полога» или «подгона» для деревьев категорий «Лучшие» и «Перспективные». **Создающие перегущение (Сп)** крупные деревья из основной части полога, явно создающие эффект перенаселенности в био группе. По каким-либо отдельным или одновременно – по нескольким признакам деревья этой категории могут уступать соседним, таким же крупным и развитым особям, поэтому при разреживании выбор делается не в их пользу. **Непропорционально развитые (Нр)** – мешающие соседям вследствие чрезмерного (не нормального) разрастания. Это деревья – обычно неликвидные, поврежденные или имеющие различные пороки разного происхождения. В производных насаждениях это обычно – остатки исходного старого древостоя. В эту же категорию входят известные деревья «типа волк». **Угнетенные (У)** – хорошо определяемые по бесспорным признакам угнетения, слабого развития и подавленности категория деревьев из нижней и средней частей полога, с явными признаками этиолиоранности, отставания в росте, в особенности по диаметру ствола. **Оставшие с поселением (О)** – мелкие здоровые и нормально развитые деревья из прогалини нижней части полога, явно имеющие более молодой возраст. Шансы их выйти в основной полог,

догнать основное поколение не велики, но сохраняются. Больные и поврежденные (Бп) – деревья разных пород, разной крупности и из всех элементов полога, имеющие четкие признаки болезни или сильного повреждения, явно обреченные. Сухие (погибшие) (С) однозначно мертвые деревья любых размеров, все пород, любого фитосоциального статуса.

В смешанных насаждениях с утилитарных позиций лесоводы выделяют также дополнительно деревья категории Мешающие (М) Перспективным и Лучшим. В условиях бореальной зоны обычно это особи березы, осины, притеняющие, угнетающие или охлестывающие деревья будущего главной породы. Каждая из представленных категорий характеризуется своими морфометрическими и продукционными показателями, выражающимися определенными относительными значениями от средних по древостою, соотношениями биологической продуктивности, таксационных показателей, а также показателей морфометрии. Названия категорий носят явно утилитарное лесоводственное содержание. По существу подобными категориями обозначаются совокупности деревьев так называемых «Оствляемой» и «Вырубаемой» частей древостоев при рубках ухода.

Лесоводственная практика, например, организация разреживаний древостоев, работы по оценке повреждения насаждений эмиссиями вредных веществ показала целесообразность выделения среди совокупности деревьев в древостоях нескольких категорий взаиморасположения (рис. 26).

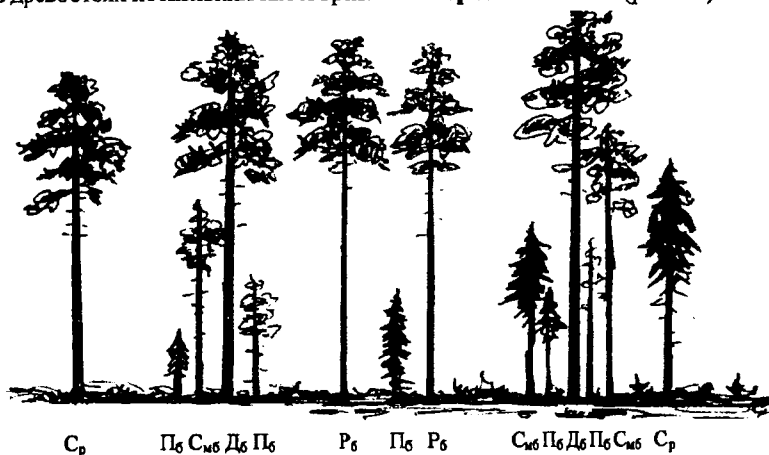


Рис. 26. Категории взаиморасположения деревьев в древостое

В этом случае вся совокупность деревьев в древостое подразделяется на две группы: растущие в биогруппах и растущие обособленно (свободно). С этих позиций автором предложено (Цветков, 1992) различать пять их категорий. **Дб – доминанты в биогруппах** – крупные деревья из ведущей части сообщества, лидирующие, занимающие явно доминирующее положение; **Пб – подчиненные в биогруппе** – деревья явно подчиненного положения, занимающие место в нижней части полога леса; **СМб – смешанного положения в биогруппе** – особи в сложных группах, занимающие по отношению к Дб подчиненное, а по отношению к Пб – доминирующее положение; **Рб – равноправные в биогруппе** – деревья в небольших группах мало отличающиеся между собой по росту, развитию, по фитосоциальному статусу. Отдельную совокупность составляют деревья категории **Ср – свободно растущие**.

Наблюдения (Цветков, 1992, 2002, Цветков, Цветков, 2003) показывают, что подразделение совокупностей деревьев по категориям взаиморасположения открывает новые возможности для познания природы лесных ценозов, для изучения характера взаимоотношений между деревьями в сообществах. Достаточно сказать, что деревья названных категорий довольно четко различались откликом на разреживания полога, устойчивостью в стрессовых ситуациях, различались свойствами древесины и товарностью.

Одним из важных критериев популяции является ее **плотность**. С показателем плотности связаны основные ее свойства. Существуют достаточно определенные рамки, в каких колеблется этот показатель. Все определяет биологическая сущность вида, обусловленная его местом и функциональной ролью в сообществе.

В древесном ярусе плотность древесной породы оценивают обычно такими показателями, как «*частота*» или «*встречаемость*» (% учетных площадок, на которых встречены деревья данной породы). При оценке плотности подроста или самосева под пологом используют показатель *густоты* или *численности*, т.е. доленое участие деревьев данной породы в общем их совокупности по древостою на единице площади. Среди показателей, какие используются при оценке плотности растений напочвенного покрова, процент часто используют *проективное покрытие* – процент поверхности почвы, перекрытой растениями данного вида.

Изменение плотности во времени оценивают с помощью показателя *скорости изменения* – число особей, на какое увеличивается общее количе-

ство растений в единицу времени ($\Delta N/\Delta t$), где N – размер популяции, t – время. В качестве критерия скорости роста популяции используется тип кривой роста. Чаще всего (Одум, 1975) различают два типа кривых: J- и S-образные. В первом случае рост характеризуется быстрым (экспоненциальным) увеличением численности в начале и полным внезапным его прекращением – по исчерпанию ресурса (спустя определенное время). Во втором случае рост увеличивается сначала медленно, затем все быстрее. Спустя определенное время рост начинает снижаться и чем дальше, тем более быстрыми темпами.

Тип кривой роста совокупности растений – хороший показатель взаимоотношения популяции с факторами внешней среды. При прочих равных условиях S-образный тип роста показывает на влияние неблагоприятных внешних условий хронического характера, J-образный – на ограничивающей влияние фактора импактного (ударного) типа.

Надо иметь в виду, что в одинаковых условиях среды организмы, обладающие разной биологией, могут давать кривые разного типа. В общих чертах менее сложные по биологии, более специализированные виды чаще развиваются по типу J. По таким кривым чаще идет развитие ценозов светолюбивых древесных пород, и прежде всего пород – пионеров: березы, осины. Рост видов со сложной эволюционной историей, более приспособленных к сложной обстановке чаще интерпретируется S – образными кривыми. Этот тип кривых более характерен для развития популяций теневыносливых пород и дуба. Есть однако и общая для всех древесных пород закономерность: начальные этапы развития ценозов лесных сообществ (изменений плотности популяций) чаще характеризуются J кривыми, хотя в целом ход изменения численности особей в ценозе подчиняется законам куполообразных кривых.

В нормальных условиях естественной среды рост популяций многих видов травянистых лесных растений на вырубках или гарях характеризуется осциллирующими кривыми, означающими циклическую флуктуацию – колебания «вверх и вниз» от условного уровня равновесия. Флуктуация связана, прежде всего, с известной естественной временной изменчивостью условий внешней среды. В общэкологическом аспекте регулирование численности популяций древесных пород выступает как запрограммированное природой стремление к приведению плотности популяции в соответствие с возможностями среды обитания.

Большое значение в структуре популяции имеет характер размещения особей по площади фитоценоза. С размещением деревьев связаны рост и продуктивность ценозов. В геоботанике различают традиционно три типа размещения: **равномерное, случайное и групповое**. Применительно к исследовательским задачам, решаемым лесоводством на биогеоценотической основе, вполне может задействована геоботаническая классификация, предусматривающая 5 типов размещения деревьев: **равномерное, случайное, случайное групповое, равномерно групповое, групповое с образованием скоплений групп**.

Известно, что в естественных ценозах любого типа не бывает равномерного распределения деревьев по площади. По свидетельству дендрологов большей склонностью к равномерному размещению отличаются популяции светолюбивых пород в чистых по составу древостоях. С увеличением одновозрастности и густоты критерии равномерности размещения возрастают. Чем больше в древостоях примесь сопутствующих пород, чем больше выражена разновозрастность популяции, чем теневыносливей порода – лесообразователь, тем выше мера неоднородности размещения деревьев.

Чаще всего деревья в древостоях размещаются биогруппами. Исследования древостоев разной структуры на Севере (сосновые жердняки и молодняки разного состава, елово-лиственные древостой, ельники и сосняки разной возрастной структуры) показывают, что в биогруппах, независимо от густоты, возраста и состава пород сосредоточено от 86 до 92 % деревьев. Природа группового размещения деревьев изучена недостаточно глубоко. Во всяком случае высказывания биогеоценологов, экологов по этому поводу достаточно противоречивы. На характер размещения деревьев по площади оказывает влияние генезис насаждений, связанный с условиями «зарождения насаждения».

Склонность к групповому размещению деревьев, по мнению Ю.Одума (1975), можно объяснить несколькими причинами: 1. – неоднородность условий эдатопа; 2. – суточная и сезонная изменчивость микроклимата; 3. – высокая энергия самовозобновления; 4. – «социальное» внутривидовое притяжение особей. Все эти факторы в лесных ценозах проявляется через различия в происхождении сообществ. Степень *агрегированности* в общебиологическом смысле свидетельствует о силе конкуренции между особями за питательные вещества, за корм и жизненное пространство. Экспери-

ментально установлено, что групповое размещение организмов в популяции снижает смертность, поскольку «... в группе поверхность соприкосновения особей со средой по отношению к их внутренней массе меньше...». В зависимости от биологии вида, оптимальными могут быть либо только невысокая плотность, либо только умеренная (не высокая и не низкая). Популяционная структура лесных ФПЦ не остается неизменной с увеличением возраста сообществ растительности, с их развитием.

4.9. ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

Все разнообразие растительности в лесных ценозах может быть сгруппировано по достаточно четко проявляющейся ценотической биологической роли их в сообществе. Такие группы в геоботанике и биогеоценологии обобщенно называют **фитоцено типами**. Группировка эта может осуществляться как на уровне видов, групп видов, так и на уровне популяций. При втором подходе особи одного вида могут попасть в разные по биологическому содержанию группы. Выбор способа группировки особей по фитоценотическим группам зависит от конкретных целей такой дифференциации. Если ставится задача поиска наиболее перспективной в каком-то отношении (наиболее продуктивной, например) совокупности в конкретных условиях местообитания, чаще прибегают к группировке совокупностей организмов на уровне ценопопуляций. В случае обобщенных оценок совокупностей растительности на больших пространствах (в пределах ареалов, географических таксонов крупного ранга) предпочтение отдается группировке видов.

В качестве примеров подробных группировок можно назвать объединения в ценозах совокупностей многолетников (превалиды) и однолетников вместе с двулетниками (ингредиенты). Эти группы ведут себя в ценозах по-разному и играют разные роли. Превалиды более стабильны в своих свойствах и образуют как бы каркас сообщества. Ингредиенты могут расселяться только между многолетниками, они эфемерны, мало устойчивы, хотя и более пластичны в приспособлениях к изменяющейся природной среде. В условиях вырубок с возобновлением, например к превалидам можно отнести особи главных (хвойных) пород: сосну или ель; к ингредиентам – деревца березы или осины, ольхи.

Интересную группировку растительности предложил американский эколог Э.Лианки. В основу было положена относительная доля энергии, затрачиваемой организмом на размножение, в общих энергетических затратах на жизнедеятельность в течение года. Организмы группы К затрачивают основную энергию на поддержание вегетативной активности, т.е. на рост и их содержание во взрослом состоянии. Обычно это многолетники и их вклад в каждый акт размножения ограничен. Организмы полярной по отношению к группе К совокупности R живут недолго, эффективно размножаются. Вид поддерживает свою стабильность за счет большого энергетического вклада в производство потомства. Примерами этих фитоценологических групп могут быть древесные породы (группа К) и злаки (группа R).

Широкое признание получила классификация растительных видов, предложенная Л.Г. Раменским (1938). Ученый предлагает различать три разновидности ценофитов: *виоленты (силовики): пациенты (выносливцы) и эксплеренты (выполняющие)*. В первоначальной интерпретации эти обозначения имели другую дефиницию, очень образную и остроумную. Совокупность силовиков обозначалась «львами», пациентов – «верблюдами», эксплерентов – «шакалами». Львы – группа растений, которые «силовым» способом захватывают территории и надолго удерживают ее за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности. Подобной жизненной стратегией обладают ряд древесных пород, такие, как сосна, лиственница, береза, осина. Верблюды – это растения, которые в борьбе за существование «берут не энергией жизнедеятельности, а своей выносливостью к крайним, суровым условиям». В лесных экосистемах стратегией выносливцев характеризуются на определенных стадиях развития ель, пихта, кедр.

Роль выполняющих (шакалов) выполняют виды, которые имеют очень низкую конкурентную способность, но зато способны очень быстро захватить освободившуюся экологическую нишу или заполнить свободные пространства между силовиками. Эту роль прекрасно выполняют злаки и такие растения, как кипрей, малина, луговое разнотравье (марьяники, манжетка, черноголовка, клевер полевой и др.), заселяющие вырубку при задержке возобновления древесной растительности. В некоторых случаях роль шакалов по отношению к хвойным медленно растущим древесным породам могут выполнять пионерные древесные породы береза, осина. Очень наглядны перечисленные фитоценологические взаимоотношения между растениями разных жизненных стратегий при рассмотрении закономерностей лесовозобнови-

тельных процессов, при анализе сукцессии вторичных лесных БГЦ. Представляется, что использование подобной системы понятий значительно упростило бы интерпретацию различных типов смен древесных пород, с которыми лесоводу приходится сталкиваться постоянно.

Б.М. Миркин (1986), в развитие идей Л.Г. Раменского о жизненных стратегиях видов и популяций растений в различных ситуациях, предложил различать пять их разновидностей.

К – виоленты. Этот тип стратегий может проявиться только в условиях, когда среда достаточно стабильна и не подвергается нарушениям и в то же время благоприятна. Группу К образуют среди древесных пород ель, бук, дуб. Эти виды на улучшение или ухудшение внешней среды реагируют адекватным увеличением или ухудшением роста. Вместе с тем эти виды не проявляют никаких физиологических или биохимических механизмов для приспособления к новым условиям. Плотность популяций виолентов обычно регулируется системой обратных связей: с увеличением густоты возрастает смертность. На участке соснового леса появляется столько молодых особей (подроста), сколько позволяет «окно», образовавшееся от отмирания старого дерева. Обычно растения виоленты – достаточно «уверенные в своем будущем» организмы. У них, как правило, отсутствует банк семян (почвенный запас семян). В то же время виоленты не обладают большой приспособительной способностью: они плохо переносят стресс. В затруднительных экологических условиях они не в состоянии противостоять растениям – «бродягам» (эксплерентам), в определенных ситуациях получающим тактические преимущества перед виолентами.

С – экотопические эксплеренты. Это большей частью многолетние растения, хорошо приспособленные к перенесению стресса, вызываемыми условиями внешней среды. Это растения тундр, высокогорий, пустынь. Главное в жизненных стратегиях этой группы растений, по мнению Б.М. Миркина (1986) является особый тип «скаредной экономии и умение решать свои жизненные проблемы за счет крайне ограниченных ресурсов». Отдельные группы этого фитоценопита обладают большим набором приспособительных средств к дефициту влаги, другие группы отличаются массой приспособлений к низким температурам, к недостатку элементов минерального питания и др.

Sk – фитоценопитические пациенты. Эта группа объединяет растения, имеющих отчетливую специализацию. Они обладают способностью

произрастать в коллективе, но и способны мириться с недостатком света. Как у истинных «подпольщиков» у них имеются хорошо работающие приспособления для «скаредной экономии». Представителями этой фенотипической группы являются типичные представители болотной растительности: сфагнумы, подбел, кассандра, клюква. Почвенная среда, в которой располагаются корневые системы этой группы растений исключительно не благоприятны: низкие температуры даже в жаркий летний день, высокая кислотность, отсутствие многих элементов минерального питания.

R – истинные эксплеренты – это группа растений составляющая компанию «шакалов», «бродяг». Характерным свойством этой группы является способность к частому и обильному семеношению или способностью обильно размножаться вегетативно – за счет корневищ. Как правило семена этих растений распространяются ветром. Растения располагают солидным запасом семян в почве и подстилке. Истинные эксплеренты – это растения обочин дорог, лесных гарей, засоренных полей и лугов, залуговельных вырубок.

Rk – ложные или фитоценоотические эксплеренты. Это виды, которые в отличии от истинных эксплерентов – бродяг, постоянно пребывают в сообществах, но часто находятся в состоянии покоя. В условиях когда по тем или иным причинам фитоценоотические связи в сообществах ослабевают, растения этой фитоценоотической группы способны «взорваться» – дать обильную вспышку возобновления и на какое-то время захватить территорию. Среди лесных растений этой группы наиболее типичными являются растения из группы – эфемероидов – известные как подснежники (первоцветы, лесные анемоны).

Рассмотренные группы растений с характерными жизненными стратегиями во многих случаях могут выделяться только абстрактно, по обобщенным оценкам их биологии. Часто столь очевидные в теоретическом отношении фитоценоотипы в натуре выделяются с трудом или вообще не подчиняются установленным для них «правилам». Оказалось, что дуб черешчатый по свидетельству Ю.Р.Шеляг-Сосонко (цитируется по Б.М. Миркину, 1986), хорошо известный как виолент, может в ряде ситуаций вести себя как типичный пациент или даже экотопический эксплерент. В условиях заглушения мягколиственными, у границ своего экологического предела распространения дуб может формировать кустарниковую форму, т.е. становится типичным пациентом. Еще более показательным примером может

служить сосна. Эта порода в обычных условиях – на борových почвах – типичный виолент. Но в условиях экстремума резко меняет свою стратегию и может «тянуть лямку» типичного пациента (стланики, кустарниковые формы).

Таким образом, генетически приобретенные жизненные стратегии растений в лесу могут со временем изменяться, приобретать другие оттенки. Эти стратегии у долгоживущих древесных пород могут существенно изменяться, трансформироваться. Свойства виолентности, пациентности и эксплерентности – это свойства, присущие всем популяциям и ценопопуляциям лесной растительности, хотя в разной мере. В любом сообществе, в любом конкретном лесном БГЦ биологические виды можно ранжировать по эти признакам. И в каждом новом случае можно получить отличающиеся трехмерного виолентности поля распределений: пациентности – эксплерентности. Получение таких полей дает хорошую информацию об складывающемся соотношении ценопопуляций и позволяет надежно прогнозировать развитие их взаимоотношений. Знание жизненных стратегий видов – лесообразователей и их изменении во времени и в пространстве большое значение имеет для лесовода, планирующего мероприятия по управлению взаимоотношениями древесными породами, в частности в лесокультурном производстве, при лесоразведении.

При популяционном подходе фитоценоотилы выделяются с учетом конкретной роли конкретной ценопопуляций в жизни фитоценозов. Геоботаники различают популяции *эдификаторов (строителей)*, *консерваторов (поддерживающих)*, *консолидаторов (укрепляющих)*, *нейтральных и деструкторов (разрушающих)* ценотические связи в фитоценозах. Популяции указанных групп можно выделять в лесных биогеоценозах, если рассматривать большие их совокупности в динамических рядах или в экологических рядах, выстраивая, например, по градиенту эдафических условий. В лесоведении большее распространение получила классификация фитоценогипов В.Н. Сукачева (1928):

1. **Эдификаторы** – созидатели, строители сообществ. В лесном фитоценозе это будут группы древесных пород – лесообразователей. Среди этой совокупности предложено различать две подгруппы: а) – аутохтонные – строители сообщества в местообитаниях, где отсутствует влияние человека или животных; б) – дигрессивные – временные строители сообщества, при изменении растительного сообщества под влиянием человека. В качестве

примеров можно взять древесные породы – лесообразователи в коренных или условно коренных насаждениях, с одной стороны, и многие виды злаков, заселяющие вырубку после удаления леса, с другой стороны. Те и другие выраженные «строители», создающие «саму сущность» формирующихся сообществ, определяющие их природу.

2. Ассектаторы – оказывают малое влияние на формирование среды внутри сообщества. Это могут быть древесные породы, присутствующие в ценозе на уровне примеси с главной лесообразующей породе (примесь березы в еловом или сосновом лесу; популяции можжевельника или рябины обыкновенной в хвойных лесах). В этой группе также различают две подгруппы: а) – аутохтонные – входящие в состав первичных (коренных) насаждений и б) – занесенные человеком, животными из других сообществ.

В ряде случаев геоботаники прибегают к различным другим подразделениям ценопопуляций в сообществах лесной растительности. Помимо эдификаторов выделяют субэдификаторы – т.е. виды господствующие не в главном, а в других ярусах. Например, заросли лещины в дубраве, ценопопуляция черники под пологом ельника, ценопопуляция сфагнумов в напочвенном покрове соснового насаждения.

Лесоводы часто прибегают к выделению фитоценогрупп по степени доминирования. Различают доминанты, субдоминанты, подчиненные и т.п. Соотношения между эдификаторами и доминантами таковы: эдификаторы – это такие доминанты, которые не только образуют «каркас» ценоза, но определяют среду в нем. Каждый эдификатор, стало быть является доминантом, но не всякий эдификатор обязательно является доминантом. Например, ценопопуляция ели в еловых насаждениях выступает отчетливо в роли доминанта и эдификатора одновременно. Но та же ель, образуя второй ярус под пологом соснового насаждения, может выступать в роли эдификатора, не являясь доминантом. Доминантом здесь является сосна, хотя внутреннюю «погоду» здесь определяет ель.

С учетом различий между ролями эдификаторов и доминантов иногда применяют классификации, основанные на ранжировании соотношений между этими ролями. А.А. Ниценко (1971) предлагает выделять следующие фитоценогруппы.

1. Доминанты – эдификаторы первого ранга. Это виды, господствующие в главном ярусе сообществ: преобладающие ценопопуляций со-

сны или лиственницы в сложных многоярусных насаждениях. Они оказывают существенное воздействие на все сообщество.

2. *Доминанты – эдификаторы второго ранга.* Также свойственны главенствующему ярусу, но слабее воздействуют на состав, структуру фитоценоза и его внутреннюю среду. Это может быть ценопопуляция сосны в сложном же елово-сосново-лиственничном лесу.

3. *Доминанты – субэдификаторы.* Это эдификаторы второстепенных ярусов. В сущности все они второстепенны, поскольку воздействуют на структуру лишь своего яруса.

4. *Доминанты – неэдификаторы.* Доминируют в основных ярусах, но не определяют структуру, состав и среду обитания сообщества. Это уже упоминавшаяся позиция сосны в двухярусном сосново-еловом насаждении.

5. *Субдоминанты в пространстве.* Это доминанты – неэдификаторы второстепенных ярусов. Такую позицию занимает багульник в хвощево-сфагновом ельнике.

6. *Субдоминанты во времени.* Виды, доминирующие лишь в определенных сезоны года, но могут являться эдификаторами и субэдификаторами. В лесных ценозах таковые отсутствуют. Они характерны для аридных условий полупустынь, солончаковых местообитаний.

7. *Спутники* – виды, встречающиеся в сообществах единично и редко, но не являющиеся доминантами. Группы этой разновидности широко распространены в любых растительных сообществах.

Применение подобных подходов к функциональной организации лесных ФТЦ имеет большие перспективы хотя бы на уровне исследований природы лесных насаждений.

Хозяйственная ценность растительных группировок на лесных площадях во многом определяется набором жизненных форм, слагающимся в известных лесорастительных условиях при конкретных условиях хозяйствования. Принято различать следующие морфо-экологические формы растений. С эколого-морфологических позиций жизненная форма представляет собой своеобразный общий облик (габитус) определенной группы растений, возникающий в онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. С экологической точки зрения жизненная форма – это «выражение определенных групп растений к пространственному расселению и закреплению на территории, к их участию в формировании рас-

тительного покрова». К одной жизненной формы относятся растения, сходные по морфологической структуре и приспособительным свойствам. В биогеоценологии наибольшее распространение получила классификация жизненных форм Раункивера. В основу классификации положена степень и характер обеспеченности возобновительного потенциала вида.

Фанерофиты – растения, почки и концевые побеги которых предназначены для переживания неблагоприятного периода года, поднимаются в воздух на стеблях, которые живут несколько, иногда много лет. Это деревья, кустарники, лианы. Понятно, что зимовать на большой высоте их почки могут лишь в условиях сравнительно мягкого климата. В условиях бореальной зоны растения эти должны быть очень зимостойкими.

Хамефиты – растения с почками возобновления, которые расположены в приземном 15 см слое. Как правило, это кустарники и кустарнички. Растения этой группы произрастают и в холодных областях и в районах с жарким сухим климатом.

Гемикриптофиты – многолетние травы с почками возобновления, располагающимися на поверхности земли. В зоне умеренного климата почки этих растений в критические периоды укрыты снегом.

Геофиты – многолетние травы с почками возобновления в земле (корневища, клубни, луковицы). Это растения с наиболее надежной защитой от сурового климата, как жаркого, так и морозного.

Терофиты – однолетники, переживающие неблагоприятные периоды в виде семян.

Понятно, что в разных районах, на территориях с разными климатическими условиями формируются исторически, эволюционно сообщества с различными комбинациями организмов разных жизненных форм (табл. 4).

Таблица 4

Спектры жизненных форм в биогеоценозах разных природных зон
(по Р. Уитткеры, 1980).

Биом	Фанерофиты	Хамефиты	Гемикриптофиты	Геофиты	Терофиты
Тропический дождевой лес		2	—	2	—
Субтропический лес	65	17	2	5	10
Лес умеренно теплой зоны		9	24	9	4
Лес умеренно холодной зоны		17	54	12	7
Тундра	1	22	60	15	2

Как видно из табл. 4, в тропических лесах доминируют жизненные формы – деревья. По мере продвижения на север доля фанерофитов последовательно снижается. В тундре эта жизненная форма представлена лишь одним видом. В геоботанике и лесоведении применяют кроме того классификацию жизненных форм, предложенную Р. Уиттикером (1980):

Деревья – крупные древесные растения, обычно значительно более 3 м. В эту группу входят деревья иглистые, широколиственные вечнозеленые; вечнозеленые склерофильные (с жесткими, вечнозелеными большей частью мелкими листьями); широколиственные листопадные; колючие, розеточные, бамбуковые.

Лианы – древесные, вьющиеся или лазающие растения.

Кустарники – небольшие древесные растения, обычно ниже 3 м. Игlistые, широколиственные вечнозеленые. Вечнозеленые склерофильные, Широколистные листопадные. Колючие кустарники. Розеточные кустарники. Стеблевые суккуленты.

Полукустарники – полудревесные растения, т.е. с отмирающими в неблагоприятные сезоны года верхними частями стеблей и ветвей.

Эпифиты – растения целиком произрастающие на поверхности земли, на других растениях.

Травы – растения без многолетних наземных древесных стеблей. Сюда входят папоротники, разнотравье и злаковые.

Таллофиты – растения без четкого расчленения на стебли, листья, корни. Это лишайники, мхи, печеночники.

Весьма примечательно, что в классификациях жизненных форм в одну группу входят представители разных семейств.

Растительные сообщества, выделяемые на основе проявления жизненных форм достаточно четко обозначающиеся единицы растительного покрова. «Составленные» из растений разных жизненных форм биогеоценозы будут существенно различаться по всем параметрам структуры и уровню функционирования.

Таким образом, лесоведу при изучении разных вопросов строения, структуры, формирования и развития лесных насаждений представляется богатая возможность для чрезвычайно разнопланового и многоаспектного рассмотрения этих природных образований. Значительно обогащается исследовательский инструментарий. Исследованиями могут быть охвачены самые разные стороны сложной природы лесных фитоценозов.

4.10. Развитие популяций эдификаторов

В фитоценологии, в общей геоботанике в лесоведении и растениеводстве при рассмотрении структуры популяций принято различать возрастные периоды, стадии, фазы развития эдификаторов (Работнов, 1950; Сукачев, 1964; Воронов, 1973; Василевич, 1983). Много классификаций возрастной структуры сообществ растений существует в практическом лесоводстве. Наиболее дробными и разнообразными являются возрастные стадии, этапы, фазы, выделяемые на ранних стадиях жизни древесных пород.

Применительно к насущным задачам лесной биогеоценологии имеет смысл рассмотреть сущность четырех таких периодов, имеющих универсальное общебиологическое содержание (пригодных для изучения самых разных типов растительности): *латентный, виргенильный, генеративный и сенильный*.

Латентный период – это период нахождения растения в семени, по существу период предвещающий появление растений в местообитании. Продолжительность этого периода у разных видов неодинакова. Например, у большинства видов ив, тополей, у осины семена в жизнеспособном состоянии сохраняются всего несколько дней, часов, недели (самое большое). У многих кустарничков, травянистых растений из-под полога насаждения семена могут сохраняться дольше, могут перезимовывать, находясь в лесной подстилке.

Семена хвойных обычно сохраняют всхожесть в естественных условиях в течение года. Большая их часть, не успевшая прорасти не участвует в репродукции вида, поедается животными или гибнет при первой перезимовке. В некоторых случаях при пониженном патогенном фоне в лесу семена хвойных способны сохранять жизнеспособность больше обычного. Так, в довольно жестких климатических условиях Кольского полуострова неоднократно отмечалось прораствание семян на 2–3 год (Цветков, 1974). В этих условиях можно говорить о так называемом «почвенном запасе семян», поддерживающем на должном уровне лесовозобновительный потенциал местообитаний в экстремальных условиях Субарктики.

Наличие семян, их количество и качество в БГЦ следует рассматривать как меру сохранения биогеоценозами самовозобновительной способности. Таким образом, латентный период в развитии популяций – это своеобразная основа для сохранения устойчивости лесных экосистем. О количест-

венном показателе урожая семян древесных пород в БГЦ можно судить по обобщенным данным, опубликованным С.В. Беловым (1980; табл. 5).

Таблица 5

Урожай семян в насаждениях разных пород

Порода	Урожайные годы			Неурожайные годы		
	кг/га	млн.шт/га	шт/м ²	кг/га	млн.шт/га	шт/м ²
Сосна	5–8	0,85–1,31	85–135	0,2–1,0	0,04–0,17	4–17
Ель	20–50	3,64–9,10	364–910	0,5–1,5	0,09–0,27	9–27
Лиственница	20–60	2,50–7,50	250–750	2–10	0,25–1,25	25–125
Кедр сибирский	600–00	2,84	284	50–80	0,24–0,38	240–380
Дуб черешчатый	100–2000	0,25–0,50	250–500	100–200	0,03–0,05	3–5
Береза	3–4	15–20	1500–2000	1–2	5–10	500–1000

Как следует из табл. 5, даже в годы слабых урожаев (годы с полностью не плодоносящими деревьями бывают редко) количество семян, выпадающих на поверхность напочвенного покрова значительна. Это обеспечивает популяции поддержание необходимого потенциала самовозобновления. Разумеется, главную роль при этом играют в этом случае урожайные годы.

Приведенные в табл. 5 данные одновременно показывают на те резервы корма, какие создаются в лесных ценозах в расчете на обилие «едоков» (некоторых видов птиц, мышевидных грызунов). Необходимо заметить, что величины урожаев семян древесных пород остаются недостаточно изученными. В.А. Басов (1976); П.Н. Львов (1975), А.И. Барабин (1983) для условий европейской тайги приводят более скромные, кстати довольно отличающиеся между собой величины урожаев. Так или иначе в обычных условиях количество выпадающих на единицу лесного участка семян вполне обеспечивает возобновительные процессы.

В лесной биогеоценологии имеет значение складывающееся соотношение качественных показателей ценопопуляций, и прежде всего в генеративных потенциалах популяций разных биологических групп растений. Особенно важны соотношения видов, располагающихся как бы на полюсах разнообразия жизненных стратегий. В частности, для обеспечения самовозобновления леса в стрессовых ситуациях многое могут определять конкретные возможности реализации генеративных потенциалов, с одной стороны древесных пород, с другой – сорной пионерной растительности.

Виргильный период – (девственный). Это комплекс стадий раннего существования растения, включающий прорастание семени, появление

проростков, формирования всхода, образование самосева и подроста. Чаще всего здесь в свою очередь различают три фазы: всходы, ювенильная (юношеская) и имматурная (фаза перехода от юности к взрослому состоянию, т.е. к состоянию возмужалости).

Всходами принято называть растения, возникшие из семян, спор, почек размножения в самый начальный период. У травянистых растений это считанные часы, дни, реже недели. У хвойных в связи с их сравнительной долговечностью всходами считают растения на первом году жизни. Для многих всходов древесных пород характерно отсутствие настоящих листьев (хвои). Их ассимиляционную роль выполняют семядоли. Чем больше у растения всхода, тем выше его жизненный потенциал, определяемый еще запасом семени. В этой связи можно говорить даже о некоторой автономности всхода по отношению к эдафотопу.

Растения других биологических групп (кустарнички, травы) на ювенильной стадии характеризуются высокой активностью вегетативного роста. В это время в условиях конкретной микросреды эти растения могут оказывать неблагоприятное воздействие на всходы и самосев медленно развивающихся древесных пород.

На ювенильной фазе развития древесных растений лесоводы выделяют два возрастных состояния: самосев и подрост. Хотя у специалистов в этой области нет единого подхода к разграничению этих состояний, оно имеет большое практическое значение. Самосев чаще – это более молодая и с малыми размерами (в таежных условиях обычно не старше 10–15 лет) возрастная группа, наиболее пластичная в приспособлении к факторам среды окружения. При визуальных оценках к самосеву чаще относят растения с высотой до 0,25 м. Подрост, в зависимости от его жизненного состояния, может быть представлен растениями как в ювенильной, так и в имматурной фазах. Соответственно размер подроста сильно варьирует: от 0,25 м до нескольких метров (деревья с диметром до 6 см.).

Обычно растения в ювенильной фазе мало отличаются по морфометрии от взрослых особей данного вида. Это наиболее наглядно проявляется в совокупностях древесных пород. В зависимости от условий конкретной среды местоположения молодые растения могут существенно различаться уровнем развития и морфометрически. На ювенильной стадии все виды могут быть представлены совокупностями двух типов (Воронов, 1973).

1. Виды (популяции), молодые особи которых могут длительное время пребывать в юношеском состоянии. Среди древесных пород – это виды молодое поколение которых способно долго оставаться в состоянии подроста, приобретая свойства «выносливца» (мирясь с недостатком света и с жесткой конкуренцией за другие элементы окружающей среды). Дождавшись удобного случая, отдельные особи выходят в верхний полог и занимают освобождающееся место, место отмирающих взрослых деревьев.

2. Виды, молодые особи которых не обладают достаточной экологической пластичностью и не могут мириться с дефицитом факторов среды. Критический период пребывания растений этой группы в стадии подроста оценивается лишь небольшим периодом (до 10–15 лет). Однако, получив жизненное пространство, растения этой группы значительно быстрее выходят в верхний ярус.

К первой группе следует отнести ель, пихту, кедр сибирский, Признаками второй группы характеризуются лиственница, сосна, береза, осина. Среди лесных растений нижних ярусов к первой группе следует отнести рябину, лещину, бузину, бересклет, аконит, грушанку круглолистную, чернику, майник двулистный, седмичник, копытень, линнею северную. Вторую группу образуют можжевельник обыкновенный, ива козья, малина, розга золотая, кипрей, многие злаки.

Возрастная структура подроста и самосева древесных пород значительно отличается от возрастной структуры взрослого поколения деревьев. Данные В.Г.Карпова с коллегами (1983) по Центрально-лесному заповеднику позволяет сопоставлять репродуктивные стратегии главной породы (ели) в разновозрастных перестойных насаждениях. Если кривые распределения ели молодых генераций по возрасту как правило ассиметричны, то в остальной части возрастного спектра – чаще куполообразны или многовершинны (в случае нескольких поколений).

Мера выраженности асимметрии кривых возрастного распределения самосева и подроста в коренных насаждениях может служить показателем потенциала самовозобновления породы – лесообразователя. Если в совокупности растений ювенильной фазы преобладают всходы и 1–3 летние особи и численность растений с увеличением возраста снижается, то процесс возобновления (пополнения численности) развивается. Если молодое поколение представлено преимущественно подростом старших возрастов, возобновительный

процесс в популяции «затухает». Если возрастное распределение растений ювенильной и иммаатурной фаз характеризуется одновершинной более-менее симметричной кривой – возобновительный процесс идет нормально, популяция стабилизировалась (отмирание уравнивается пополнением).

Генеративный период. Переход растений из виргенильной (ювенильной) стадии в генеративную сопровождается приближением их по морфологическим признакам к взрослым особям. Растения вступают в состояние возмужания и все больше по внешнему виду приближаются к взрослым. Весьма важно, что вступление в плодоношение у совокупности растений одного вида происходит, как правило, не одновременно. Степень растянутости этого периода определяется многими причинами, прежде всего экологическими свойствами вида и условиями окружающей среды. Улучшение условий освещенности, снижение конкурентного влияния в сообществах способствует более раннему переходу в плодоносящее состояние отдельных особей и к более дружному переходу всей совокупности в генеративную стадию.

Известно, что плодоношение растений не бывает ежегодным. Большинство видов древесной растительности характеризуется определенной периодичностью плодоношения. Причем в популяциях разных географических разновидностей, в совокупностях особей разной возрастной структуры имеет место большая изменчивость по активации генеративных процессов. С учетом разной выраженности генеративного процесса Т.А. Работнов (1978) все растения разделяет на три группы:

а) плодоносящие (цветущие) или плодоносившие в период нарастания их генеративной и вегетативной мощности;

б) плодоносящие или плодоносившие, находясь в период жизненной кульминации;

в) плодоносящие и плодоносившие, находясь в периоде снижения генеративной и вегетативной мощности (стареющие плодоносящие или плодоносившие).

Большинство древесных пород, как известно приобретают способность плодоносить в возрасте 12–20 (40) лет. За этот период генеративный потенциал нарастает. В условиях северной тайги период возмужания у мягколиственных пород (с меньшим периодом онтогенеза) наступает раньше, чем у хвойных. Максимальные урожаи у березы и осины отмечаются в возрасте 30–40 лет, в период приспевания и поспевания, у хвойных – в возрасте спелости – в 100–140 лет. Таким образом, древесные растения –

лесообразователи по характеру вступления в генеративную фазу относятся к приведенным биологическим группам. По готовности к началу генеративного процесса они должны быть отнесены к первой группе растений, а по наибольшему проявлению репродуктивного потенциала – ко второй.

У однодомных древесных растений популяции могут существенно различаться по степени выраженности одного или другого пола. Так по данным И.Б. Белецкого (1968), в сосновых жердняках Кольского полуострова хорошо различаются следующие категории деревьев: не плодоносящие, с устойчивым проявлением мужского пола, с устойчивым проявлением женского пола, с устойчивой однодомностью, с периодической сменой полов. Существенно, что сексуализация деревьев в древостоях не остается стабильной во времени. Сексуальная структура древостоев является весьма существенным фактором урожая, не только качественной, но и количественной его сторон.

Некоторые из однодомных древесных пород в стрессовых ситуациях демонстрируют склонность к проявлению мужского пола. Так вблизи стартовых ракетных комплексов космического полигона «Плесецк» в ценопопуляциях сосны зафиксирован устойчивый тренд на увеличение среди генеративных органов микростробилов (мужских цветов). Причем при прочих равных условиях это явление отчетливей выражено у высоковозрастных деревьев, испытывающих более высокие нагрузки токсикантов (пары ракетного топлива). В 1992 году обилие в кронах одноранговых деревьев пыльников в ценопопуляциях 250–350 м полосы последовательно возрастало по мере приближения к стартовому столу.

Генеративный потенциал популяций древесных пород может существенно различаться в зависимости от фитоосоциальной структуры. Чем больше в древостое количество крупных хорошо развитых здоровых деревьев (I–II классов Крафта), тем больше урожай.

Продолжительность генеративного периода у растений значительно различается. Определяющее значение имеют биологическая специфика вида, и фитоценотические свойства сообщества, определяемые условиями местопроизрастания. В жестких, близких к экстремальным условиям древесные породы способны сохранять способность плодоношения в очень высоком возрасте. В частности, в 1970 году на Кольском полуострове обследована группа 630–655 летних сосен, которые оставались плодоносящими, по крайней мере в последние из 10–12 лет указанного возраста).

Характерным для генеративной стадии всех древесных пород в любых лесорастительных условиях является понижение вегетативного роста растений. Объясняется это, как уже отмечалось, большими энергетическими затратами на поддержание генеративной способности. Депрессия прироста деревьев после плодоношения отмечается тем отчетливей, чем обильней был урожай.

Функционирование, свойства и структура ФТЦ изменяются во времени, с возрастом эдификатора. Изменения состава и свойств полога насаждений представляют большой практический интерес, поскольку с этим, с изменением морфоструктуры ценоза напрямую связаны изменения средообразующих функций. Большую информацию в этом отношении, в оценке потенциальных возможностей может дать анализ возрастной структуры популяции видов – эдификаторов. В этой связи представляют интерес подходы, используемые в геоботанике. Т. А. Работнов (1978) в частности, в зависимости от типа возрастной структуры предлагает различать несколько типов и подтипов популяций.

1. Популяции инвазионного (внедряющегося) типа. Растения еще только вселяются в фитоценоз, еще только обосновываются в нем и потому не в состоянии завершать полный цикл развития. В этом типе различают подтипы:

а) – растения, встречающиеся только в виде всходов, возникающих из занесенных со стороны семян. Всходы погибают под влиянием неблагоприятных для данного вида условий.

б) – растения, встречающиеся в виде всходов, юношеских и вегетирующих взрослых особей. Возобновление идет только путем заноса семян со стороны. Причины отсутствия плодоносящих особей, высокая смертность в стадии семян или проростков могут быть разные: от неблагоприятных условий среды местообитания до жесткой элиминации конкурентами. В лесоведении таких примеров великое множество.

2. Популяция нормального типа. Растения проходят в фитоценозе полный цикл своего развития, проявляя нормальную жизненность. В подобных популяциях различают подтипы:

а) – растения находятся в оптимальных условиях, в популяциях высок процент генеративных особей;

б) – растения находятся в средних условиях, процент участия генеративных органов у деревьев средний;

в) – растения находятся в мало благоприятных условиях, процент генеративных растений в сообществе мал. Как и в предыдущем случае, причины приведенных вариантов жизненных состояний могут быть самые различные, прежде всего экологические и фитоценотические.

3. Популяция регрессивного типа. Генеративное возобновление прекратилось. К этому типу относят подтипы:

а) – растение цветет, дает семена, но появляющиеся всходы гибнут; или растение цветет, но не дает семян. Подрост этого вида в насаждении отсутствует.

б) – растение утратило способность к цветению. Оно лишь вегетирует.

в) – растения встречается лишь в виде подземных покоящихся органов или в виде жизнеспособных семян.

Все из представленных динамических разновидностей ценопопуляций проявляются в лесных экосистемах. Наиболее наглядны они при посткатастрофических краткосрочных сменах пород-эдикаторов, наблюдаемых при сплошных рубках леса, в ходе циклов формирования и последующей деградации промежуточных «межлесных» биогеоценозов, знакомых лесоводам под названием «тип вырубки». В частности все три типа (инвазионного, нормального и регрессивного) типов популяции четко прослеживаются на протяжении 5–7 летних циклов экспансии площадей вырубок луговиком извилистым, мятликом обыкновенным, разными видами вейников.

Знание соотношения типов и подтипов популяций в биогеоценозах открывает большие возможности для прогнозирования направлений развития сообществ и в принципе позволяет управлять этим развитием. Рассмотренная классификация вполне применима при анализе потенциала лесных БГЦ, при рассмотрении трендов их естественной динамики. Представленная классификация позволяет анализировать одновременно несколько популяций в одном фитоценозе, сопоставлять их тренды и соотношения стратегий, что несомненно расширяет возможности прогнозирования и управления биогеоценозами.

Сенильный период называют завершающим периодом растительных популяций. Это период усиливающегося старения и распада, исчерпавших свой жизненный ресурс деревьев. Так же, как и ранние стадии развития популяций древесных пород, период ослабления маркируется как изменениями неких средних по поколению показателей состояния, так и увеличе-

нием количества особей, отчетливо теряющих жизнеспособность и идущих в отпад. Такая сбалансированность между качественными и количественными параметрами – характерная черта состояния динамического равновесия лесных ФТЦ.

С увеличением естественного возраста древостоя последовательно ухудшается состояние старшего поколения, снижается суммарный прирост и годовичная продукция. С определенного возраста масса отпада начинает превышать прирост и различия между ним начинают быстро увеличиваться.

Период распада древостоев хвойных пород довольно длителен. У таких доживущих пород, как лиственница, сосна, он может продолжаться более сотни лет.

Геоботаники (Воронов, 1973) предлагают в сенильной стадии развития поколения при оценке генеративного его потенциала различать две фазы: **старческого ослабления генеративного воспроизведения и постгенеративной вегетации.**

Весьма важно учитывать, что в одновозрастных популяциях деревья могут быть представлены разными возрастными их состояниями, т.е. находящимися на разных этапах онтогенетического развития и по тому различаться жизненным потенциалом (Демаков, 2003). Установлено, что время пребывания деревьев в том или ином возрастном состоянии, в зависимости от сложившихся в местообитании условий, может колебаться в очень широких пределах. Известно, например, что под влиянием эмиссий вредных веществ ход развития ускоряется: древесные растения значительно быстрее стареют (Юкнис, 1978). По мнению Ю.П. Демакова (2003) наличие в популяциях деревьев в сенильной стадии может рассматриваться как свидетельство нормального хода онтогенеза в этом ценозе. В зависимости от полноты выраженности хода онтогенеза, ученый предлагает различать ценопопуляции **полночленные и неполночленные.** В последнем случае в сообществе отсутствуют особи, представляющие ту или иную биологическую стадию. И полночленность онтогенетического спектра может однозначно показывать на высокий жизненный потенциал популяции. В большей степени полночленность присуща насаждениям темнохвойных пород.

Биологическое разнообразие и структурная организация лесных ФТЦ проявляется через реализацию условий среды обитания. Во многом эта среда в рамках ФТЦ создается самим ценозом.

5. ФИТОКЛИМАТ БГЦ

В пологе и под пологом лесных фитоценозов формируется свой специфический фитоклимат, своя лесная среда. В каждом конкретном случае складывается свой особый набор разнообразных факторов, среди которых главное место занимают условия местообитания. В конечном счете доминирующими оказываются факторы микроклимата и эдафические условия.

Определяющее в бореальной зоне значение повсеместно получает общее количество поступающей солнечной радиации, которое в свою очередь определяется прежде всего высотой стояния солнца, т.е. зависит от географического положения местообитания.

На верхнюю границу биосферы из космоса ежеминутно поступает в среднем 2 кал/см^2 энергии. Проходя через атмосферу, часть ее теряется. В ясный день до поверхности земли доходит 67 %, что составляет $1,34 \text{ кал/см}^2$ в минуту. Эту величину называют *солнечной постоянной*. К поверхности растительности на суше в течении дня доходит от 100 до 800 кал/см^2 , в бореальной зоне – $200\text{--}300 \text{ кал/см}^2$.

Если в северной тайге суммарная радиация оценивается в $68\text{--}85 \text{ ккал на см}^2$ в год (в среднем 74), то вблизи Сочи уже – $140\text{--}158$ (в среднем 151) ккал/см^2 . Величина радиационного баланса верхней кромки полога ельника черничного под Обозерской составляет $34,7 \text{ ккал/см}^2$, над кронами букняка под Сочи – $83,2 \text{ ккал/см}^2$ за год. В географическом отношении изменяется также соотношение между прямой и рассеянной радиацией. В высоких широтах доля рассеянной радиации выше, чем в БГЦ субтропиков. Годовой ход основных составляющих теплового баланса в букняке вблизи Сочи (Стационар «Агибга» НИИгорлесэкол) характеризуют данные табл. 6.

Таблица 6.

Прямая, рассеянная и суммарная радиация в букняке
по многолетним наблюдениям (по И. Коваль, Н. Битюков, 2001).

Показатели	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Прямая	2,3	3,4	5,4	5,6	9,8	13,9	14,2	13,2	9,7	7,3	3,7	2,4
Рассеянная	2,0	3,0	4,8	6,0	7,4	7,8	7,1	6,5	5,5	3,6	2,6	1,8
Суммарная	4,3	6,4	10,2	11,6	17,2	21,7	21,3	19,7	15,2	10,9	6,3	4,2

За период с апреля по октябрь рассматриваемые насаждения получают 84 % от общей суммарной радиации. В условиях средней тайги в республике Коми за вегетационный период (май–сентябрь) суммарная радиация составляет лишь 75 % от общей (Галенко, 1983).

Известно, что радиационный режим, формирующийся в лесных насаждениях, очень изменчив и в значительной степени зависит от свойств фитоценоза, в частности от структуры полога (состав пород, возраст, ярусность, сомкнутость полога). Проникновение радиации в полог ФТЦ весной – в начале лета снижается по мере облиствения деревьев. Влияние на проникающую в полог радиацию структуры ФТЦ, обусловленной изменением облиствения показано на рис. 27.

Хотя ход изменений радиации во всех случаях идет сходным образом, в сомкнутом еловом ФТЦ доля проникновения резко отличается от таковой в других насаждениях. Наибольший процент проникновения тепла имеет место в мягколиственном насаждении, полог которого образованный светолюбивыми древесными породами значительно «ажурней».

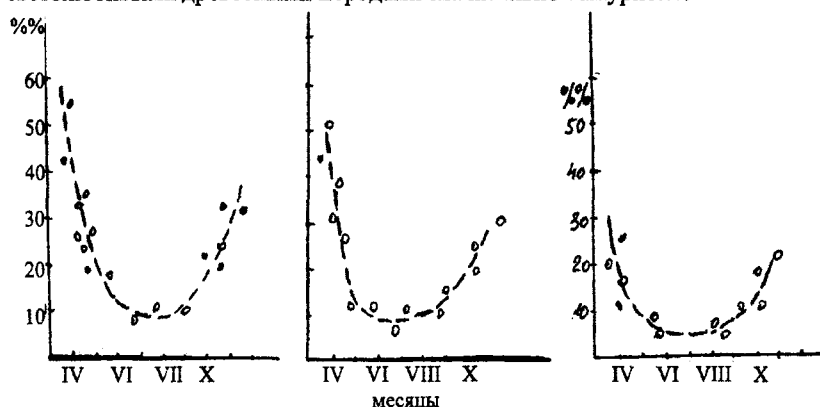


Рис. 27. Изменение процента суммарной радиации, проникающей под полог лесных фитоценозов разной структуры по месяцам (по Н.Созыкину и С. Кожевниковой, 1965): а) – лиственное насаждение; б) – двухярусное лиственно-еловое; в) – сомкнутое еловое насаждение

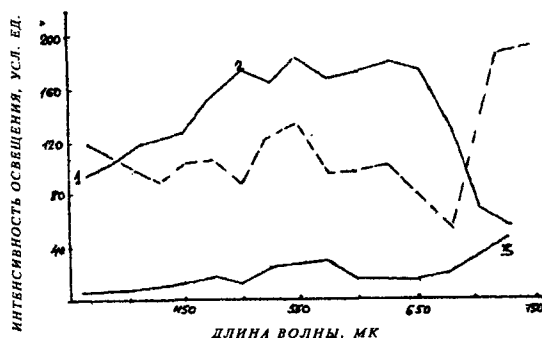
Ученые (Созыкин, Кожевникова, 1965), изучавшие радиационный режим в лесных насаждениях Подмоскovie, выделяет три периода различного состояния полога, определяющего его проницаемость: период облиствения (и обновления хвои) в апреле и мае; период максимального

развития полога (июнь–август), и период увядания листвы и листопада (сентябрь – октябрь). За первый период в лиственном насаждении количество проникающей радиации падает с 60 до 4–8 %. Летом насаждения задерживают от 68 до 80 % радиации. Осенью в лиственном насаждении задерживается всего лишь около 20 %. Лучистая энергия, достигающая лесного ФТЦ состоит примерно на 10 % из ультрафиолетового и на 45 % из – инфракрасного излучения. Видимая часть составляет соответственно около 45 %.

При ясном небе в составе рассеянного света, проникающего под полог участвует значительная доля рассеянной листвою прямой радиации. При прохождении полога ФТЦ поглощается много видимого и дальнего инфракрасного излучения, Хлорофиллом поглощается наиболее интенсивно синий и красный свет. Поэтому в ясный день свет значительно богаче зелеными лучами. В высоко сомкнутом пологе, где листва рассеивает почти полностью прямую радиацию, пропускание зеленых лучей выше, чем красных и синих. Напротив, в низко сомкнутый полог ФТЦ проникает больше красных лучей и меньше синих.

Проникающая способность солнечной радиации в большой мере зависит от состава древесного яруса фитоценоза. Оказалось, что основным оптическим свойством листовой массы деревьев является способность изменять спектральный состав света. Полог насаждений разных по составу пород обладает разной поглощающей способностью в разных частях спектра, что прослеживается на спектральном составе проникающего под полог света (рис. 28).

Рис. 28. Спектральное пропускание лучистой энергии древесным пологом: лиственным насаждением (1), опушкой леса, редким древостоем (2), пологом густого леса (3), по В. Алексееву, 1967



В большой степени уровень функционирования насаждения будет зависеть от влияния его полога на ФАР – на уровень использования физиологически активной радиации. Количество проникающей в полог ФТЦ ФАР в большой мере зависит от структуры полога ФТЦ и прежде всего от породного состава древесного яруса. При равных количествах пропускаемой ФАР уровень инфракрасной радиации под пологом березняка в два раза выше, чем под пологом хвойного ФТЦ. Отношение пропускания ближних инфракрасных лучей к видимым в березняке по данным В.А. Алексеева (1967) составило 1,6, в ельнике – 1,1. И все же, по мнению ученого роль качественного изменения спектрального состава света под влиянием полога значительно скромней, нежели значимость общего ослабления радиации.

Важнейшим показателем радиационного режима в лесном ФТЦ является суммарная солнечная радиация, представляющая собой интегральный поток прямой и рассеянной коротковолновой радиации. Это важнейшая составляющая радиационного баланса. Величина этого показателя – функция от высоты стояния солнца, от состояния атмосферы и от альбедо растительности. Так различия в суммарной солнечной радиации за вегетационный период на верхней кромке крон между буковым лесом под Сочи и сосново-еловым насаждением в республике Коми составляют $= 49 \text{ ккал/см}^2 (117,6-68,6)$.

Радиационное поле под пологом насаждения характеризуется большой изменчивостью. Известно, что количество проникающей под полог радиации в определенной мере зависит от явления бликов. С этим явлением связаны, как колебания проникновения в ФТЦ прямых лучей, так и изменения всего спектрального спектра. Доля энергии бликов (число и размеры) в насаждениях возрастает с повышением высоты солнца (рис. 29). Замечено, что блики в лесных насаждениях появляются, когда высота солнца превышает $12-15^\circ$. При прочих равных участие энергии бликов увеличивается в ветреную погоду.

В пасмурную погоду изменчивость суммарной радиации в суточном ритме под пологом леса выравнивается. В ясные дни основной составляющей суммарной радиации является прямая радиация, в пасмурные – возрастает доля рассеянной. Последняя, как известно, обладает большей проникаемостью в полог ФТЦ.

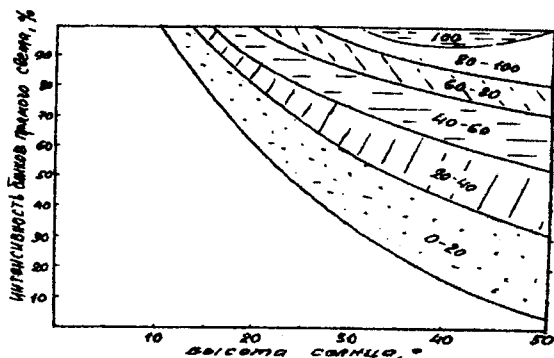


Рис. 29. Распределение бликов с разной интенсивностью прямого света под пологом 110 летнего сосняка брусничного в зависимости от высоты стояния солнца (по Е. Акуловой, Д. Жмур, Ю. Цельникер, 1966)

Верхняя часть крон зрелого высоковозрастного лесного ФТЦ представляет собой активную деятельную поверхность, поглощающую большую часть поступающей радиации. Здесь отмечается наибольшая изменчивость радиационного потока во времени, в то время как на высоте 7–8 м (в нижней части полога) эта изменчивость резко падает. На высоте 4 м (в области нижних частей крон деревьев) она практически не прослеживается.

Проникновение солнечной радиации неодинаково по глубине полога. Помимо высоты стояния солнца на глубину проникновения оказывают влияние структура ФТЦ и сезонные его изменения. В южной тайге, например, в сентябре в полог смешанных сосново-лиственных и елово-лиственных насаждений может проникать более 50 %, в то время как в период облиствения — не более 10 % (от энергии, поступающей к верхней границе полога). При прочих равных коэффициент пропускания солнечной радиации по профилю ФТЦ изменяется по экспоненте. Причем чем ниже высота стояния солнца, тем круче кривая коэффициентов.

По данным Э.П. Галенко (1983) в ясную погоду в условиях средней подзоны тайги максимальная солнечная радиация отмечается в июне, при переменной облачности и в пасмурную погоду — в конце июня — в июле. В августе интенсивность потока солнечной радиации оказывается в среднем на 35 % ниже, чем в июне, что связано как со снижением высоты солнца,

так и с возрастанием облачности (рис. 30). В обобщенном виде поток солнечной радиации за летний день, поступающий к поверхности крон елово-соснового ФТЦ оценивается следующими величинами: в мае – 350, в июне–июле – 350–550, в августе – 170–350 кал/см².

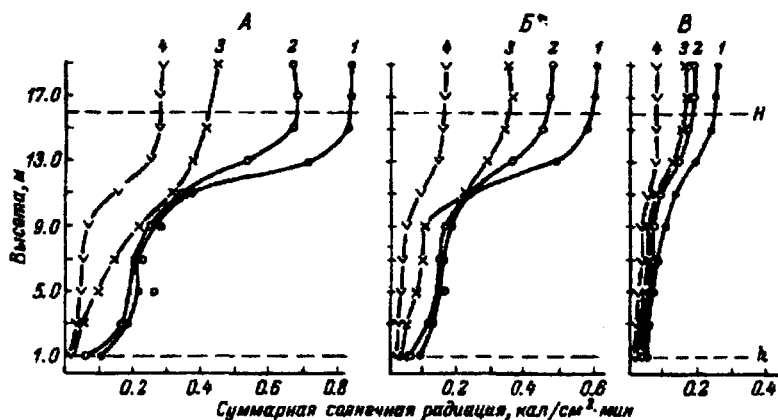


Рис. 30. Вертикальные профили суммарной солнечной радиации в сосново-еловом ФТЦ при различных высотах солнца и разной облачности (по Галенко, 1983). А – ясно; Б – переменнo; В – пасмурно: 1 – 40–50 0; 2 – 30–40 0; 3 – 20–30 0; 4 – менее 20 0; Н – верхняя, h – нижняя границы крoнового пространства

Лесная растительность, как известно, характеризуется высокой поглощающей способностью солнечной радиации. Но поглощение в значительной степени изменяется в связи с условиями увлажнения, с характером погоды. В частности отклонение от оптимального увлажнения воздуха и почвы приводит к снижению поглощения энергии растительностью.

Установлено, что в период активного функционирования деятельным слоем лесного ФТЦ поглощается до 80 % суммарной солнечной радиации. При этом по мнению Э.П. Галенко (1983) растительность получает 60–70 %, а остальное (30–40 %) получает почва. Роль структуры полога наиболее отчетливо проявляется в ясную погоду и при высоком стоянии солнца. Поглощение радиации в сосново-еловом насаждении (сложном по структуре полога) выше в 1,3 раза, чем в чистом ельнике, а в еловом ФТЦ – в 1,6 раза больше, чем в сосновом. Суммарное поглощение, сосновым, еловым насаждениями северотаежной подзоны и сосново-еловым

насаждением средней тайги за июнь– август составило $20 \cdot 10^8$, $24 \cdot 10^8$ и $26 \cdot 10^8$ ккал на га.

Важнейшим показателем благоприятности радиационного режима для функционирования ФТЦ являются суточные кривые составляющих радиационного баланса и напрямую связанных с ним показателей теплового баланса (рис. 31). Суточный ход радиационного баланса днем параллелен суточному ходу суммарной радиации. Под кронами в условиях Воронежской области кривая суточного хода симметрична относительно полудня. В средней подзоне тайги в республике Коми по мнению Э.П. Галенко (1983) в кривой суточного хода радиационного баланса отмечается положительная асимметрия (за счет увеличения облачности во вторую половину светлого времени).

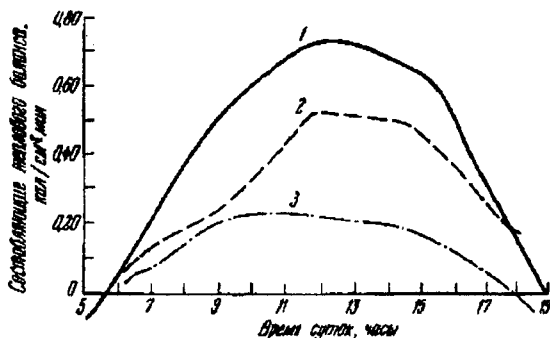


Рис. 31. Суточный ход составляющих теплового баланса под пологом сложного лесного ФТЦ (по Н Выгодской, 1967): 1 — радиационный баланс; 2 — затраты на испарение; 3 — турбулентный теплообмен

Ночью основной составляющей радиационного баланса является эффективное излучение. Этот показатель связан с температурой подстилающей поверхности, с облачностью неба. Мера ночного выхолаживания пространства ФТЦ зависит от структуры древесного полога. Это выхолаживание оценивается довольно значительными величинами.

По данным Н.Н. Выгодской (1967) в отдельные сроки полог 30 летней дубравы в Телермановском лесничестве отдавал в окружающее пространство $0,09\text{--}0,10$ ккал/см² в минуту.

Температурный режим в лесных экосистемах непосредственно связан с радиационным режимом и местными циркуляционными процессами в атмосфере. В ряде случаев режимы освещенности и тепловые неразделимы: солнечная радиация – световая и тепловая радиация одновременно. Теплообеспеченность в лесах бореальной зоны определяется циклоническими условиями: чередованием западных атлантических переносов влажных и теплых масс с переносами холодных масс из Арктики и сухих теплых масс со Средиземноморья. Характерные условия теплообеспеченности в лесных экосистемах бореальной зоны Европейской России на примере ельников характеризуют данные табл. 7.

Таблица 7

Повторяемость дневных температур воздуха в разных пределах в еловых насаждениях средней и северной тайги в республике Коми
(по Э. Галенко, 1983)

Пределы температур, °С	Северная тайга		Средняя тайга	
	число случаев	%	число случаев	%
Ниже 10	128	17	34	4
10–25	546	74	672	85
Более 25	62	9	92	11
Всего	736	100	798	100

Полог даже простого по строению лесного фитоценоза представляет собой довольно сложную термодинамическую систему. Известно, что потоки тепла в лесном ФТЦ (между элементами ФТЦ, между элементами леса и окружающей средой рассматриваются в виде четырех форм:

- молекулярная теплопроводность или – (физическая истинная теплопроводность (кондукция) – передача тепла по тканям живого вещества,
- обмен теплом между средой и ФТЦ или турбулентная диффузия (конвекция, псевдотеплопроводность) обмен через воздушный поток,
- тепловое излучение почвы, биомассы – излучающая (в т.ч. эффективная) радиация – преимущественно в длинноволновой части спектра,
- передача тепла с водой в различных ее состояниях.

Каждая из форм с позиций теплоэнергетики БГЦ представляет предмет самостоятельных достаточно сложных исследований и потому остается за рамками настоящей работы. Как известно, теплопроводность в той или иной мере свойственна любым телам, в т.ч. лесным растениям.

Явление это постоянно имеет место в лесных сообществах в надорганизменном, организменном, а также на тканевом, клеточном уровнях.

С тепловыми условиями связаны все жизненные процессы древесной растительности. Наземные листостебельные растения растут, как правило, в широком диапазоне температур воздуха. Нижним порогом считают $+5^{\circ}\text{C}$, хотя в экстремальных условиях местообитаний обнаружен рост корней сосны при температурах $+2,0^{\circ}\text{C}$ (Прокушкин, 1981; Цветков, 1986). Верхним пределом признана температура денатурации белка (около 55°C).

Температурные условия для прохождения основных жизненных функций древесной растительности по обобщенным литературным данным приведены в табл. 8.

Таблица 8

Температурные условия функционирования древесной растительности в бореальной зоне

	Температурные условия, $^{\circ}\text{C}$					
	хвойные			лиственные		
	Оптимальные	Интервал удовлетв. течения	Минимальные	Оптимальные	Интервал удовлетв. течения.	Минимальные
Фотосинтез	18–27	10–30	–5–+8	15–25	10–32	–8
Дыхание	30–35	25–40	–20	25–30	15–35	–15
Рост побегов	18–25	15–30	+5	20–25	15–30	+3+4
Транспирация	20–25	15–30	0	20–25	18–30	0
Прорастание семян	18–25	10–30	+5–+7	13–25	10–28	+3+4

Оптимальным режимом тепла для лесного ФТЦ принято считать такой, который обеспечивает необходимым количеством тепловой энергии физиологические процессы и все ростовые и стадийные изменения. Существенно, что для разных фаз развития растений: прорастания семени, цветения, созревания плодов, для роста дерева в молодом и спелом возрасте, нужны разные термические режимы. При регулировании тепловых условий необходимо помнить о диапазоне тепловых условий нужных для растений, необходимо учитывать эти возрастные различия.

Большое влияние на тепловой режим под пологом насаждения оказывает ветер. Характер изменения скорости ветра по профилям соснового и елового БГЦ в средней подзоне тайги республики Коми показывает рис. 32.

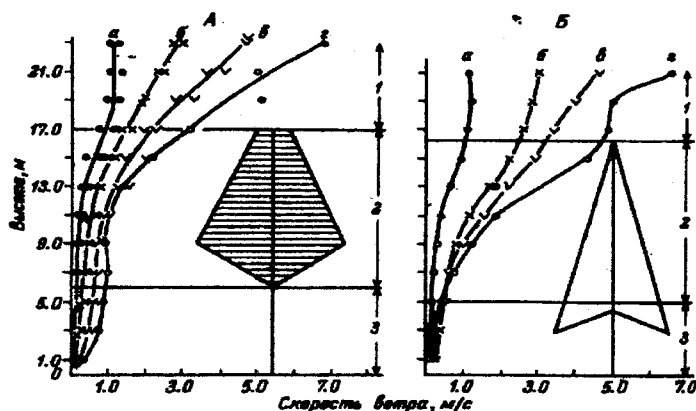


Рис. 32. Вертикальные профили распределения скорости ветра по исходным градиентам скоростей. А – сосняк черничный, Б – ельник черничный (по Э. Галенко, 1983): а – 0–2, б – 2–4, в – 4–6, г – более 6 м/сек

В отличие от основного насаждения в верхней части полога ельника скорость ветра снижается медленней. Однако в нижней части полога в ельнике скорость падает быстрее, чем в сосняке, что связано с большей плотностью полога приземном горизонте елового ФТЦ.

Связь с теплом важнейших физиологических процессов – фотосинтеза, дыхания, транспирации подчиняется куполообразным кривым. Иначе выглядит связь с теплом плодоношения древесных пород. Чем ближе температурный режим к среднему многолетнему, тем обильнее цветение, выше урожайность, меньше повреждаемость семян.

Количество тепла на лесных территориях сильно варьирует. Оно связано с такими факторами, как географическое положение местообитания (высота стояния Солнца), высота местообитания над уровнем океана, экспозиция склона. Чем выше стояние Солнца, тем больше поступает прямых лучей, тем выше суммарная радиация. Роль высоты стояния Солнца корректируется прозрачностью атмосферы. С продвижением в высокие широты снижается высота Солнца и возрастает облачность. В итоге суммарная радиация падает. С широты Москвы до Архангельска суммарная радиация снижается от 200–230 до 90–100 ккал/см² в год.

Основной источник тепла в лесном ФТЦ – нагретые лучами солнца стволы и кроны деревьев, нагретые прямыми лучами солнца участки почвенного покрова.

Размеры прогреваемых фрагментов, характер их облучения зависят от структуры полога, от его сомкнутости. Поскольку площадь фрагментов, испытывающих прямое облучение под пологом ФТЦ не превышает 10 %, температура воздуха в насаждении всегда ниже температуры на открытом месте. Обычно наибольшие различия имеют место в приземном слое (табл. 9).

Весьма ощутимыми различия между ФТЦ разных типов по данным В.Г. Чертовского (1978) оказываются в сезонном ходе максимальных и минимальных температур воздуха.

Таблица 9

Среднемесячные температуры воздуха в пологе еловых фитоценозов разных типов в сравнении с открытым пространством в средней подзоне тайги (по В. Чертовскому, 1978): числитель – приповерхностный слой, в знаменатель – на высоте 1,5 м)

Тип леса (тип ФТЦ)	месяц наблюдения			
	май	июнь	июль	август
Контроль (открытое место)	Среднегодовая температура			
	12,2	15,4	16,2	15,6
	11,3	15,1	16,2	15,7
	Колебания температур			
	7,6–15,1	14,3–15,8	13,6–18,4	13,0–18,4
Ельник черничный свежий	7,1–14,2	14,0–15,5	13,0–18,6	13,4–18,4
	Среднегодовая температура			
	11,3	13,5	15,2	14,6
	11,8	13,9	15,4	14,8
	Колебания температур			
Ельник травяно-сфагновый	6,3–14,5	11,0–14,6	12,8–17,1	12,6–17,4
	6,7–15,1	11,1–15,1	12,5–17,7	12,9–17,1
	Среднегодовая температура			
	10,7	13,1	14,9	14,2
	11,5	13,8	15,6	14,6
	Колебания температур			
	6,0–13,5	10,6–14,1	12,7–17,1	12,0–16,7
	6,2–14,8	11,3–14,7	12,7–17,7	12,5–17,1

Тепловой фактор может оцениваться по отношению к лесу на нескольких уровнях. Большое значение имеет влияние теплового фактора на уровне микроклимата, т.е. в виде тепловой (термической) его составляющей. В масштабах конкретного местообитания, т.е. на уровне микроклимата.

Рассматриваемые в таблице 9 насаждения различались структурой полога. Сомкнутость древесного яруса ельника черничного была на 22 % выше, чем в ельнике травяно-сфагновом. Мощность полога в первом случае колебалась от 22 до 19 м, во втором – от 18 до 16.5 м. Различия в общей фитомассе достигала 21 % . Вследствие пониженного местоположения ельника травяно-сфагнового, значения теплообеспеченности здесь оказались ниже, чем в ельнике черничном. Различия между температурами на открытом месте и под пологом ельника травяно-сфагнового выше, чем между показателями открытого места и пологом ельника черничного. Различия обусловленные местоположением в ландшафте перекрыли разницу, обусловленную различиями в структуре полога древостоев. В том и другом случае температуры у поверхности почвы ниже, чем на высоте 1.5 м.

Наибольшие различия в температурах воздуха между БГЦ разных типов отмечаются в ясную солнечную погоду летом. В пасмурную и дождливую погоду различия снижаются до минимума или нивелируются. Самые большие различия в температурах воздуха между типами леса и между лесными древесными ФТЦ и открытым местом отмечаются в начале вегетации. К осени различия снижаются.

Лесные экосистемы отличаются специфическим характером пропускания-поглощения солнечной радиации, своеобразным уровнем отражения солнечной радиации. Все это, безусловно, влияние на тепловой фактор лесных ФТЦ. Полог леса – это своеобразное деятельное пространство, в зоне которого проявляются большие интервалы нагревания и излучения. Полог леса оказывает влияние на термический режим воздуха на разных уровнях: ниже полога, вплоть до поверхности почвы, под пологом и среди крон, т.е. в самом пологе.

Наблюдения в республике Коми (Бобкова, 1974; Галенко, 1983) показывают, что амплитуды колебаний средних температур по годам, в одни и те же календарные сроки, как в средней, так и в северной тайге оцениваются 10–12°. В бореальной зоне в течении почти каждого вегетационного периода отмечаются 3–4 периода с пониженной температурой . Такие похолодания связаны с прорывами из Арктики холодных масс воздуха, обычно в тылу циклонов. В такие периоды отмечаются выраженные понижения в темпах сезонного роста и даже явления полного его прекращения (Галенко, 1983).

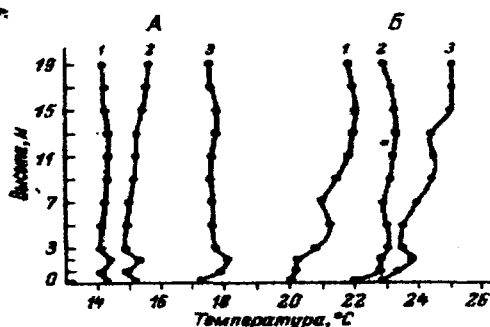
Температурный режим ФТЦ неодинаков в разных типах местообитаний. Чем выше в составе древесного яруса участие темнохвойных пород, чем больше сомкнутость полога и сложнее его структура, тем меньше количество тепла поступает в нижнюю часть полога. Максимум температур под пологом насаждений во всех случаях отмечается в полуденные часы (13–15 часов).

В утренние часы теплого периода по данным В.Г. Чертовского (1978) температура воздуха в приземном слое и на высоте 1,5 м ельника черничного существенно возрастает, а в холодную пасмурную погоду – так же энергично снижается. Суточный ход температур воздуха под пологом ФТЦ существенно зависит от облачности. В пасмурную погоду суточные амплитуды колебаний температур воздуха в приземном слое воздуха на открытом месте достигает 7–8°, под пологом насаждений – 3,0 – 4,0° (рис. 33).

Кривые изменения температур воздуха по профилю насаждений разных формаций оказываются неодинаковыми по вертикальному профилю полога. Как показали наблюдения на экспериментальных участках республики Коми (Галенко, 1983), кривые вертикального распределения температур в сомкнутом лесу в полдень напоминают S-образные. Максимум располагается в области верхней части кроны, минимум – у поверхности почвы. То есть температурная стратификация температур в пологе лесного ФТЦ находится под воздействием вертикального распределения фитомассы.

В фитоценозах с древесным ярусом из темнохвойных пород снижение как среднесуточных, так и срочных в течении дня температур вниз по профилю полога при прочих равных идет по более вогнутым кривым, нежели в ФТЦ из мягколиственных и светлохвойных пород.

Рис. 33. Вертикальные профили температуры воздуха в сосново-еловом фитоценозе средней тайги в пасмурную (А) и ясную (Б) погоду (по Э.Галенко, 1983): 1 – 9 ч., 2 – 13–15 ч., 3 – 17 ч



Как и на открытом месте, в лесном фитоценозе в суточном ритме имеет место высокая амплитуда температур. Максимальные значения во всех типах ФТЦ имеют место в полуденные часы, минимальные — в утренние (рис. 34). Как в сосновых, так и в еловых насаждениях бореальной зоны суточная амплитуда достигает 13–15°. Установлено (Лархер, 1978), что растения лучше развиваются, если температура ночью на 5–10° ниже дневной. Температура воздуха у поверхности почвы постоянно ниже, чем на высоте 2,0 м. Эта разница максимальна в полуденные часы и минимальна — ночью.

Итак, лесной фитоценоз, в отличие от открытого пространства характеризуется более сглаженным температурным режимом, как в сезонном, так и в суточном ритмах. В летнее время воздух лесного ФТЦ прохладней полевого. Ночью наблюдается обратное явление. В летнее время в лесу прохладный воздух располагается в приземном слое, а выше — воздух теплей. На открытых местах теплый воздух располагается в приземном слое. Вследствие возникающих перепадов температур образуются воздушные течения:

— днем в летнее время имеет место ток прохладного воздуха из леса в поле. Более теплый воздух из полога насаждения опускается вниз, вследствие чего на высоте 10–20 м происходит поток более теплого воздуха с открытых мест в лес.

— ночью, когда у поверхности почвы лесной воздух теплее, чем на открытых участках, происходит обратное явление: холодный воздух с открытых участков движется в лес. Вытесняемый им из леса более влажный холодный воздух на высоте 10–20 м устремляется из леса на открытые участки.

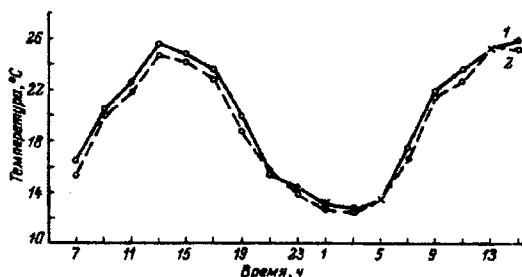


Рис. 34. Суточный ход температур воздуха под пологом елово-соснового ФТЦ (по Э.Галенко, 1983): (1 — на высоте 2 м, 2 — на высоте 0,2 м)

В лесных ФТЦ меньше величина прихода солнечной радиации. Альbedo леса на 10–15 % выше, чем открытого участка. Вследствие этого на облесенных территориях воздух медленней прогревается, однако медленней и охлаждается. Среднегодовые температуры воздуха на лесном участке на 1–3° выше, чем на обезлесенном. В летнее время средние $T^{\circ}C$ в лесу на 5–12° ниже, а в зимнее время – на 3–5° выше, чем на открытом месте.

Полог леса умеряет опасность и выраженность заморозков. Температуры воздуха в лесу определяют состояние и рост подроста, подлеска. С тепловыми условиями связана активность камбия у деревьев основного яруса.

Под пологом лесного ФТЦ происходят существенные изменения в режиме увлажнения воздуха и почвы. Для характеристики влажности воздуха используется показатель относительной влажности (степень насыщенности воздуха парами воды). Оптимальной принято считать величину 60–70 %.

Лесной полог существенно изменяет распределение осадков, изменяет режим стока и испарения. Лесорастительные условия БГЦ разных типов различаются влажностью воздуха. Эти различия можно продемонстрировать на материалах В.Г. Чертовского (1978), табл. 10.

Таблица 10

Относительная среднегодовая влажность воздуха
в еловых БГЦ разных типов, %

Тип БГЦ	Месяц наблюдений			
	май	июнь	июль	август
Открытое место (контроль)	56,0	65,8	73,2	81,3
Ельник черничный	65,1	78,5	84,4	89,4
Ельник травяно-сфагновый	64,7	72,3	78,0	85,4

Наибольшие различия во влажности воздуха между лесными БГЦ и открытым местом имеют место в начале вегетации. Различия между типами БГЦ остаются примерно одинаковыми в течении всего вегетационного периода. Во всех типах леса оптимальным этот показатель остается лишь весной – в начале лета.

Влажность воздуха, как известно имеет важное значение для функционирования растительности. Суточную ритмику изменения относитель-

ной влажности воздуха в насаждениях разных типов леса в условиях средней тайги республики Коми характеризует рис. 35.

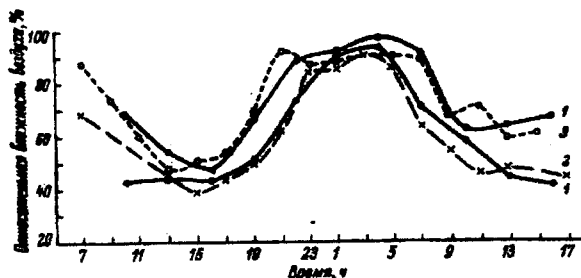


Рис. 35. Суточный ход относительной влажности воздуха на высоте 2.0 м под пологом хвойных ФТЦ при радиационном режиме погоды (по Э. Галенко, 1983): 1 — сосняк чернично-зеленомошный; 2 — ельник чернично-зеленомошный; 3 — сосняк еловый зеленомошный

Более ощутимо влияние леса на амплитуды температур. Летом в лесу прохладней (днем), а зимой — теплее, чем на открытом месте. Максимум этих различий наблюдается летом. То есть, лес смягчает и выравнивает тепловой режим воздуха. Но это выравнивание неодинаково, в зависимости от возрастов, породного состава, полноты и других свойств насаждений. Влияние хвойных и лиственных насаждений неодинаково.

Одним из важнейших экологических факторов функционирования лесного БГЦ является тепловой режим почвы. С этим показателем связана прорастаемость семян, и появление всходов. Теплообеспеченность ризосферы влияет на морфоструктуру корневой системы, на ее развитость и «работоспособность» (Верхоланцева и Бобкова, 1972; Бобкова, 1974; Чертовской, 1978). С этим показателем связана жизнедеятельность животного населения и микроорганизмов, обеспечивающих биологическую активность органических слоев почвы. От биологической активности в лесной подстилке зависит активность минерализации растительного опада, интенсивность перелоа мортмассы в доступные для растений простейшие вещества.

Как показывают исследования Э.П. Галенко (1983), суточная динамика температуры почвы в лесном БГЦ определяется дневным ходом солнца над горизонтом. При малооблачной погоде суточная динамика на глубинах до 80 см характеризуется синусоидальными кривыми с одним максимумом и минимумом. Если на поверхности почвы максимумы при-

ходятся на полуденное время, то с глубиной они смещаются в сторону запаздывания. И на глубине 5, 10, 20 см максимумы имеют место в 17, 18, 20 часов, а минимумы, соответственно – в 5, 6 и 7 часов.

В тасжной зоне лесные ФТЦ оказывают значительное влияние на тепловой режим почвы. Почвы здесь обычно холоднее, чем на открытых местах (на вырубках и в поле). Из-за более позднего схода снега под пологом насаждения почвы здесь начинают прогреваться с запаздыванием. Весной (в начале вегетации) отмечаются наибольшие различия между температурами почв вырубок и насаждений. По данным В.Г. Чертовского (1978) средние температуры почв в северотасжном ельнике в июне на глубине от 5 до 40 см на 7–8, а на глубине 80–120 см – на 5–6 градусов ниже, чем на вырубке. В августе различия снижаются до 3 – 5 градусов.

Хорошо выражена ритмичность температурного режима почв в суточном ритме, в особенности в верхних горизонтах. В условиях средней подзоны тайги в республике Коми амплитуда температур на поверхности почвы оценивается 11– 14 градусами, достигая в отдельные теплые дни июля 18–22 градусов (рис. 36). На глубине 20 см и далее колебаний в суточных ритмах уже не прослеживается. С увеличением географической широты эта пороговая глубина все больше уменьшается. В букняках разнотравных в районе Сочи по данным И.П. Коваля и Н.А. Битюкова (2001) изменчивость температур стабилизируется на глубине только 40 см.

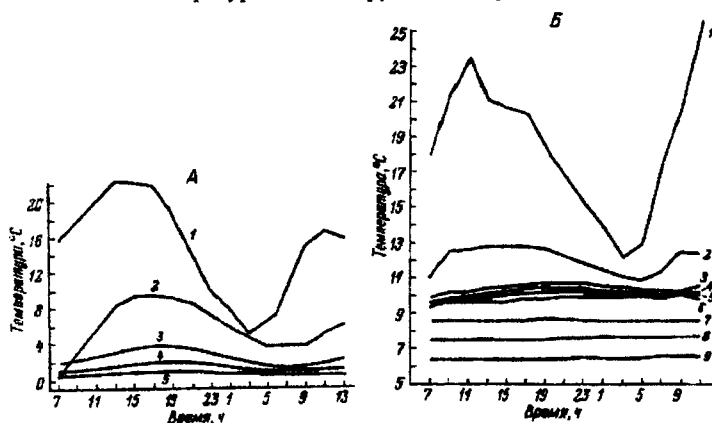


Рис. 36. Суточная динамика температуры почвы на разной глубине А – северная тайга, Б – средняя тайга (по Э. Галенко, 1983): на глубине 1 – 0 см (поверхность); 2 – 5 см; 3 – 15 см; 5 – 20 см; 6 – 30 см; 7 – 40 см; 8 – 60 см; 9 – 80 см

Тепловой режим корнеобитаемого слоя в лесу связан с механическим составом почвы и со структурой древесного полога, с мощностью мохового покрова и лесной подстилки. При прочих равных песчаные почвы прогреваются быстрее и на большую глубину, нежели суглинистые и глинистые в особенности. Прогреваемость почвы уменьшается при увеличении мощности лесной подстилки и развитости мохового яруса.

При одинаковом механическом составе почв температурный их режим ухудшается с увеличением участия в пологе ели или пихты. Тот же эффект дает увеличение под пологом древостоя численности подроста темнохвойных пород.

Особое значение для лесных ФТЦ имеет почвенная влага. Влага, содержащаяся в лесной подстилке и в почве, является важнейшим элементом экологической обстановки в лесу. С увлажнением этих биогоризонтов лесных БГЦ связаны процессы функционирования нижних ярусов растительности, возобновительных процессов, в особенности первые его этапы. Роль влаги здесь может проявляться как прямо, так и опосредованно. Прямое влияние – через посредство роли избытка и дефицита в жизненных процессах: опосредованно – через состав и структуру нижних ярусов, через определение элементов микроклимата БГЦ.

Большая часть влаги поступает в почву лесного БГЦ в виде жидких осадков. Количество влаги, поступающее за вегетационный период на единицу площади в средней подзоне тайги колеблется от 78 до 218 мм. Вследствие перехвата осадков кронами количество осадков, достигающее почвы снижается до 42–148 мм. Перехват осадков пологом ФТЦ зависит от структуры насаждения. Наибольшее проникновение осадков к почве наблюдается в лиственных насаждениях, самое низкое – темнохвойных БГЦ. Таким образом, структура полога ФТЦ оказывает большое влияние на водный режим биогеоценоза.

Помимо перехвата части осадков кронами, ФТЦ принимает активное участие в испарении влаги – посредством транспирации. По данным А.А. Молчанова (1960) транспирационные расходы влаги оцениваются в лесу 20–43 % от суммы осадков. Лесная растительность наряду с этим понижает долю площадного стока. При высоких суммах осадков в условиях Севера в условиях местоположений с глинистыми почвогрунтами имеет место заболачивание.

Специфическим свойством каждого лесного БГЦ является динамика содержания в атмосфере полога ФТЦ углекислого газа. В общих чертах по мнению физиологов (Кобак, 1967) суточная ритмика содержания этого газа в воздухе леса подчиняется закону нормального распределения. Исследования показывают на различия в концентрациях углекислого газа в насаждениях разных типов. В одинаковых условиях произрастания содержание углекислоты в атмосфере ФТЦ зависит прежде всего от сомкнутости полога, от полноты древесного яруса (рис. 37).

В вертикальном распределении концентрации CO_2 в пологе лесного ФТЦ отмечают максимум в области приземного слоя воздуха. Иногда отмечают повышение концентрации газа также в области кронового пространства. Эти максимумы обусловлены соответственно, биологической активности лесной подстилки, являющейся основным поставщиком углекислоты в насаждении и активацией дыхания ассимиляционных органов.

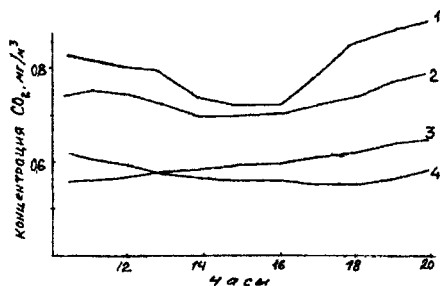


Рис. 37. Суточная динамика концентрации углекислоты над поверхностью почвы и в кронах 30 летних березняков разной полноты над поверхностью почвы: 1 — полнота 1,2; 2 — полнота 0,7; в пологе: 3 — полнота 1,2; 4 — полнота 0,7

Концентрации углекислого газа в пологе леса связана с типом ФТЦ. К.И. Кобак (1967) указывает, что эта связь проявляется через различия в продуктивности БГЦ, причем наиболее выражены различия в весеннее время — в начале вегетации. В целом за вегетацию в приземном воздухе ельника черничного в условиях сельскохозяйственной академии в Подмоскowie концентрация газа колебалась от 0,846 до 0,860, в ельнике сфагновом — от 0,720 до 0,726 мл/л. Изменение концентрации CO_2 в течении дня в приземном слое воздуха разных типов БГЦ представлен в табл. 11.

Во всех условиях произрастания различия с открытым местом снижаются вверх от поверхности почвы. Наиболее выражено это снижение в сосняках кисличном и черничном, т.е. при наиболее высокой продуктивности БГЦ. Самые малые различия в сосняке лишайниковом. Во всех типах БГЦ наибольшие различия с открытым местом имеют место вечером (в

20–21 час), а самые малые – в полуденные часы. Итак, лесная среда по многим метеорологическим параметрам существенно отличается от среды не лесного участка.

Таблица 11

Зависимость концентрации CO_2 от типа леса в сопоставлении с показателями открытого места (по К. Кобак, 1967)

Часы	Горизонт, м	Типы сосновых биогеоценоза				
		лишайниковый	кисличный	черничный	долгомошный	сфагновый
		Концентрация углекислого газа, % от открытого места				
11–12	0,0	105	122	109	106	105
	0,15	105	111	106	100	102
	1,3	102	105	105	100	102
15–16	0,0	106	113	111	109	102
	0,15	105	108	109	103	102
	1,3	105	102	103	103	102
20–21	0,0	118	229	184	160	156
	0,15	116	184	158	142	139
	1,3	116	142	116	117	116

Особую специфику лесной среде придают присутствие в атмосфере лесного насаждения «букета» ароматических веществ – фитонцидов, а также поддерживаемая на более высоком уровне (относительно ближайшего поля) ионизация воздуха. Фитонциды, представляющие собой сложные биологические вещества (эфирные масла, витамины, бальзамы, флавоноиды и др.) обладают бактерицидным дезинфицирующим эффектом. Вырабатываемые древесными растениями в порядке защиты от вредителей и инфекций эти вещества не только дезинфицируют раны, убивают болезнетворные споры и гифы грибов но и убивают многие виды болезнетворных бактерий.

6. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ОРГАНИЗМОВ В БГЦ

В лесных биогеоценозах складываются весьма разнообразные и довольно сложные взаимоотношения между популяциями, микроценозами, синузиями, организмами. Обусловлено это своеобразием фитоценотической структуры сообществ, участием в их составе множества видов с большим разнообразием продолжительности жизни, комплексов эколого-биологических свойств и жизненной стратегией. В принципе, наличие тех или иных взаимоотношений между организмами, является признаком, по которому разделяют микроценозы, биогруппы, парцеллы, сообщества от открытых группировок живых организмов, от проценозов.

Существует несколько подходов к систематизации этих взаимоотношений. Прежде всего предлагается (Миркин, Розенберг, 1983) разделять взаимоотношения между особями одного вида (внутривидовые) отношения между организмами разных видов (межвидовые). Существуют классификации, дифференцирующие отношения организмов по трофности. Взаимоотношения могут быть между видами одного трофического уровня, а могут быть между группировками разных уровней. Первую категорию отношений называют **фитоценотическими**, вторую – **биогеоценотическими**.

По рангу взаимодействующих объектов различают взаимоотношения **индивидуальные** (между отдельными особями) и **коллективные** (взаимосвязи между микроценозами, фитоценозами в целом). Различаются взаимоотношения по каналам влияния, по механизмам взаимодействия, по результатам взаимоотношений (положительные, отрицательные, нейтральные).

Первую научную классификацию разнообразия взаимоотношений биологических видов приписывают Ч. Дарвину, который в известной книге «Происхождение видов» представляет и характеризует пять явлений подобного рода (**симбиоз, паразитизм, борьба, взаимопомощь и конкуренция**). Все эти разновидности взаимоотношений по мнению ученого выводили биологические виды на «борьбу за существование», следствием которой в свою очередь является естественный отбор. Таким образом, все виды взаимоотношений являются по мнению ученого механизмом естественного отбора.

Изучение сложной природы взаимоотношений между организмами в разнообразных проявлениях, расширение и пополнение представлений о

существо явления вывели В.Н. Сукачева (1953) на заключение: все разнообразие взаимоотношений между растениями сводятся к трем типам:

1 – **Контактное** воздействие (контактные коакции) одних особей на другие. Сюда входят такие контакты, как давление корней, ветвей, стволов охлестывание. На уровне корней, ветвей, побегов контакты могут быть двух разновидностей: со срастанием и без срастания.

2 – **Трансабиотическое** воздействие. Воздействие одних организмов на другие через изменение физических, химических и физико-химических свойств среды обитания (конкуренция, прижизненные и посмертные выделения, участие в создании фитосреды). Как раз наиболее распространенной формой в лесных ФТЦ будет конкуренция за факторы среды обитания.

3 – **Трансбиотическое** или косвенное воздействие. Это воздействие через деятельность различных организмов, сформированных в консорты (в основном через микроорганизмы).

Известно много попыток российских ученых в 50–80 годах прошлого века систематизировать взаимоотношения организмов в сообществах. Однако по мнению красноярских ученых физиологов (Прокушкин и Каверзнева, 1988), в этих классификациях, несмотря на ряд положительных моментов, нет еще достаточной четкости и единого толкования понятий «тип взаимоотношений», «способ взаимовлияния». Ученые вслед за предшественниками убеждены, что необходимо разделять эти понятия.

Среди многих других отечественных подходов представлений внимание привлекает подход В.Н. Беклемишева. Принимая во внимание сложность и многообразие сочетаний жизненных стратегий и функциональной организации организмов и их совокупностей в БГЦ, профессор Беклемишев (1951) во взаимоотношениях элементов и компонентов БГЦ предлагает различать четыре типа связей:

1. **трофические** – связи, основывающиеся на потребностях в элементах питания и обуславливающие многообразие цепей питания;

2. **топические** – связи, характеризующие любое физическое или химическое изменение условий обитания одного вида в результате жизнедеятельности других видов. Этот тип связей очень разнообразен и нередко реализуется через различные формы конкуренции, синергизма, аллелопатии.

3. **форические** – через участие одного вида в размножении (распространении) другого. Примерами могут служить взаимоотношения кедровки

и кедра, животные поедающие плоды, шерстистые животные, распространяющие семена с колючками и т.п.;

4. фабрические – тип связей, выражающийся в использовании одними организмами других организмов, их элементов, частей для «фабрикации» своих укрытий, жилищ.

Все приведенные по В.Н Беклемешеву типы представлены в той или иной степени в лесных БГЦ. Каждый из них при конкретизации проявления может быть дифференцирован по разновидностям. Заметим также, что связи фабрического и фабрического типа применительно к лесным ФТЦ выступают обычно как связи факультативные, т.е. дополнительные, вспомогательные. Они применимы либо для познания природы мало представленных ситуаций, таких как участие животных в лесовозобновлении, либо при изучении ряда вопросов взаимоотношений древесных растений с вредителями из мира насекомых и грибов.

Д.Д. Лавренко (1965) считал, что взаимоотношения древесных пород следует рассматривать с диалектических позиций, когда под средой, исходя из положения о «единстве противоположностей», необходимо понимать как абиотическую среду, так и биотические ее компоненты – участвующие в сообществе организмы. То есть взаимоотношения между организмами следует рассматривать прежде всего через изучение и анализ факторов среды их обитания.

Наиболее приемлемой для рассмотрения природы лесных БГЦ, по мнению многих является классификация взаимоотношений в экосистемах, предложенная лесоводом М.В. Колесниченко (1976). Ученый считает, что хотя взаимоотношения и взаимовлияния растений в ценозе тесно связаны между собой, требуется их различать. «Взаимоотношение растений» – понятие более емкое и является интегральным выражением всех существующих связей, которые могут проявляться через различные способы и формы влияний, как непосредственно, так и через посредство образования консорт. М.В. Колесниченко (1976) предлагает все разнообразие взаимоотношений и взаимовлияний в лесном БГЦ объединить в шесть типов.

1. Генетические – наблюдается при опылении, когда в цветок попадает смесь пыльцы растений разных форм а также отдельные летучие соединения, влияющие на прорастание пыльцы, что в конечном счете отражается на семенной продуктивности и потомстве. Этот тип взаимоотношений затрагивает самые закрытые и «сокровенные» процессы в природе

древесных пород. Итогом этих процессов является перестройка генетического кода популяций, вероятно – непредсказуемые.

2. **Физиологические** – встречается при срастании корней, ветвей и стволов одного или разных видов растений. Между сросшимися растениями происходит обмен водой, элементами питания метаболитами. В тех случаях, когда срастаются организмы разных видов характер взаимоотношений их трансформируется либо в паразитизм, либо в симбиоз. Это довольно разнообразный по формам проявления тип сложных взаимоотношений, как по уровню различий биологии лесообразующих древесных пород, подлесочных кустарников, так и видам реализации межорганизменных антагонистических и взаимопользующих отношений. Практический (лесоводственный) «выход» незначителен и реализуется на уровне отдельных биогрупп в ценопопуляциях.

3. **Биотрофные** – осуществляется в процессе поглощения одинаковых элементов питания и воды из одного ресурса. Чаще всего этот вид представлен достаточно разнообразными формами откровенной конкуренций организмов за жизненные водные, почвенно-эдафические ресурсы. Жесткие межвидовые и внутривидовые взаимоотношения соперничества проявляются как в наземной, так и подземной частях компонентов ФТЦ.

4. **Биофизические** – осуществляется путем изменения одними растениями физических факторов среды обитания у других (перехват тепла, освещенности, создание электрического поля, «отсечение» от источника влаги и т.п.). В обиходе этот вид взаимоотношений также реализуется в форме конкуренции. Широко распространенный и достаточно разнообразный по формам и интенсивности проявления тип взаимоотношений, выливающийся в не менее ожесточенную, чем предыдущий тип конкуренции за «жизненное пространство», «за место под солнцем». В лесохозяйственном производстве этот тип служит теоретической базой разнообразных приемов и методов разреживаний, группировок древесной растительности.

5. **Биохимические или аллелопатия** – осуществляется через химические вещества, выделяемые отдельными органами а окружающую среду. Такие вещества специфически изменяют химический и физический состав среды вокруг растения-донора и оказывают влияние на жизнедеятельность соседних растений – акцепторов. По мнению физиологов, явление аллелопатии равноценно по своему воздействию влиянию таких экологических факторов, как свет, температура, влажность. Как и перечисленные факторы аллелопатия может выступать в роли лимитирующего фактора.

При современном уровне технической обеспеченности этот тип взаимоотношений трудно вычлениить из общих разнообразных конкурентных взаимоотношений в древостоях. В практическом отношении может использоваться в рамках управления типами 3 и 4.

Механическое – воздействия организмов (деревьев) друг на друга посредством корневого, побегового, стволового давления, охлестывания. Практическая значимость очевидна. Она нашла реализацию в разнообразных формах регулирования густоты и породного состава лесных насаждений при рубках ухода и выборочных рубок. Ю.Одум (1975), основываясь на своих исследованиях и на опыте предшественников, объединяет все разнообразие взаимоотношений организмов в сообществах в 9 разновидностей (табл. 12).

Таблица 12

Характер принципиальных взаимоотношений организмов двух популяций «совмещенных» по жизненным стратегиям

Тип взаимоотношений между видами	Индексы взаимоотношения видов*		Общий характер взаимодействия
1. Нейтрализм	0	0	Ни одна из популяций не оказывает на другую влияния
2. Конкуренция непосредственное взаимодействие	—	—	Прямое взаимное подавление обоих видов
3. Конкуренция взаимодействие из-за ресурсов	—	—	Опосредованное подавление, возникающее появляется недостаток в каком-либо фактор используемом обоими видами
4. Аменсализм	—	0	Одна популяция подавляет другую, но сама не испытывает отрицательного влияния от партнера
5. Паразитизм	+	—	Популяция паразита (1) обычно меньше популяции хозяина (2)
6. Хищничество	+	—	Популяция хищника (1) обычно больше, чем популяция добычи(2)
7. Комменсализм	+	0	Популяция комменсала (1) получает пользу от объединения популяцией хозяина (2), для которого это объединение безразличного
8. Протокооперация	+	+	Взаимодействие друг с другом полезно для обеих популяций является облигатным
9. Мутуализм	+	+	Облигатное взаимодействие, полезное для обеих популяций

*значение индексов взаимоотношений: 0 – существенное взаимодействие между популяциями отсутствует (не выявлено); + – благоприятное действие на рост, выживание или на другие характеристики популяции (в уравнение роста входит положительный член); — – ингибирующее действие на рост или другие характеристики популяции (в уравнение роста входит отрицательный член)

Типы взаимоотношений 2–4 в таблице 12 классифицируются как «отрицательное взаимодействие видов», типы 7–9 – означают «положительные взаимодействия». Взаимоотношения 5–6 типов положительны для одного вида и отрицательны для их партнеров.

Рассмотренные в табл. 12 варианты взаимоотношений между популяциями имеют общебиологический смысл и охватывают по-видимому все из возможных в живом мире разновидностей взаимоотношений организмов. Характер проявления обозначенных в таблице «каналов» очень разнообразен. Один и тот же тип взаимоотношений между разными видами (парами видов) будет проявляться по-разному. В одних случаях отклик у организмов на воздействие соседа будет отчетливым, в другом – будет обнаруживаться лишь при скрупулезном анализе. Оказалось, что далеко не все из обозначенных во всеобщем перечне разновидностей взаимоотношений между видами имеют существенное значение в лесоведении. Некоторые же из каналов весьма значимы. В практическом лесоводстве распространены все формы конкуренции, паразитизма и хищничества, комменсализм и аменсализм. Менее значимыми являются мутуализм и протокооперация.

Наиболее распространенными и имеющими наибольший практический интерес в лесных ФТЦ являются конкурентные взаимоотношения древесных растений. Конкуренция – в широком смысле включает большой спектр разнообразных форм взаимоотношений растений. Конкурентные взаимоотношения могут касаться самых разных сторон функционирования, роста, развития, изменения структуры сожительствующих популяций, а также тесных взаимоотношений организмов одной популяции. В одном случае аренной конкуренции будут служить разные аспекты жизненной среды, разные экологические факторы: площадь обитания, уровень освещенности, влагообеспеченность, обилие или качество элементов почвенного питания, в других – защищенность от вредителей и болезней, доступность для распространения семян или спор, и т.д. Обычно различают три типа конкуренции (Воронов, 1976):

- *борьба за существование между особями одного вида (внутри-видовая);*
- *борьба за существование между особями разных видов (межвидовая);*

– приобретение более «выигрышного» комплекса приспособительных реакций, получаемых в соперничестве с соседями для преодоления неблагоприятных факторов среды обитания.

Все три типа борьбы за существование тесно связаны друг с другом и временами трудно установить определяющий среди них. Лесоводу часто приходится решать вопросы взаимоотношений между популяциями и отдельными особями в составе ценозов. В одних случаях, исходя из своих профессиональных интересов, он становится на сторону одних видов и им покровительствует. В других – вынужден устранять влияние некоторых видов, в сообществе, регулировать взаимоотношения между видами, выявляя оптимальные соотношения плотностей, устанавливая целесообразные (с хозяйственных позиций) соотношения категорий состояния, классов развития, жизненности и т.п.

Степень выраженности конкурентных взаимоотношений по мнению Д.Д.Лавренко следует искать во всем разнообразии многохарактерных связей между породами, «возникающих при потреблении элементов среды». Имеет значение конкретная позиция (фитосоциальный статус) той или иной породы во взаимоотношениях с соседями конкретного ценоза. Необходимо различать, подчеркивает ученый, конкурентноспособность и выживаемость деревьев.

Если под конкурентноспособностью понимается мера способности перехватывать у других растений элементы жизненной среды, то под выживаемостью – способность выдерживать неблагоприятные условия местообитания. Предлагается различать два аспекта: конкурентноспособность организмов рассматриваемой популяции по отношению к организмам иного биологического вида, растущими в конкретных условиях в смеси с первой; и конкурентноспособность безотносительную к виду соседней породы т.е. конкурентноспособность – реализованную в конкретном сообществе и конкурентноспособность потенциальную. По-существу речь идет о конкурентной силе частного порядка и общей (теоретической) конкурентноспособности.

Способность вида конкурировать за место под солнцем сугубо специфична. У всех древесных растений она к тому же изменяется с возрастом. Самое существенное: способность бороться за ресурс у особей одного вида изменяется, в зависимости от лесорастительных условий. Напрашивается вывод: в природе не существуют неких абсолютных рядов видов древесных

пород (биологических видов) по возрастанию или падению физически оцениваемой конкурентноспособности. Все определяет конкретная ситуация.

По логике вещей (с позиций диалектического материализма) с ужесточением условий произрастания конкурентная напряженность в сообществе должна однозначно нарастать. Между тем существует множество свидетельств лесоводов, указывающих на неоднозначность динамики конкурентных взаимоотношений между особями как одного биологического вида, так и разных видов. Наиболее отчетливо это выражено в жестких лесорастительных условиях. Примером могут служить сосновые перегущенные молодняки в экологическом ряду от черничников свежих на двучленных супесях-суглинках к лишайниковым борам, приуроченным к глубоким зандровым пескам. В обобщенном виде эту закономерность можно представить рис. 38. Согласно рис. 38, до определенного момента с ухудшением условий местообитаний в чистых сосняках имеет место возрастание силы конкурентных взаимосвязей между деревьями. Но с момента, когда начинает четко проявляться дефицит целого комплекса экологических факторов, напряженность борьбы за сферы жизни у сосны снижается.



Рис. 38. Схема изменения напряженности конкурентноспособных взаимоотношений в связи с изменением условий местообитания (по Д. Лавренко, 1965)

Д.Д. Лавренко предпринята попытка ранжирования силы конкурентного давления деревьев на соседей посредством эмпирического и визуального анализа складывающихся взаимоотношений между отдельными особями в насаждениях. По материалам изучения структуры разнообразных насаждений Украины, безотносительно к рассматриваемой древесной породе, ученым выделе-

лено пять классов относительной конкурентноспособности древесных пород.

- I класс — весьма сильная степень конкурентноспособности;
- II класс — сильная « «
- III класс — средняя « «
- IV класс — слабая « «
- V класс — крайне слабая « «

По морфометрическим признакам, по состоянию и габитусу особей классы конкурентноспособности очень близки к классам Крафта. И в этом ничего нет удивительного.. Надо признать, классификация деревьев по «социальному» положению в сообществе – с конца XIX века остается наиболее существенным, наиболее интегрированным, наиболее объективным выражением общих природных закономерностей дифференциации популяций в естественной среде обитания.

Пользуясь случаем, хотелось бы отдать должное высокой научной прозорливости и гражданскому мужеству корифея украинского лесоводства. Находясь под «жесткой пятой» догм и волонтаристских воззрений Лысенко, Д.Д. Лавренко, опираясь на неопровержимые факты из лесоводственной практики, находил возможности «протаскивать» идеи объективного (здорового) лесоводства.

Конкурентноспособность древесных пород изменяется по типам леса. С ухудшением лесорастительных условий она последовательно падает (рис. 39).

Конкурентные отношения между биологическими видами наиболее остры, если их биология имеет сходные черты. И чем ближе сходятся экологические ниши двух видов, тем интенсивней выражена между ними конкуренция. Типичными примерами таких взаимоотношений являются взаимоотношения между сосной и березой; между сосной и лиственницей.

Часто судьбу одного из участвующих в борьбе за жизненное пространство видов решают незначительные преимущества, например небольшое численное преобладание, небольшое (1–2 года) опережение в поселении на участке. Чем больше выражены какие-либо преимущества одного из близких по биологии видов, тем «бескровней» проходит борьба между ними, тем быстрее лидер становится полноценным эдификатором. На характер взаимоотношений популяций с близкой

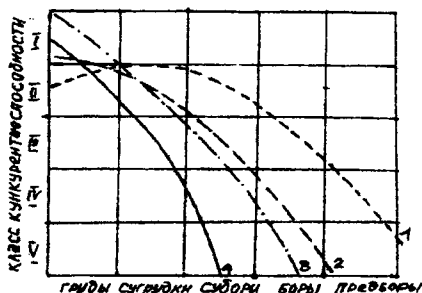


Рис. 39. Изменение потенциальной конкурентноспособности древесных пород в различных по богатству почвы лесорастительных условиях Украины (по Д. Лавренко, 1965): 1 – сосна; 2 – дуб; 3 – тополь; 4 – ясень

экологией видов оказывает влияние присутствие третьего, даже нейтрального по отношению к первым двум вида. В этом случае конкурентные отношения между первыми двумя видами теряют остроту.

При оценке конкуренции на межвидовом уровне лесовод использует явление **межвидовой сопряженности** – выраженность ассоциированности организмов разных видов. Геоботаники (Воронов, 1973) различают положительную и отрицательную сопряженность. **Положительной** сопряженность бывает, когда разнокачественные виды вместе встречаются чаще, чем при независимом друг от друга распределении. **Отрицательной** называют сопряженность, когда вид А встречается вместе с видом В реже, чем это имело место при независимом друг от друга распределении.

Наличие положительной сопряженности свидетельствует о том, что виды «прилипают» друг к другу, больше расходуя энергию на борьбу с внешними неблагоприятными факторами, чем на бесполезное «выяснение отношений» между собой. Но практика показывает, что могут иметь место и ситуации, когда среда совместного произрастания для обоих видов оказывается более благоприятной, нежели при обособленном их положении в стациях.

Частота и выраженность отрицательного типа сопряженности также может определяться как различиями в биологии разнокачественных видов, так и специализированными приспособительными тактиками их популяций в конкретных экологических условиях.

Различия в характере сопряженностей, интенсивность и распространенность межвидовых конкурентных отношений освоена практическим лесоводством. Эти отношения положены в основу теории рубок ухода и систем выборочных рубок главного пользования.

В большой степени конкурентные взаимоотношения зависят от конкретной густоты сообществ. Установлено, что в идеале каждый из видов характеризуется своим экологическим оптимумом густоты. При прочих равных условиях конкуренция снижается со снижением густоты. В лесоводстве приходится иметь дело как с излишне редкими, так и перегущенными древостоями. Наиболее сложные ситуации, как с научной точки зрения, так и в практическом отношении, возникают при явлениях перенаселения.

Исследователи различают несколько типов перенаселения. Можно различать: абсолютное, относительное, возрастное, условное и локальное

его типы. Известно (Воронов, 1976), что перенаселение может замедлять или ускорять процесс естественного отбора, но не может служить ему препятствием и не может являться непременным условием отбора.

Экологами установлено, что виды с близкими требованиями к окружающей среде теоретически не могут существовать вместе, так как между ними начинается конкурентная борьба, завершающаяся обычно вытеснением одного вида другим. Чем больше выражена борьба между видами, тем больше популяция стремится распространиться от оптимума.

Применительно к популяциям древесных пород в соответствии с принципом, лимитирующее влияние на рост и развитие совокупности растений, может оказывать как перенаселенность, так и недозаселенность станции. То есть для каждой популяции в соответствующем возрасте существует свой оптимум агрегированности индивидумов. Агрегация в растительном мире повсеместно усиливает конкуренцию, но одновременно дает сосуществующим особям определенные преимущества. Принято считать, что внутривидовая конкуренцию на пользу виду. Чем жестче борьба между особями одного вида, тем шире экологическое поле для расселения этого вида. И напротив, ужесточение межвидовой борьбы приводит к сокращению пространства местообитаний конкурирующих видов (рис. 40).

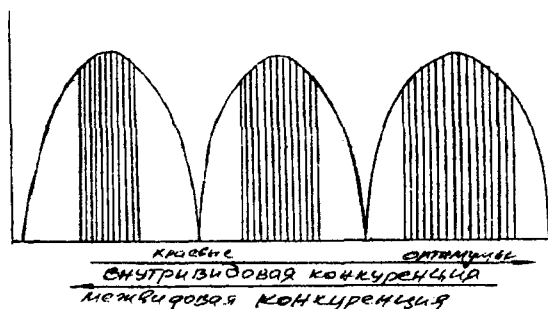


Рис. 40. Влияние конкуренции на распределение биологических видов (по Ю. Одуму, 1975).

Очевидно, что характер взаимоотношений популяций определяется особенностями биологии видов. В частности большое значение имеют способы вида регулировать плотность популяции, в зависимости от условий внешней среды. Среди разнообразных стратегий вживания имеет место

закономерная способность вида поддерживать оптимальные размеры особей в популяциях. Одни виды отличаются максимальной выживаемостью, если размеры особей в популяции приближаются к минимальным для данного вида; другие – если размеры организмов ближе к средним для вида. Этот закон именуют принципом В. Олли (цитируется по Ю. Одуму, 1975; рис. 41).

Самой очевидной формой межвидовой конкуренции в лесном сообществе являются взаимоотношения между видами эдификаторами и субэдификаторами, претендующими на определенных этапах формирования сообществ на роль эдификаторов (типичная межвидовая конкуренция). В механизме этого явления прослеживаются все виды напряженных взаимоотношений физиологического, трофического, биофизического, биохимического типов по цитируемым выше источникам. В лесоведении имеется масса примеров жестких конкурентных отношений древесных пород, в особенности на этапах восстановления лесных ценозов после катастрофических стрессов – сплошных рубок, пожаров и т.п.). Эти взаимоотношения нередко завершаются явлением смены пород-эдификаторов: смена сосны или ели березой и осиной, смена дуба – мягколиственными; кедра – темнохвойными породами.

Рассмотренный тип взаимоотношений полностью согласуется по природе и механизмам с одним из трех выделенных Д.Д. Лавренко (1965) типов межвидовой конкуренции в лесах различных формаций Украины. Наиболее нагляден он по мнению ученого в дубово-ясеневых культурах, в особенности в в кальцефильно-нитрофильных дубравах лесостепи.. Четко прослеживается этот тип взаимоотношений также в елово-дубовых молодых насаждениях (в условиях влажных сугрудков).

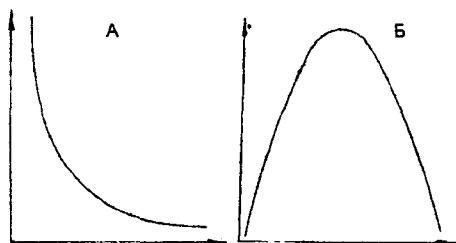


Рис. 41. Принципиальная схема саморегуляции численности популяций (по В. Олли, 1938). А – рост и выживание максимальны при минимальных размерах особи; Б – выживание популяции обеспечивается только при средних размерах особей

Большую неоднородную группу форм конкурентных взаимоотношений составляет сложная, не всегда однозначная межвидовая конкуренция между деревьями, занимающими разные ярусы в насаждениях, в том числе между деревьями-лесообразователями и подлесочными породам – деревьями третьей величины, между деревьями первого яруса и кустарниками. Чаще всего деревья первого яруса это породы светолюбивые, по жизненной стратегии – породы виоленты (силовики). Деревья и кустарники нижней части полога по жизненной стратегии – большей частью выносливцы, растения теневыносливые и неприхотливые к почвенным условиям.

Деревья первого яруса оказывают однозначно угнетающее воздействие на растительность нижних ярусов: на подлесок, подгон, на деревья нижней части полога (ольха, некоторые виды ив, черемуха). В зоне смешанных лесов, при более богатом видовом разнообразии пространственные соотношения между ярусами, между деревьями-эпификаторами и особями сопутствующих пород, подлесочными породами более разнообразны. Взаимоотношения между ярусами здесь могут привести к иным, чем в тайге, результатам.

Некоторые древесные породы в смеси с породами нижних ярусов функционируют более продуктивно, нежели в чистых по составу куртинах. В частности, культуры ясеня со вторым ярусом из клена остролистного по удельному приросту на единицу веса листвы оказались на 20 % выше, чем сообщества в чистых культурах. Близкие к этому результаты были получены украинскими лесоводами при анализе культур дуба с разной примесью ясеня, береста. Интересно, что древесные породы типично второго яруса (клёны, липа) в чистых культурах дают больший прирост листовой массы, чем в смешанных. Приведенные данные свидетельствуют о довольно неоднозначных взаимоотношениях рассматриваемых древесных пород, произрастающих в смешении.

В лесных ФТЦ широко распространены взаимовлияния двух видов (двух ценопопуляций), выражающиеся в прямых механических воздействиях. Наиболее часто встречается так называемое «охлестывание» ветвями одного дерева ветвей другого. Такими непримиримыми соседями оказываются часто ель, сосна, с одной стороны, и березы с осинкой – с другой. Наиболее «коварна» в этом отношении береза, ниспадающие и гибкие ветви которой весьма подвижны в ветряную погоду.

Известно много случаев механических конкурентных воздействий друг на друга в виде переплетения ветвей, в виде «давления ветвей, стволов», «давления корней, о чем уже говорилось выше. Эти явления могут иметь место как между особями одного и разных биологических видов.

Борьба между разными видами древесных пород не прекращается и в ризосфере — в корнеобитаемом слое почвы. Примечательно, что архитектура корневых систем пород-антагонистов при совместном произрастании весьма специфична. Изучение ее помогает выявить сложности взаимоотношений пород, что открывает путь к управлению их взаимоотношениями.

Деревья первоселы, независимо от породы, в сосново-березовых насаждениях захватывают более «удобные» микроместообитания. Корни первого порядка у первоселов размещаются глубже и свободней «естественней», чем у деревьев сопутствующих и оставших с поселением.

Много внимания при рассмотрении конкурентных отношений в лесных насаждениях ученые уделяют такой форме проявления межвидовой конкуренции, как аллелопатия. В современном понимании аллелопатию следует воспринимать не только как прямое физиологическое воздействие выделений на соседние растения, но также и как воздействия, проявляющиеся через вещества, которые образуются в почве при разложении организмов. Влияние прижизненных выделений бывает опосредованным за счет участия микрофлоры, преобразующей метаболиты, добавляющей к последним новых биологически активные вещества (Гродзинский, 1981).

На волне интереса к все более усложняющейся (по мере познания явлений) природе аллелопатических взаимоотношений между различными биологическими видами возросло учение о «фитогенном» или «биологическом» поле, которое имеет место в совокупностях совместно произрастающих древесных растений. Большой вклад в разработку и обоснование явления «биополя» внес известный лесовод И.С. Марченко, много лет проработавший на Брянщине. Идеи его великолепно иллюстрировано изложены в работе «Биополе лесных экосистем» (1973). И.С. Марченко убежден, что основой биополя, которое создается вокруг функционирующего дерева, является ультрафиолетовое излучение. Эта своеобразная «аура» характеризует не только фитосоциальный статус особи в ценозе, но и показывает его роль в определении окружения.

Исходя из того, что показателем, определяющим потенциал дерева является показатель его участия в фотосинтезирующем процессе сообщества, И.С. Марченко говорит о возможности существования в пологе ценозов 4 зон:

- зона оптимального развития листовой поверхности (верхний биогоризонт экосистемы)
- максимального развития листовой поверхности:
- зона умеренного торможения развитию листовой поверхности;
- зона наибольшего торможения развитию листовой поверхности.

Эти зоны, существенно отличающиеся продукционным потенциалом, структурой фитоценотически разнородных особей организмов, формируются по мнению ученого непосредственно полем ультрафиолетового излучения.

Большую роль в изменении выделяемых растениями в среду обитания веществ может принимать также почва. Аллелопатия в БГЦ воспринимается как круговорот физиологически активных веществ. Этот круговорот включает в себя выделение веществ в среду обитания, миграцию их, метаморфозы и накопления токсичных веществ в среде, поступление и накопление веществ в организмах растений-экцепторов и ФТЦ в целом.

С.Г. Прокушкин, Л.И. Каверзнева (1988), много работающие по изучению аллелопатии в ризосфере сосняков Сибири, установили, что при функционировании сосновых ФТЦ большое влияние оказывают сапролины и экзаметаболиты сосны, в частности широко представленные корневые выделения – фенолы. Эти вещества отличаются высокой физиологической активностью и токсичностью. Особенно активны водорастворимые формы простых фенолов (паракумаровая, оксикоричная кислоты), в больших количествах поступающих в почвенные растворы и поглощаемых корнями древесных пород. Фенолы, проникая в цитоплазму, по свидетельству ученых подавляют деление клеток, тормозят ростовые процессы. Они способны замедлять снижать проницаемость клеточных мембран, ингибировать фотосинтез, дыхание, синтез липидов.

Выделяют также особую форму аллелопатии – межвидовой обмен метаболитами, который происходит только в ризосфере и происходит очень быстро. При взаимовлиянии этого вида не происходит токсикоза, но присутствие этих веществ дает заметные сдвиги в метаболизме популяций.

Не менее «жесточенной» и не менее значимой для практики является конкуренция между популяциями и древесной растительности и сорной растительностью. Здесь непримиримая борьба идет за жизненные ресурсы, за элементарные факторы жизненной среды. Явление это наиболее отчетливо в популяциях инвазионного тигла (при явлении возобновления растительности после сведения коренного яруса древостоя-эдификатора). Здесь реализуется множество специфических подтипов взаимоотношений между близкими (попарно или группово) видами конкурентов, с одной стороны древесной, с другой – сорной растительности.

Исключительно важное значение имеют широко распространенные в лесных БГЦ конкурентные взаимоотношения между особями одного вида – эдификатора лесного ценоза. Эта форма конкурентных внутривидовых взаимоотношений чаще отчетливо проявляется в ситуациях, когда затухают или сильно ослаблены межвидовые конкурентные взаимоотношения. Нередко такая форма сочетается с разной выраженностью межвидовых конкурентных (соревновательных) взаимоотношений.

Непосредственное следствие внутривидовой конкуренции – вымирание части организмов с возрастом – постепенное изреживание популяции. Примерами могут служить многочисленные разновидности изреживания почти чистых сосняков, березняков, осинников на стадиях «чащи». Количество особей в развивающемся сосновом насаждении, например, уменьшается с возрастом по экспоненте. Если в возрасте 10–12 лет густота сосны может оцениваться сотнями тысяч на гектаре, то в возрасте 50–60 лет на той же площади насчитывается уже несколько тысяч, а к возрасту спелости (100–120 лет) – доживает уже несколько сотен деревьев. То есть в течение столетия выживает одно дерево из 900–1100. На бедных почвах, в более жестких условиях произрастания отбор менее строг, чем в богатых местообитаниях. Результатом проявления конкуренции между особями в однопородных древостоях в конкретный момент времени является выраженная дифференциация деревьев по фитоциальным классам, по категориям взаиморасположения.

Решающее значение при победе во внутривидовой конкурентной борьбе получают как наследованные признаки, обуславливающие некоторые преимущества «на старте», так и факторы окружающей среды, обеспечивающие хотя бы небольшие преимущества в критический период формирования проростка-всхода и приживания 2–5 летних растений.

Конкурентные межвидовые и внутривидовые отношения древесных пород в лесных БГЦ строятся на широком фоне «наступления» на деревья многочисленной армии лесных вредителей из мира насекомых, членистоногих, прямокрылых, а также на постоянном фитопатогенном фоне (на фоне постоянного риска подвергнуться заболеваниям, привносимыми целой армией грибов (сумчатых, ржавчинных, цинангиумовых, дейтеромицетов и др.), и многими видами вирусов. Болезни и вредители если не усиливают конкурентную напряженность в ценозах, то ускоряют ее результат – интенсифицируют изреживание популяций деревьев.

Большое место во взаимоотношениях популяций в лесных биогеоценозах занимает паразитизм. Наиболее широко распространено паразитирование на древесных породах многих видов насекомых. Вредители из этого отряда паразитов являются постоянными сожителями древесной растительности на всех этапах ее развития (на стадиях развития и прорастания семян, в молодом возрасте, в возрасте возмужания, в период усиленного роста и в возрасте спелости).

Весь цикл развития поколения леса сопровождается полчищами как специализированных в разной степени (во времени и биологически), так и неспециализированных вредителей. Множество видов паразитов (семяеда, смолеедов, огневок, клопов, корнежилов, листоверток, пядениц, хохлаток, волнянок, пилильщиков, совок) сосущих, грызущих, обдирающих, постоянно и перманентно, ждут удобного случая для того чтобы «навалиться», утолить свой аппетит, успеть напиться соками деревьев, накопить энергию и свершить главное для себя – воспроизвести потомство. Пораженные вредителями деревья ослабевают, быстрее теряют конкурентноспособность и раньше времени уступают поле боя более здоровым и благополучным особям.

Весьма распространенной формой паразитизма является поселение на древесных растениях листогрызущих (клопов, тлей, пядениц, гусениц многих других видов листоедов, галлиц, хермесов и т.п.), а также многочисленной рати короедов, лубоедов, усачей жуков и других ксилофагов). Здесь есть необходимость говорить о наличии двух форм паразитизма: облигатной и факультативной. Первую форму паразитизма на древесной растительности представляют многочисленные виды насекомых из категории аборигенов, «пожизненно прописанных» в сообществе. Факультативную форму представляют случаи нашествия вредителей насекомых при вспышках их раз-

множения. Примерами могут служить нашествия сибирского шелкопряда, непарного шелкопряда, сосновой совки, осенней пяденицы. Принято считать, что разделение ситуаций на облигатную и факультативную здесь не абсолютно. Чаще всего виды насекомых-вредителей в небольшом количестве присутствуют в сообществе постоянно, однако начинают проявлять себя «не адекватно» только при вспышках размножения.

Необходимо отметить, что насекомые-ксилофаги, нападающие, в своем большинстве, на ослабленные по тем или иным причинам деревья очень разнообразны в поведении и по своей биологии. Каждый из видов выбирает для себя хозяина лишь на определенной стадии его ослабления, при определенной его сопротивляемости паразиту. Обычным делом являются в подобных ситуациях своеобразные «цепочки» последовательного заселения видов, хорошо известные лесным энтомологам (Воронцов, 1975; Катаев, Мозолевская, 1981, рис. 42).

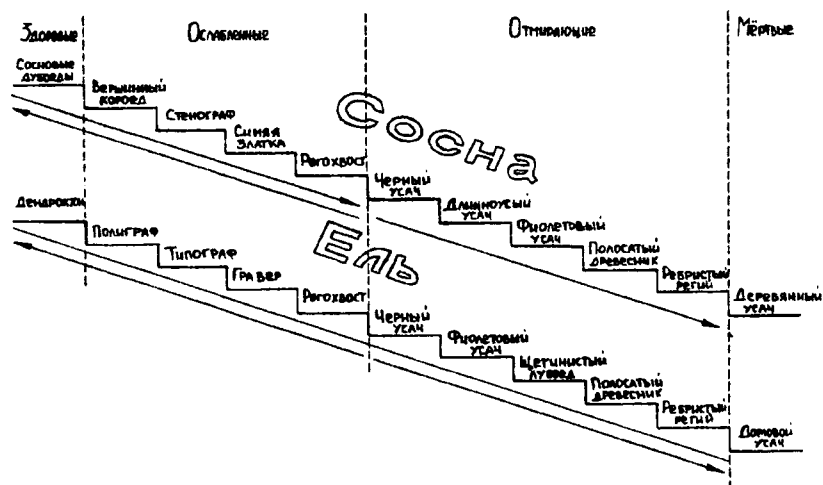


Рис. 42. Схема заселения насекомыми-ксилофагами поврежденных древостоев ели и сосны (по О. Катаеву и Е. Мозолевской, 1981)

Большинство паразитов из мира насекомых в лесных сообществах не являются первичными вредителями древесных растений. Обычно они заселяют уже ослабленные в силу тех или иных причин деревья. Среди этих причин главную роль играет конкурентное воздействие соседей, особой того же или разных видов. Изменение физиологического состояния деревьев

обычно связано с нарушением их водного режима. У хвойных в этот период уменьшается давление живицы, которая механически и токсически защищает деревья от нападения вредителей (Воронцов, 1973). Многим деревьям, мобилизовавшим свои внутренние резервы, удастся на какое-то время восстановить нарушенное равновесие, «отбить атаку». Однако чрез год – два сказываются признаки ослабления и дерево уже становится не в состоянии бороться с паразитами. Особенно четко постепенность поражения прослеживается на примере заселения деревьев ксилофагами – стволовыми вредителями (лубоедами, короедами, усачами, златками, долгоносиками, рогохвостами, древоточцами, стеклянницами и др.).

Особой формой паразитизма является заселение деревьев грибами. Довольно сложные взаимоотношения складываются в частности между древесными растениями и грибами – возбудителями гнилостных, плесневых и «кудушающих» болезней (роды *Phenicilini*, *Phacidium*, *Fusarium* и др.) Эта форма паразитизма весьма трагична по последствиям для древесной растительности на ранних этапах ее развития. Исходом вспышек размножения многих плесневых грибов (фузариоз, фацидиоз в нескольких формах) заканчиваются гибелью больших масс в популяциях молодых особей сосны, ели, многих лиственных пород (Федоров, 1978). Большой ущерб наносят эти грибы в лесных питомниках и в молодых лесных культурах.

Большой ущерб для лесных насаждений наносит распространение совершенных грибов, питающимися протоплазмой живых тканей стволов растений. Это большая группа грибов гименомицетов, преимущественно афиллофоровых, реже агариковых, образующая гнили побегов, корней и стволов деревьев в разных их частях. Это очень большая группа грибов-трутовиков (настоящих и ложных), паразитирующих на всех древесных породах. Хотя большая часть деревьев, пораженных спорами этих паразитов, успешно справляется с инфекцией, урон наносимый многими из них весьма и весьма чувствителен. Во время вспышек таких заболеваний в старых ельниках бывает поражено до 30 и более % деревьев. Наибольший ущерб популяциям хвойных наносят корневая губка, еловая губка, сосновая губка, опенок осенний, трутовик Швейница, окаймленный трутовик и некоторые другие. Некоторое представление о возможных масштабах наносимого насаждениям ущерба от паразитирующих грибов, вызывающих стволовые и корневые гнили дают материалы табл. 13, полученные в В-Ваенгском и Н.-Тоемском лесничествах Архангельской области в 2002–2003 гг.

Таблица 8

Представленность пораженных гнилями деревьев ели (учет по пням) на свежей вырубке в кв 58 Вершинского лесничества в 2003 году

Вид гнили, вероятный возбу- дитель	Количество деревьев (пней) ели с диаметрами (см) в «отрубе», шт																		Ито го
	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36	40	44	48	52		
1. Пестрая ситовидная гниль корней (<i>Heteroba sidion ffnosum</i> (Fr.) Bref.		1				1		2	3	5	3					1		16	
2. Бурая трещиноватая ком левая гниль (<i>Phacolus Schwei nitzii</i> (Fr.) Pat.	1		2		1		3		1			2	1					11	
3. Пестрая ядровая комлевая гниль (<i>Phellinus chrisoloma</i> (Fr.) Donk (слодовая губка)				1	3	2	1	2	2		1	1	1	1	1			16	
4.Пестрая ядровая комлевая гниль (<i>Polystictus cicinatus</i> var. <i>triqueter</i> Bres.(комлевой еловый трутовик)				2	1	5	3	2	1									14	
5. Пестрая ситовидная сердце- винная гниль (возбудитель не установлен)			1	1	3	2		2										9	
Итого	1	1	3	4	8	10	7	8	7	5	4	3	2	1	1	1		66	
Здоровые (без признаков гнили)	4	5	7	16	24	23	18	15	16	9	6	3	2					148	
Всего	5	6	10	20	32	33	25	23	23	14	10	6	4	1	1	1		224	

К категории паразитизма следует отнести взаимоотношения некоторых видов лиан и древесных пород (омела и черемуха, яблоня, груша и др.), некоторых паразитов и их хозяев среди растений лесных полян (например, льянка и погребок).

Большое распространение имеют такая форма взаимоотношений, которую именуют мутуализмом. Этот тип взаимопользовных отношений чаще представлен сожительством древесных пород с грибами-микоризообразователями. В общей биологии эта форма взаимоотношений в широком смысле именуется симбиозом. Симбиоз – буквально совместная жизнь. Эта форма «сожительства» корней растений и грибов реализуется через образование микоризы. Микориза – удивительное изобретение природы, направленное на решение одной из сложнейших проблем биологического круговорота – преодоления сложных барьеров («устранения пробок») в потоках веществ в сложных сообществах популяций разных систематических царств. Практически все древесные породы наших лесов имеют «партнеров»– микоризообразователей среди высших грибов базидиомицетов.

Микориза выгодна как для деревьев так и для грибов. Первые обеспечиваются при этом водой и трудно доступными минеральными элементами (фосфор, азот), вторые – получают от сожителей продуцируемые ими и необходимые грибам некоторые органические вещества.

Различают два вида микориз: эктотрофная и эндотрофная. Эктотрофная микориза – корень высшего растения окутывается плотным грибным чехлом, от которого отходят многолетние тяжи – гифы. Гифы проникают в корень неглубоко. Эндотрофная микориза характеризуется глубоким проникновением гифов грибов в корень растений. Мицелий гриба пронизывает и заполняют межклетники корневой паренхимы. Наружная (эктотрофная) микориза – многолетняя. Зимой она разрушается. Эта форма свойственна сосне, лиственнице, ели, буку, березе и другим лесообразующим породам.

Большинство грибов, участвующих в эктотрофной микоризе, не специализированы на одном каком-то хозяине, а образуют микоризу со многими видами древесных пород (Черемисинов и др., 1970). Красный мухомор, например, способен сожительствовать с многими хвойными и лист-

венными породами. Менее специализированными оказываются белый гриб, волнушки, сыроежки. Масленник поздний произрастает чаще в сосновом и елово-сосновом лесу. Он образует микоризу только на сосне, подберезовик – в основном на березе, на осине – подосиновик. Белый гриб образует микоризу на многих деревьях: на дубе, сосне, ели, березе, липе и др. Эндотрофная микориза – однолетняя; характерна больше для травянистых растений (орхидные, вересковые, брусничные).

Роль микориз для древесных пород трудно переоценить. Наличие микоризы способствует более быстрой адаптации растений в экстремальных условиях. Особенно важна роль микоризы при заселении древесной растительностью не лесных земель, при рекультивации нарушенных и сильно загрязненных земель, т.е. при возникновении первичных лесных группировок.

В лесных ФГЦ распространено также одностороннее средообразование одним видом (растением) в целях подавления соседствующего – **аменисализм**. Типичным примером такого взаимоотношения является воздействие древесных растений на травянистую, прежде всего злаковую растительность. Деревья, разрастаясь перехватывают свет, подавляют фотосинтетическую активность. Травы в таком положении уже не могут повлиять на древесные растения.

Распространен в лесных БГЦ также такой тип взаимоотношений, как **комменсализм**. Это тип отношений, когда один вид получает определенные преимущества за счет другого и при этом последний остается безразличным, не неся ущерба и не получая выгоды от сожительства. К этой форме относят разрастание на древесных растениях внеярусной эпифитной растительности (лишайников, водорослей, заселяющие нижние части стволов, ветви в кронах). Заметим, что приведенный пример скорее принадлежит к такому разряду ситуаций, когда установленная форма взаимоотношений недостаточно хорошо изучена. Не все лесоводы согласны с тем, что дерево остается индифферентной стороной, предоставляя себя в качестве среды обитания эпифитам. Во всяком случае при сильном разрастании эпифитов очевидно элиминирующее влияние лишайников на хвою таких мелкохвойных пород, как ель или пихта.

Взаимодействия между растениями, их механизм и биогеоценотическое значение изменяются в очень широких пределах в зависимости от

сложной совокупности сопутствующих факторов. Среди таких совокупностей биогеоценологи (Дылис и др., 1964) особо выделяют четыре главных группы.

1. Эколого-физиологические и биологические свойства видов. Большое практическое значение, например, имеют способность растений осуществлять фотосинтез при низкой интенсивности освещения или при пониженных температурах воздуха. Важное значение приобретают высокая эффективность поглощения корневыми системами влаги и питательных веществ в условиях их недостатка; устойчивость к неблагоприятным факторам физической среды; общий высокий уровень процессов метаболизма (высокая энергия жизни).

Среди чисто биологических свойств лесообразующих видов важное значение имеют своеобразие жизненной формы, обилие и периодичность плодоношения, наличие приспособлений для распространения семян, особенности в энергии и способах вегетативного размножения; скорость роста и мощность развития подземных органов; устойчивость против вредителей и грибных заболеваний; долговечность.

2. Средообразующая способность видов. Со способностью вида создавать определенные условия для соседей связано много разновидностей неблагоприятного воздействия на особи, произрастающие рядом. Эти способности определяются многими факторами. Наиболее распространенными являются: особенности жизненной формы; численность особей данного вида; масса и особенности строения и размещения наземных и подземных органов; биологические свойства растений, например долговечность и особенности сезонного развития; уровень общей метаболической активности, показывающая на быстроту освоения видом пищевых ресурсов местообитания.

3. Физические факторы экотопа и общие физико-географические условия произрастания. Эта группа факторов непосредственно составляет и определяет материальные и энергетические ресурсы местообитания, с которым связаны все проявления жизненности, энергии метаболизма, средообразования.

4. Структурные особенности лесного ФТЦ, например, густота, сомкнутость, выраженность ярусов, мозаичного размещения растений и т.п.

Итак, напряженность взаимоотношений между растениями разных видов, способы и формы влияния одних на другие в биогеоценозах контролируются и регулируются сложными совокупностями факторов. Для понимания всей тонкости и сложности биогеоэкологических отношений в сообществах требует знания этих факторов. Складывающиеся в сообществе взаимоотношения между растениями выступают в качестве главного механизма, определяющего все важнейшие структурные особенности БГЦ (видовое разнообразие, состав, численность популяций, строение и продуктивность фитоценоза (Дылис и др., 1964).

Как свидетельствуют многочисленные исследования, нельзя упрощенно оценивать структуру ФТЦ только как отражение условий произрастания. Оказывается, эта среда существенно трансформируется деятельностью самого фитоценоза. Многие типы взаимоотношений под влиянием среды ФТЦ определенным образом трансформируются. Одни из них могут усиливаться, при другом сочетании происходит своеобразная взаимная нейтрализация. С учетом трансформирующего влияния внутренних факторов среды ФТЦ роль многих видов растений в сложении фитоценозов, а значит и в продуцировании ими органического вещества, может быть неодинаковой.

Имеет значение разнообразие биологических видов в своем отношении к физическим и биологическим факторам среды. Одни виды проявляют по отношению, например, к теплообеспеченности отчетливую стенобионтность, т.е. высокую избирательность к значениям температур и их колебаниям, другие — способны обитать в широком интервале теплообеспеченности, т.е. демонстрировать свойство эврибионтности. Одни виды стенобионтны по отношению к теплу, но эврибионтны к освещенности или к уровню обеспеченности элементами питания и т.п. И таких комбинаций в лесных сообществах большое множество. Все это не может не накладывать определенный отпечаток на характер взаимоотношений между популяциями в конкретных условиях ФТЦ.

Очень разнообразные формы конкуренции, паразитизма, хищничества, а также аменсализма и протокооперации можно наблюдать в лесных БГЦ при рассмотрении взаимоотношений многих видов насекомых, различных жизненных форм растений, птиц, млекопитающих и т. д. Достаточно называть такие интересные взаимоотношения, которые складывают-

ся между насекомыми и насекомоопыляемыми растениями, между растениями – хищниками (крохотка, жирянка) и насекомыми, между муравьями и тлями, между птицами и насекомыми – вредителями леса, между кедром и кедровкой, между бурундуком и дубом и т.п.

Есть основания предполагать, что наименее распространенным типом взаимоотношений в лесных сообществах остается **нейтрализм**. Можно предполагать, что распространение и этого типа в лесных ценозах будет последовательно сокращаться, поскольку знания о сложной природе леса последовательно расширяются.

В лесных сообществах, характеризующихся исключительным разнообразием биологических видов, очень велико разнообразие жизненных стратегий организмов. Характер взаимоотношений популяций в растительности лесных сообществ может быть весьма разнообразным. Совокупности растений могут взаимодействовать друг с другом постоянно, в течение всей жизни или временно. Взаимовлияние это может быть прямым и опосредованным и усложнено опосредованным.

За изучением разнообразия взаимоотношений между популяциями в лесных сообществах большое будущее. Познавание их природы – прямой путь к эффективному управлению структурой и функционированием лесных насаждений.

7. ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ЛЕСНЫХ БГЦ

Главными жизненными функциональными процессами лесного БГЦ являются ассимиляция и диссимиляция органического вещества, транспирация, рост и развитие растительности, самовозобновление, поддерживаемое устойчивыми генеративными процессами в популяциях. Функционирование БГЦ проявляется также в процессе прогрессирующей самоорганизации сообщества, протекающей в ходе непрекращающегося естественного отбора, в определенных закономерностях самоизреживания. К числу важных функций БГЦ следует отнести также интегральное его влияние на окружающую среду (на соседние природные комплексы). Сила этого влияния определяется свойствами БГЦ и положением его в ландшафте.

Хотя основной объем всех жизненных функций в БГЦ выполняет всегда эдификаторный ярус – ярус древесной растительности, в общем экосферном эффекте лесного сообщества всегда участвуют и другие компоненты леса – многочисленные виды ярусов кустарниковой (древесно-кустарниковой), кустарничковой, травянистой и мохово-лишайниковой растительности. Больше того, без специфического участия перечисленных, второстепенных казалось бы, составляющих главный компонент БГЦ – древостой со своими многочисленными и разнообразными процессами функционально просто не состоится.

Итогом продуцирования БГЦ (по существу, его продукцией) является депонированная в его составе органическая масса определенной структуры. В категорию продукции следует включать также поддержание на каком-то отрезке времени определенного средообразующего и средостабилизирующего эффекта в ландшафте. Если кроме учтенной на определенный момент массы созданной органики учесть еще массу отпада, синтезированной и «оторгнутую» на предшествующих этапах цикла онтогенеза, в сумме лесовод получит продукционно-сырьевую **производительность** данного лесного БГЦ. Значительно трудней определить средообразующую производительность (эффект поддержания на протяжении десятков лет определенного соотношения составляющих водного баланса, обеспечение почвообразующего, микроклиматообразующего влияния ФГЦ и т.п.), но только лишь потому, что эти функции требуют специальных более сложных исследований.

Поскольку продуцирование органической массы означает одновременно накопление энергии биохимических связей в биомассе ценоза, эти показатели можно оценивать не только в кубометрах и тоннах органической массы на единице площади, но также в единицах аккумулированной энергии.

Продуктивность и производительность лесного сообщества можно оценивать как за весь цикл его онтогенеза, так и за любой временной отрезок существования насаждения. При необходимости представляется возможность определять как текущие значения продуктивности и производительности за любой временной интервал, так и средние величины также за любой временной период или за весь цикл существования БГЦ в целом.

Продуцирование лесным ФГЦ органического вещества на протяжении всего цикла его существования сопровождается высокими систематическими потерями. Эти потери сопровождают все основные процессы функционирования БГЦ и являются выражением общих законов энтропии в природе. Величины потерь энергии в различных ее видах различны на разных стадиях и этапах жизни сообщества. Это потери неиспользованной лучистой энергии при фотосинтезе, огромные потери «не усвоенного» по разным причинам CO_2 , выделяемого в атмосферу при дыхании, а также постоянная отдача тепла в пространство в виде инфракрасного излучения и наконец — потери в виде не прекращающегося отпада синтезированной органической массы, частично поступающей в резервный фонд торфяной массы или гумуса почвы.

В силу разнообразия лесных биогеоценозов по их структуре, складывающейся под влиянием факторов, как внешней, так и внутренней среды, их продукционные возможности оказываются существенно неодинаковыми. Различия складываются как из-за неодинаковой интенсивности ассимиляции, так и из-за разной энергии диссимиляции, из-за различий в приросте и в опаде органической массы.

В большой мере различия в функционировании лесных БГЦ определяются неодинаковым флористическим составом, разной фитоценотической структурой ФГЦ. В определенной степени различия в структуре насаждения выражаются через неодинаковый микроклимат полого лесных насаждений. Эти различия в лесоводственном аспекте хорошо выражаются в известных зависимостях продуцирования насаждений от состава пород древостоя и лесорастительных условий, от возраста и возрастной структуры, от полноты и

сомкнутости полога. Тем не менее для всех древостоев есть много общего, объединяющего их в одну биологическую совокупность.

7.1. Фотосинтетические процессы

Наиважнейшей физиологической функцией лесного БГЦ является фотосинтез. Фотосинтез – процесс производства первичных углеводов из углекислоты атмосферы и воды в хлорофиллоносных тканях растений в условиях солнечного освещения. Функция фотосинтеза свойственна только зеленым растениям, которые в БГЦ функционально являются автотрофами. С энергетической точки зрения фотосинтез – это процесс, в ходе которого световая энергия превращается в энергию биохимических связей (в связи молекул углеводов и др. органических веществ).

Интенсивность фотосинтеза неодинакова как у индивидуумов одной популяции, так и у растений разных биологических видов, даже растущих в одинаковых условиях окружающей среды. Образование нового органического вещества происходит при активной «работе» хлорофилла – зеленого пигмента, содержащегося в клетках листа. Наиболее важное значение имеют хлорофиллы **a** и **b**. Вещество хлорофиллов обладает свойством флуоресценции. Оно поглощает свет в видимой части спектра, а излучает – красный свет, имеющий более длинную волну. Продуцирующие свойства растения зависят от массы содержащегося в его листе хлорофилла.

В процессе фотосинтеза кроме хлорофиллов принимают участие также другие пигменты, содержащиеся в клетке листа, однако определяющее значение имеет содержание хлорофиллов. Стало быть, чем выше в ФПЦ содержание листовой массы (при прочих равных), тем большим синтезирующим органическое вещество потенциалом он обладает. У многих видов недостаточная площадь листовой поверхности компенсируется более высокими значениями удельного фотосинтеза. Однако общая закономерность при этом не нарушается. Сообщества, в которых выше представленность особей, занимающих более высокий фитосоциальный статус и стало быть имеющих более развитый ассимиляционный аппарат, характеризуются более значимыми показателями синтеза органики.

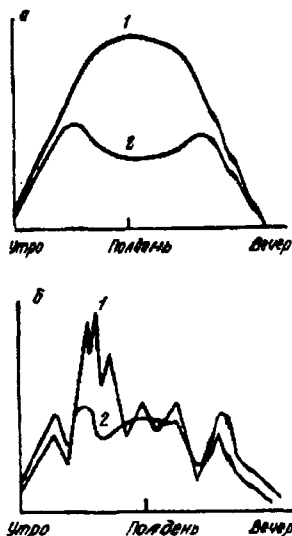
Собственно фотосинтез включает два типа реакций: фотохимические, требующие света и химические – протекающие в темноте. Фотохимические реакции идут очень быстро и не зависят от температуры. На ско-

рость (в среднем 0,00001 сек.) влияет лишь концентрация CO_2 . Химические реакции протекают с меньшей скоростью (0,04 сек). Существенно, что скорость химических реакций снижается при низких температурах, но не связана с концентрацией углекислоты. Таким образом, при яркой освещенности интенсивность фотосинтеза ограничивается медленной скоростью химических реакций, которые еще зависят от температуры воздуха, а при низкой освещенности условия диктует концентрация углекислоты. Принято считать (Крамер, Козловский, 1963), что выделяющийся при фотосинтезе кислород образуется из воды. При образовании молекулы гексозного сахара ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) — этого первичного продукта фотосинтеза, выделяется шесть молекул кислорода. На синтез молекулы углевода требуется 6 молекул углекислоты и 12 молекул воды. Энергетические затраты составляют при этом по меньшей мере 675 килокалорий.

Главными факторами, влияющими на синтез хлорофиллов, являются известные абиотические факторы: свет, температура, вода, содержание минеральных веществ в пасоке. Процесс фотосинтеза не происходит в темноте. В это время дыхание превышает фотосинтез. Наряду с этим хлорофилл очень чувствителен и ко всем остальным экологическим факторам, нарушающим функции обмена веществ. Интенсивность фотосинтеза неодинакова как у индивидуумов одной популяции, так и у растений разных биологических видов, даже растущих в одинаковых условиях окружающей среды.

Ассимиляция в зеленом листе напрямую связана с условиями освещения (рис. 42). Если освещенность перерастает компенсационный порог, при котором листва полностью использует всю CO_2 , выделяемой при дыхании, ассимиляция начинает быстро расти. Позднее она постепенно затухает, чаще — еще до достижения максимальной величины освещенности.

Рис. 42. Дневной ход освещенности, нетто-ассимиляции в разных погодных условиях (по Pisek, 1969): 1 — освещенность; 2 — нетто-ассимиляция; а — в течении обычного светового летнего дня; б — при преимущественно облачной погоде



Физиологические функции света в сообществах зеленых растений связаны с целым рядом других экологических факторов и поэтому ассимиляция не всегда четко коррелирует с ходом изменения освещенности в сообществе. Наиболее тесна связь этих явлений в ранние часы, а при пасмурной погоде и вечером. В ясные солнечные дни с временным избытком радиации кривая нетто-ассимиляции падает задолго до полудня (рис. 43). Это связано с закрытием у деревьев устьиц при высокой освещенности и усилением испарения влаги. Предполуденный спад свойственен больше породам, отличающимся быстрым насыщением фотосинтеза, т.е. породам (со свойствами теневыносливости).

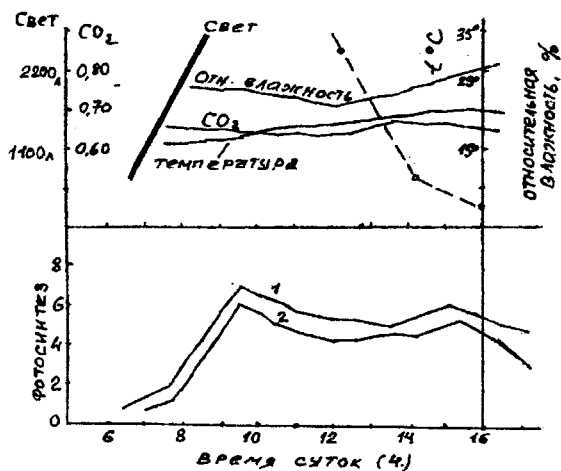


Рис. 43. Полуденное снижение интенсивности фотосинтеза у березы повислой (1) и бука восточного (2) в ясный сентябрьский день в Германии (по П. Крамер, Т. Козловский, 1963)

Обобщенно в суточном ритме динамику фотосинтеза можно представить в следующем виде. Утром при недостаточной температуре и более низкой освещенности фотосинтез обычно не значителен. С увеличением освещенности и по мере прогревания воздуха интенсивность фотосинтеза быстро нарастает. К полудню этот процесс достигает максимума. У разных видов фотосинтез достигает максимума при различной интенсивности света. Разница в приведенных учеными в разных условиях значениях продуктивности фотосинтеза складываются из удельных различий в интенсивно-

сти этого процесса у растений разных биологических видов. Существенное значение имеют также различия, обусловленные неодинаковой фитоценотической структурой ФТЦ и конкретным неоднородностями условий микроклимата в насаждениях.

Теневые листья используют свет более рационально. Для них подходит вполне освещенность, вдвое меньшая по сравнению с освещенностью, нужной для световых листьев. Многие древесные породы имеют анатомические особенности приспособительного свойства, сложившиеся онтогенетически. Бук лесной, сосна кедровая европейская, клен явор, криптомерия японская, кипарис туполистный имеют листовой аппарат, лучше «работающий» при относительно слабой освещенности. В таежных лесах подобными свойствами обладают ель сибирская и обыкновенная, а также пихта сибирская.

Некоторое представление об удельной интенсивности фотосинтеза древесных растений разных пород дают материалы табл. 14, полученные посредством генерализации литературных данных.

Таблица 14

Интенсивность фотосинтеза у древесных пород при разной освещенности (при температуре 16–18 °C), *коммюльция*

Порода	Интенсивность фотосинтеза при освещенности (тыс. люксов), мг поглощенной CO ₂ /г сырого веса листовой массы в час								
	4	6	8	10	12	14	16	18	20
Сосна	0.15	0.30	0.38	0.56	0.78	1.12	1.50	2.10	2.90
Лист-ца	0.08	0.11	0.29	0.50	0.79	1.20	1.78	2.60	3.86
Ель	0.36	0.48	0.62	0.74	0.89	1.10	0.80	0.79	0,72
Кедр	0.44	0.61	0.74	0.89	1.10	0.80	0.41	0.58	0,64
Береза	0.06	0.10	0.24	0.48	1.02	1.40	1.90	3.20	3,40
Дуб	0.12	0.15	0.32	0.60	1.80	1.94	2.16	2.50	3.24
Пихта	0.30	0.44	0.71	0.80	1.20	1,20	0,88	0.46	0,14
Осина	0.16	0.27	0.35	0.58	0.80	1.15	1.52	2.00	1.74
Ива козья	0.22	0.29	0.45	0.77	0.94	1.25	2.10	3.40	2,55

Наиболее четко связь фотосинтеза с освещенностью согласуется при наблюдениях ранним утром, а в пасмурную погоду – и вечером. Снижение интенсивности фотосинтеза у части растений в полуденное время связано с явлением закрывания устьиц при повышении температуры в предполуденные часы. Последнее может быть объяснено также повышенным испаре-

нием влаги на свету или с избытком углеводов в листе, накапливаемом в этот период. Как следует из табл. 14, древесные породы существенно отличаются ходом изменения интенсивности фотосинтеза с увеличением освещенности. Как уже указывалось, насыщение фотосинтеза у теневыносливых пород происходит при средних значениях, в то время, как у светолюбивых – при максимальной освещенности.

Обзор многочисленных источников позволяет показать примерные усредненные значения продукции фотосинтеза в лесах Европейской части России. Ежегодная продукция так называемого «видимого фотосинтеза» (брутто-продукция фотосинтеза, т.е. без потерь на дыхание) оценивается интервалом от 2450 – до 6750 кг а.с.в. на га за вегетацию или 1,6–4,5 г на м². В таежных лесах Европейской части России этот интервал примерно 1,8–3,9 г/м² в год. Существенно, что в конкретных насаждениях в разных лесорастительных условиях может наблюдаться динамика фотосинтетической активности, совершенно отличная от приведенной в таблице (генерализованной) по многим экспериментальным данным.

По литературным данным суточное поглощение углекислоты, в зависимости от сочетания температуры, влажности воздуха и освещенности колеблется в значительных пределах: у сосны – от 8,0 до 28,2 мг/г; у лиственницы – от 12,0 до 58,0; у ели от 5,0 до 15,0; у кедра – от 14,0 до 36,0; у березы – от 23,0 до 78,0; у дуба – от 19,0 до 44,0; у пихты – от 5,5 до 17,0; у осины – от 18,0 до 60,0; у ивы козьей – от 16,0 до 55,0 мг СО₂ на грамм сырой массы листы.

Можно говорить о следующей общей закономерности. С улучшением климатических условий, с повышением высоты стояния солнца продуктивность фотосинтеза повсеместно повышается. В меньшей мере, но также возрастает интенсивность ассимиляции с повышением почвенного плодородия местообитания. Но поскольку последний фактор аazonален в своем проявлении, влияние его нужно оценивать только при равнозначных климатических условиях.

Хорошо прослеживается сезонная изменчивость фотосинтеза древесных растений. В самом начале вегетации, как уже отмечалось, интенсивность его остается невысокой. В период формирования новых листьев может опускаться даже ниже значений дыхания. Со середины же мая в средних широтах фотосинтез нарастает по экспоненте и после полного об-

лиственного достигает максимальных величин в конце июня. С начала октября имеет место снижение ассимиляции. Дальнейшие изменения его идут в направлении последовательного снижения. В условиях Германии (Polster, 1950; цитируется по Лир и др., 1974), это явление в лиственных лесах отмечается в сентябре и даже в октябре, т.е. уже после листопада.

Интенсивность фотосинтеза изменяется с изменением температуры. У многих древесных пород это явление усиливается с переходом температуры через $+6^{\circ}\text{C}$. До этого порога дыхание может даже превышать поглощение углекислоты. С повышением температуры до определенного рубежа ($33\text{--}38^{\circ}\text{C}$) при наличии достаточной концентрации углекислоты в воздухе интенсивность фотосинтеза нарастает. Этот порог неодинаков у разных биологических видов. Он выше у лиственных пород. С переходом через указанный порог значения дыхания начинают превышать величину фотосинтеза.

Многие древесные растения способны продолжать фотосинтез при ощутимых понижениях температуры воздуха. Есть свидетельства о наблюдениях этого явления при температурах -6 - -70 , хотя в таких ситуациях интенсивность ассимиляции углекислоты нередко выравнивается с ее потерями (идет нарастание дыхания).

При функционировании древесных растений имеют место случаи, когда складываются неблагоприятные ситуации для нормального течения фотосинтеза. Длительное снижение освещенности, резкие похолодания, эмиссии вредных веществ и т.п. могут вызвать остановку явления фотосинтеза, а чаще приводят к заметному снижению его интенсивности. В числе сдерживающих факторов ученые называют также переувлажнение почвы, в результате которого затрудняется аэрация ризосферы и блокируется функционирование корней. Резкое замедление фотосинтеза отмечается также при устойчивых засухах, при экстремально высоких температурах. В целом интенсивность фотосинтеза в бореальных лесах контролируется обычно большим комплексом факторов, среди которых главными являются освещенность, температура и относительная влажность воздуха.

В экстремальных температурных условиях субарктики, где в летнее время имеет место непрерывное освещение, древесные растения могут не прекращать фотосинтез в течении всех суток. Способность к фотосинтезу у древесных пород при низких температурах большое значение имеет для лесов субарктической зоны – для притундровых лесов.

С возрастом популяции – эдификатора до определенного времени в фитоценозах листовая масса нарастает. Соответственно, при прочих равных увеличивается валовая величина фотосинтеза. Одновременно усложняется структура сообщества. Ход изменения брутто-фотосинтеза с возрастом эдификаторной породы в лесных ФТЦ измеряется S-образными кривыми, с максимальным приростом его в среднем и возрасте приспевания. Эти кривые в насаждениях всех пород идентичны кривым изменения текущего запаса.

7.2. Ассимиляция и дыхание растений

Итоговая продукция фотосинтеза оценивается, как известно, не по массе поглощенной углекислоты (видимый фотосинтез), а по накопленному органическому веществу, т.е. необходимо учитывать процессы превращений первичных метаболитов в реальную фитомассу тканей растения и в затраты на дыхание. Углеводы – эти первичные продукты фотосинтеза являются сырьем для синтеза всех остальных, имеющихся в растениях веществ. Из этого материала строятся новые клетки, создаются белки, жиры. Часть из них откладывается в качестве запасов питательных веществ. В тканях листа происходят постоянные превращения углеводов в различные иные вещества. Происходит распад их на более простые и параллельно идут процессы образования более сложных органических веществ. Большое количество углеводов окисляется при дыхании с превращением в углекислоту, которая выделяется в окружающую среду.

В многочисленных превращениях углеводов (глюкоза, фруктоза, сахароза, крахмал, целлюлоза, гемицеллюлоза) принимают активное участие энзимы (белковые вещества сложного состава). По своей активности энзимы напоминают неорганические катализаторы. Существенно, что активно «работают» они в малых концентрациях, но при хорошем теплообеспечении. При пониженных же температурах активность их резко падает.

Наиболее распространенными по массе являются взаимопревращения крахмала и сахаров. Крахмал накапливается в тканях растений в конце лета – осенью. С осенним похолоданием он полностью превращается в сахара. Этот процесс в принципе обратим. Концентрация сахара выступает в качестве регулятора интенсивности фотосинтеза. При увеличении интенсивности фотосинтеза в свою очередь возрастает концентрация крахмала,

что приводит к снижению фотосинтеза. Наибольшее количество крахмала в клетках листа накапливается к концу лета. Снижение концентрации крахмала отмечается при снижении температуры воздуха, осенью.

Превращение синтезированных питательных веществ в клетке в новые структуры называют **ассимиляцией**. Этот процесс – залог всех ростовых явлений в организме растения. Наиболее интенсивен процесс ассимиляции в тканях меристем (в кончиках побегов, в камбиальной зоне годичного кольца). Процесс ассимиляции представляет собой превращение поступивших в точку роста простых сахаров в целлюлозу, в лигнин и пектиды, белки новой протоплазмы (Крамер, Козловский, 1963).

В процессе ассимиляции «фокусируются» все процессы обмена веществ. В ходе ее протекают сложнейшие биохимические превращения самых разнообразных веществ. В протоплазме создаются не только новые ее структурные элементы, но и образуется много других веществ. Среди таких веществ отмечают алкалоиды, антоцианины, каротины, хлорофиллы, эфирные масла, смолы, каучук и др. У древесных растений создается много лигнина. Это вещество вместе с целлюлозой служат основным материалом для выстраивания древесных волокон.

Помимо зеленой массы эдификаторной древесной растительности в фотосинтетическом процессе лесных БГЦ активное участие принимают подлесочные кустарники, подрост и растительность в составе живого напочвенного покрова. Однако вклад этих элементов фитоценоза в синтезе органического вещества ФТЦ не велик и оценивается лишь единицами и долями процентов от общего фотосинтеза в ценозе. Весьма существенно, что по мере снижения вниз по профилю полого насаждения уменьшается доля ассимилирующей фитомассы и сокращается период активного синтезирования.

Различия между полным фотосинтезом и ассимилированной массой вещества составляют потери при ассимиляции. Закрепленная в веществе новых тканей энергия представляет собой чистую продукцию фотосинтеза или **нетто-фотосинтез**. Соотношение между поглощенной при фотосинтезе энергией и ассимилированной, между брутто и нетто-фотосинтезами неодинаково у разных видов растений. Оно изменяется в зависимости от комплекса экологических факторов, в большой мере зависимой от структуры ФТЦ. Потери энергии при ассимиляции (разница между брутто- и нетто-фотосинтезом) колеблются от 10 до 30 %.

Дыхание представляется как средство высвобождения связанной в органическом веществе энергии и ее превращений в необходимые клетке формы. Это процесс типичный для живой материи, так как эта материя (ее структура и дееспособность) возможны только при использовании энергии извне. Существенно, что в зеленом растении одновременно происходит передача «уловленной» энергии на новый организационный энергетический уровень. Ход цепи происходящих реакций предопределен термодинамически.

Дыхание не является единым процессом, а включает в себя несколько серий, по существу – каскадов реакций. Обобщенно можно говорить о двух группах таких каскадов. Первая – по сути анаэробный распад (гликолиз). Он схож в своей сути с реакцией брожения. Этот процесс обычно происходит в корнях растений, а также в тканях, где поглощение кислорода ограничено. Синтезированная в листе глюкоза превращается при этом первоначально в пировиноградную а затем – в активную уксусную кислоту. Вторая группа каскадов реакций проходит в аэробных условиях. Обобщенно эта группа реакций представляет собой процесс окисления пировиноградной кислоты, образующейся при гликолизе. Здесь высвобождается большая часть энергии. Под знаком цикла «лимонной кислоты» происходит отщепление молекулы CO_2 с выделением энергии.

И все же наибольшее количество энергии при в дыхательном процессе образуется на пути «медленного сгорания» свободного водорода, в так называемой «дыхательной цепи». При окислении водорода (при образовании молекулы воды) высвобождается энергия 57 ккал/моль. Это звено в цикле реакций называют окончательным окислением. «Окончательное» сгорание отщепляющегося водорода происходит через многочисленные промежуточные системы (каскады) реакций. Такой ход реакций обеспечивает не только ритмичное образование тепловой энергии, но и одновременно – легко доступной химической энергии (Лир и др., 1974).

Интенсивность дыхания обычно оценивают по измерению объема поглощаемого кислорода или выделяющегося углекислого газа. Дыхание может быть измерено также посредством определения изменения сухого веса или количества органического вещества при помощи калориметрической бомбы. В зависимости от целей исследований дыхание рассчитывается на единицу веса либо сырого либо сухого вещества.

Показателем интенсивности дыхания может служить «дыхательный коэффициент» – соотношение между образующимся CO_2 и поглощенным O_2 .

Этот коэффициент рассчитывается измерением или поглощенного кислорода или выделившегося углекислого газа. Обобщенно, при дыхании затрачивается от 25 до 50 % энергии, полученной при фотосинтезе. Количество вещества, затрачиваемого на дыхание, увеличивается с возрастом деревьев.

С 20 летнего возраста доля питательных веществ, используемых при дыхании в % от массы синтезируемого сухого вещества в насаждениях большинства древесных пород медленно увеличивается с 35–40 до 47–50 %. Связано это во-первых с тем, что с возрастом увеличивается масса активно дышащих тканей, во-вторых – с тем, что с возрастом интенсивность фотосинтеза на единицу площади листа несколько снижается и меняется соотношение между фотосинтезирующей массой ассимиляционных органов и массой дышащих тканей дерева.

Остается неодинаковой интенсивность дыхания различных органов дерева. Наибольшей интенсивностью отличаются старые части стволов деревьев (более 40 % от величины фотосинтеза). Самое слабое дыхание отмечено у листьев (12–15 % от величины фотосинтеза). Причем соотношение показателей дыхания у разных органов изменяется с возрастом и неодинаковыми темпами. Изменение соотношения затрат на дыхание у разных органов дерева показана на рис. 44.

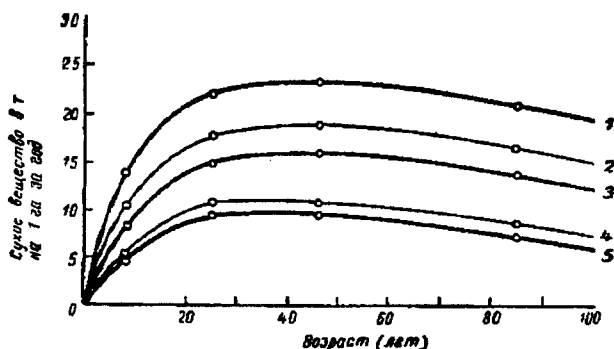


Рис. 44. Использование питательных веществ при различных процессах насаждениями бука европейского в разном возрасте (по Мёллеру, 1946, цитируется по П. Крамеру и Т. Козловскому, 1963): 1 – общее количество образующихся при фотосинтезе питательных веществ; 3 – измеряемый фотосинтез; 5 – потребление при ежегодном росте; расстояние между 2 и 5 – обобщающий расход на дыхание; расстояние между 2–3 – потери при листопаде; расстояние между 3 и 4 – расход на дыхание корней, ствола и ветвей; расстояние между 4 и 5 – потери питательных веществ при отмирании корней и ветвей

Существенные различия прослеживаются между отдельными древесными породами. Установлено, что у лиственных потери на дыхание больше, чем у хвойных. Здоровые хорошо развитые деревья всех пород отличаются большей энергией как фотосинтеза, так и дыхания, чем угнетенные и больные. Дыхание, как и фотосинтез, изменяется по сезонам года. Отмечается четкая корреляция его с интенсивностью ростовых процессов. Максимальное дыхание совпадает с периодам максимального радиального роста деревьев. Таким образом, интенсивность дыхания, как и интенсивность фотосинтеза является функцией от многих экологических факторов, а также от структурной организации ФТЦ.

Интенсивность дыхания зависит от температуры окружающей среды (в пределах 0–30 °C). Принципиальная зависимость этих процессов от температуры воздуха отражает рис. 45. В известных пределах экологических факторов связь фотосинтеза, также как и дыхания, подчиняется правилу Вант-Гофа: повышение температуры на 10 °C приводит к ускорению дыхания в 2–3 раза.

В отличие от фотосинтеза в лесных насаждениях интенсивность дыхания в общем его объеме возрастает вниз по профилю полога насаждений. Наибольший вклад в «живое» дыхание насаждения дают яруса живого напочвенного покрова, а среди других компонентов БГЦ – лесная подстилка.

Итак, разница между определяемым фотосинтезом и дыханием составляет *чистую сезонную продукцию БГЦ*. Это важнейший показатель продуцирования древесных ФТЦ. Баланс между фотосинтезом и дыханием при прочих равных последовательно снижается вниз по профилю полога насаждений.

Значение баланса во многом определяется свойствами и структурой ФТЦ. Лесоводственная сторона различий хорошо интерпретируется известными различиями в функционировании насаждений разного состава пород, разного возраста, полноты, разных условий произрастания. Сообщества, где в качестве эдификаторов выступают быстрорастущие, не прихотливые в отношении обеспеченности элементами почвенного питания породы, баланс между ассимиляцией и диссимиляцией в ценозе наступает раньше, чем в сообществах пород, требовательных к условиям обитания, теневыносливых, медленно растущих. Чем «слаженной» органи-

зован ФТЦ, чем выше уровень согласованности состава сообщества с комплексом факторов внешней среды, тем четче проявляются представленная на рис. 45 закономерность.

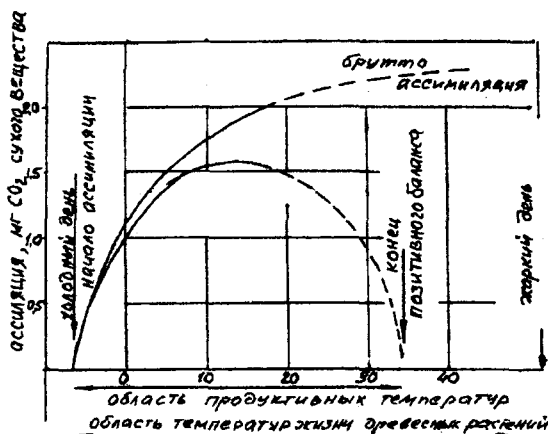


Рис. 45. Зависимость брутто-, нетто-ассимиляции и дыхания сосны обыкновенной от температуры (по Tranguilini, 1963): 1 — ассимиляция; 2 — дыхание (пунктиром — расчетные данные)

7.3. Транспирация

Течение многих физиологических процессов в лесном БГЦ зависит от нормальной влагообеспеченности. Нормальное водоснабжение также необходимо для успешного роста деревьев, как и биохимические процессы, участвующие в синтезе органического вещества. Важным фактором водного режима является поддержание в клетках достаточно высокого содержания влаги, обеспечивающее тургор. Физиологи (Крамер, Козловский, 1963) считают, что существуют две стороны водного режима. Одна — водный режим растения в целом и другая — водный режим клеток и тканей растений.

Водный режим растения включает поглощение воды, подъем пасоки и потерю воды при транспирации. В теплые солнечные дни транспирация обычно больше, чем поглощение в результате чего у растений возникает дефицит влаги. Последующее перераспределение воды в дереве контроли-

руется осмотическими свойствами клеток и тканей дерева, поддерживаемыми также условиями обводнения.

Ход ассимиляции CO_2 в лесных БГЦ напрямую связан с транспирационными расходами влаги (рис. 46). Таким образом, с величиной устойчивого испарения напрямую связан урожай, продуктивность насаждения. Собственно эта связь не вызывает сомнения в силу своей логичности. До

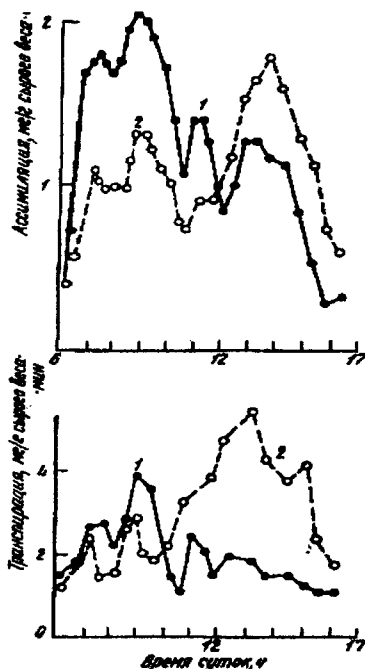


Рис. 51. Дневной ход транспирации и ассимиляции в июле 1939 (Х.Лир и др. 1974): 1 – ели; 2 – сосны; до полудня прохладно и влажно, после – тепло и сухо

недавнего времени считалось, что отдача воды древесной растительностью и поступление в растения углекислоты происходят по одному и тому же пути, оба процесса, как известно, регулируются открытием и закрытием устьиц. В последнее время удалось выявить, что эти процессы протекают независимо друг от друга. Тем не менее связь продуктивности ценозов с транспирацией не вызывает сомнения.

Живая клетка растения состоит из протоплазмы, окруженной более твердой оболочкой, ограничивающей изменение ее объема. Протопласт состоит из тонкого слоя цитоплазмы, включающей клеточное ядро, иногда – пластиды. Протопласты соседних клеток часто соединены перемычками из цитоплазмы, в результате складывается целая система деятельного вещества.

Движение воды в растениях происходит по градиенту уменьшения свободной энергии, по градиенту молекулярной активности. Этот градиент физиологи называют дефицитом диффузионного давления (ДДД) или со-сущей силой. П. Крамер и Т. Козловский (1963) приводят следующие величины градиента ДДД (*атм*) в системе – почва–растение–атмосфера:

Влажность почвы близ уровня полевой влагоемкости	0,1
Корни при нулевом тургоре	5–6,0
Листья при нулевом тургоре	10–50,0;
Воздух при относительной влажности 90 %	140,5.

Клетки корня поглощают воду из почвы или из соседних клеток, если их ДДД ниже, чем в соседних клетках или в почве. Механизм продвижения воды в клетке представляется в следующем виде. В результате растворения клеточного сока порцией влаги, поступившей в клетку, в ней происходит увеличение осмотического давления. Но неэластичные стенки клеток сопротивляются расширению клетки. Когда давление стенок выравнивается с величиной осмотического давления клеточного сока, сосущая сила (ДДД) становится равной 0. Поступление воды в клетку прекращается. Далее цикл повторяется: проникновение воды в клетку снова вызывает растворение сока и повышение осмотического давления, снова выравнивание давления, снижение ДДД и новая порция воды проталкивается в соседнюю клетку.

Транспирация – это потеря влаги растениями в виде паров. В общих чертах – это испарение, но преобразованное структурой листа. Ход транспирации регулируется устьичным аппаратом листа. В листе это явление складывается из двух стадий: 1) испарения воды с влажных стенок клеток в пространства межклетников; 2) – диффузия водяного пара из межклетников в воздух внешней среды. Водяные пары выходят из растения несколькими путями: через поры на поверхности побегов, ветвей; через эпидерму листьев и побегов и через устьица.

Первые две статьи расхода влаги не велики: не превышают в целом 12–20 %. Исключение могут составлять лишь некоторые виды древесных пород с кожистыми листьями, обитающие в теплом климате, у которых испарение через поры и повреждения на коже побегов может испаряться до 20 % влаги. Основная масса воды испаряется через устьица. Это мельчайшие, хорошо регулируемые отверстия с численностью от десятков тысяч до многих сотен тысяч штук на см². Общая их поверхность составляет лишь около 1 % поверхности. Большая часть устьичного аппарата размещается на верхней части листа. Устьица важны не только как пути испарения воды, но и как пути поступления в лист углекислого газа.

Уникальна способность устьиц открываться и закрываться под влиянием факторов внешней среды. Не менее поразительна способность их испарять пары воды. При столь малой поверхности масса испаряемой воды через устьица достигает 50 % от величины испарения со свободной водной поверхности. Таким образом, диффузия водяного пара через устьица иногда происходит быстрее, чем с одинаковой по площади свободной водной поверхности (рис. 47). Высказывается суждение, что испарение через устьица пропорционально не их площади, а их периметру. Физиологи в целях подчеркивания значимости физиологического испарения растений используют показатель относительной транспирации, представляющий собой отношение собственно устьичной транспирации к величине физического испарения с такой же поверхности (Т/И).

У большинства древесных пород устьица открываются, когда замыкающие клетки имеют полный тургор и закрываются при утрате последнего. Хотя механизм раскрытия и закрытия устьиц недостаточно изучен, несомненно одно: он связан с колебаниями осмотического давления клеточного сока, вызванными изменением в соотношении крахмала и сахара в этих клетках.

Открытие и закрытие устьиц контролируется светом, а также содержанием воды в листе. Имеет значение температура воздуха (температура листа). Как правило устьица открываются на свету и закрываются

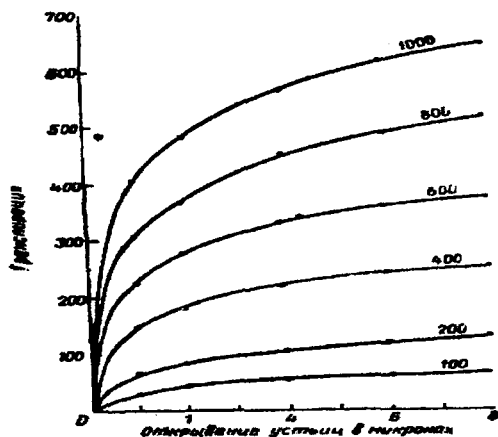


Рис. 47. Зависимость между степенью открывания устьиц и интенсивностью транспирации (по Крамер, Козловский, 1963). Цифры на кривых показывают сравнительную интенсивность испарения с фильтровальной бумаги атмометров, выраженную в мг воды в час с 25 см^2 поверхности. Транспирация выражена в мг воды в час с 25 см^2 поверхности листа

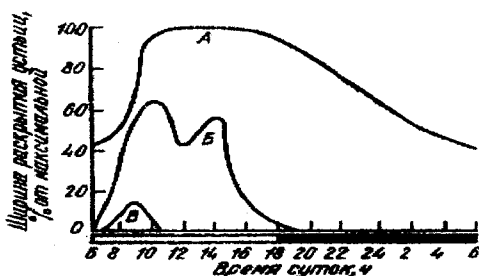
в темноте. Механизмом служит понижение рН с накоплением CO_2 в замыкающих клетках. Происходит изменение соотношения крахмала и сахара, которое меняет сосущую силу (ДДД). С превращением сахара в крахмал снижается ДДД и вода уходит в соседние клетки. Тургор падает и клетки замыкаются. В зависимости от того, какой фактор является определяющим, различают два типа изменения ширины устьиц: фотоактивный и гидроактивный (Лир и др., 1974).

При прочих равных с повышением температуры воздуха в определенных пределах транспирация возрастает. На интенсивность устьичного испарения оказывают влияние относительная влажность воздуха и ветер. Между температурой воздуха и относительной влажностью воздуха в их влиянии на испарение складываются очень сложные взаимоотношения. Эти отношения сегодня недостаточно изучены. Обычно с повышением температуры, происходит снижение относительной влажности, поэтому связь интенсивности испарения с температурой получается не всегда неоднозначной.

Если световые, тепловые и влажностные условия оптимальны, то суточный ход изменения транспирации характеризуется одновершинной кривой. В случае наступления дефицита ведущих факторов в полуденное время, то соответственно величине и продолжительности этого дефицита отмечается депрессия транспирации (рис. 48).

Как показывают многочисленные исследования транспирационное испарение во многом зависит от соотношения в кроне дерева световых и теневых листьев. Это обстоятельство зависит как от биологии древесной породы (ее светолюбия), так и определяется фитоценоотическими факторами – структурой строением сообщества.

Рис. 48. Дневной ход открытия устьиц ели обыкновенной при различном дефиците влажности листьев (По Stalfeld, 1929): А – дождливый день, повышенная температура (наиболее благоприятная ситуация); Б – обычный день летом; В – сухой день летом (неблагоприятная ситуация)



Суточный ход транспирационного испарения даже в генерализованном виде не сохраняется неизменным в разные сезоны года (рис. 49). Как

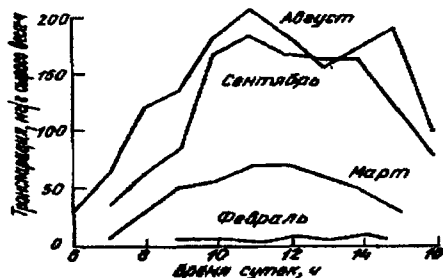


Рис. 49. Дневной ход транспирации ветвей ели обыкновенной в различные месяцы года (по Tranquillini, 1951)

следует из рис. 49, минимальные (для условий Германии) значения транспирации отмечаются в зимнее время (в феврале), максимальные — в августе и в сентябре. То есть в течении сезона на интенсивность транспирации оказывают влияние те же факторы, что и в течении суток.

Установлено, что для лиственных пород характерно более реактивное открытие

устий и более энергичное наращивание транспирации по сравнению с хвойными. Особенно чутко в этом отношении бук восточный. Примечательно, что листопадная лиственница в этом отношении занимает промежуточное положение. Кстати, лиственница способна не снижать транспирацию в пасмурные дни, при высокой влажности воздуха. Интенсивно транспирирует влагу сосна, даже при проявлении дефицита влажности. Большинство же древесных пород бореальной зоны закономерно снижают транспирационные расходы при появлении неблагоприятных факторов (дефицита влажности, снижении температуры воздуха).

Представляется возможность на основании компиляции литературных данных (большой частью иностранных, цитируемых по П. Крамер и Т. Козловский, 1963; Х. Лир и др., 1974) сопоставить значения удельной транспирации ряда древесных пород (табл. 15).

Из материалов табл. 15 следует, что лиственные породы обладают значительно более высокой транспирацией в сравнении с хвойными. Это обстоятельство имеет весьма важное значение для практического лесоводства.

Для перехода к оценке транспирации насаждений с различным составом, формула соотношения пород не всегда будет отражать итоговые величины. Большое значение приобретают особенности структуры ФТЦ, в

частности соотношение в древостое деревьев разных фитосоциальных классов и разной функциональной роли.

Таблица 15

Дневная (суточная) транспирация деревьев, кустарников и трав
(1 г воды на 1 г сырой массы листьев)

Порода	Транспирация г/г
Тополь белый	13-14
Лох узколистный	13 - 14
Гибрид тополя черного	9-15
Осина	8,5
Береза бородавчатая	8,1
Дуб черешчатый	6,0
Лещина обыкновенная	4,2
Бук лесной	3,9
Лиственница европейская	3,8
Сосна кедровая (европейская)	2,2
Сосна веймутова	2,1
Сосна обыкновенная	2,0
Ель обыкновенная	1,4
Дугласия	1,3
Пихта сибирская	1,4
Кедр сибирский	1,3

Представленные выше закономерности транспирации ФТЦ, как в прочем и фотосинтеза и дыхания, носят генерализованный, обобщенный характер. Роль отдельных экологических факторов в каждом случае возможно намеренно усилена с целью подчеркнуть внимание на важность этого фактора в принципиальном отношении.

Влияние различий в фитосоциальной структуре древесных пород может быть оценено через известное усреднение соотношения фитомассы стволовой древесины разных классов положения в пологе (см. главу 4).

7.4. Рост древесной растительности

Все проходящие в древесном растении процессы тесно взаимосвязаны. Своеобразным результирующим процессом является рост дерева и древостоя. Физиологи рассматривают рост как результат эффективного взаимодействия его различных органов, процессов. Критерием этого взаимодействия выступает строгая пропорциональность массы и длины корней, побе-

гов, поглощения и транспирации, фотосинтеза и дыхания. Такая внутренняя корреляция органов и процессов может принимать по мнению физиологов (Крамер, Козловский, 1963) разную форму. Возможно, что она осуществляется двумя механизмами: один – посредством гормонов, второй – изменением поступления к различным органам питательных веществ и воды.

Наиболее наглядно существование корреляции и субординации в ростовых процессах разных органов проявляется в повсеместном доминировании роста терминальных побегов, по отношению к боковым, выживание полярности формируемых органов, в четкой взаимосвязи репродуктивных процессов и процессов вегетативного роста.

В принципе для роста древесных растений необходимы в достаточном количестве влага, питательные вещества, гормоны, кислород атмосферы и нужная температура. Наибольшая потребность в питательных веществах прослеживается в меристемных зонах, где идет формирование новых тканей. С позиций физиологии растений требования закономерностей хода ростовых процессов к внешней среде – это потребность в условиях благоприятствующих образованию достаточного количества питательных веществ для роста и сохранения необходимого внутреннего баланса воды.

Названные казалось бы элементарно простые потребности, на самом деле включают множество различных потребных факторов внешней среды, тесно связанных в отдельности и в совокупностях со всеми физиологическими процессами. Оказывается, внешняя среда представлена множеством компонентов различной значимости, с разной теснотой, прямо и опосредованно взаимодействующих друг с другом и в отдельности с растением.

Физиологам известно, что поскольку каждый из физиологических процессов обусловлен множеством факторов, изучение влияния изменений только какого-то одного фактора не может указать точно истинную роль этого фактора в природе. Рост дерева может быть одинаковым по интенсивности и продолжительности при разнообразных сочетаниях нескольких факторов. Казалось бы в такой ситуации невозможно выделить какой-то самый главный фактор роста дерева. И тем не менее необходимость выделять среди множества экологических факторов роста древесных растений – ограничивающие (лимитирующие) факторы, существует, хотя нужно понимать, что этот фактор более четко проявляется в сочетании с каким-то другим.

Рост древесных растений в лесном ФТЦ зависит от условий освещенности. Имеет значение интенсивность, качество (спектральная структура), продолжительность и периодичность освещения. Надо отчетливо представлять, что видимая солнечная радиация — лишь часть спектра лучистой энергии. Нужно помнить, что к последней добавляется инфракрасные и ультрафиолетовые лучи. Отклонения в спектральном составе освещения наиболее ощутимы для древесных растений при выращивании их в искусственном свете.

Установлено, что образование сухого вещества в растениях увеличивается прямо пропорционально интенсивности света. Высокая интенсивность освещения вызывает у растений важные морфологические изменения. Увеличивается развитие корней, происходит четкое сбалансирование размеров и масс корней и побегов. В зависимости от интенсивности света, по-разному формируются ассимиляционные органы деревьев. Листья, развивающиеся при хорошем освещении, имеют большую численность устьиц, более крупные хлоропласты, более толстые стенки клеток.

На рост побегов и ствола большое влияние оказывает длина светового дня, подчиняющаяся географии распространения вида. Величина фотопериода влияет как на время, в течении которого растут побеги, так и на величину их удлинения. При длинном световом дне большинство древесных пород образуют более длинные побеги. У некоторых древесных пород в период коротких световых дней тормозится работа камбия. Однако у большинства древесных пород активная деятельность камбия прекращается в середине лета и они не могут испытывать влияние сокращения светового дня.

Поскольку основные жизненно важные физиологические процессы тесно связаны с температурой среды леса, рост древесных пород будет напрямую зависеть от теплообеспеченности. Обычно рост побегов, активность камбия увеличиваются с повышением температуры воздуха. Требования древесных растений к теплу в период активного роста существенно различаются. Исследователи приводят достаточно пестрые и очень неоднозначные данные по этому поводу. Наибольшую разбежку значений дают биологические различия отдельных видов. Так средняя оптимальная температура для сливы в Южной Африке 62–68°, для абрикоса — 69–72°. Рост стланиковых форм ели на верхнем пределе распространения леса в горах происходит при температуре 3–5 °С, а оптимальной можно принять температуру в

полуденные часы в 12–14°. По нашим данным (Цветков, 2002) оптимальной температурой роста сосны в притундровых лесах Кольского полуострова является температура 18–21°C. П. Крамер (цитируется по Крамер, Козловский, 1963) установил, что большое значение для величины прироста имеет разница температур дня и ночи. Наилучший рост у сосны ладанной наблюдался при самых высоких суточных летних амплитудах температур.

Наиболее нагляден рост побегов древесных пород (линейный их рост). Здесь отчетливо проявляются биологические различия древесных пород (рис. 50). Наибольшей активностью роста характеризуются светолюбивые лиственница и сосны, самый медленный рост (в возрасте 26–33 лет) у ели и кедра.

У всех древесных пород рост в высоту отражают куполообразные кривые. Примечательно, что в абсолютном выражении кривые текущего прироста в высоту у всех пород имеют две вершины. Одна из них более или менее постоянна во времени (приходится на конец – середину последней декады июня) вторая вершина – «плавает» по всему периоду роста. У сосны, в частности такая «плавающая» вершина чаще приурочена к концу первой декады июня.

Установлено (Цветков, 2002), что рост побегов связан с основными метеорологическими показателями. Зависимость линейного прироста от показателей погодных условий текущего и предыдущих лет характеризуют следующие значения коэффициентов корреляции:

- от средней температуры за предыдущий год $-0,561 \pm 0,08$;
- от суммы температур за V–VIII предыдущего года $-0,634 \pm 0,09$;
- от средней температуры текущего года $-0,224 \pm 0,11$;
- от суммы осадков за гидрологический год $-0,392 \pm 0,12$;
- от суммы осадков за V – VII месяцы текущего года $-0,353 \pm 0,10$.

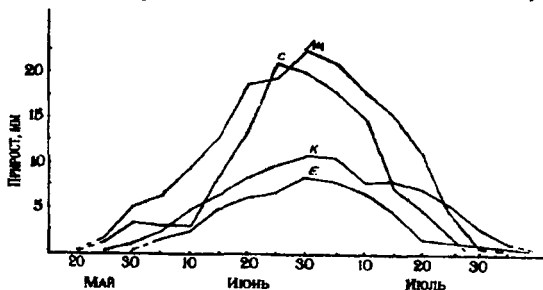


Рис. 50. Периодический (за 5–7 суток) прирост верхушечных побегов у деревьев сосны, ели, кедра и лиственницы в культурах 26–33 летнего возраста на Кольском полуострове (усреднено за 1977–1978 гг.), мм

Наиболее тесной связь текущего прироста побегов оказалась со средней температурой за предыдущий год.

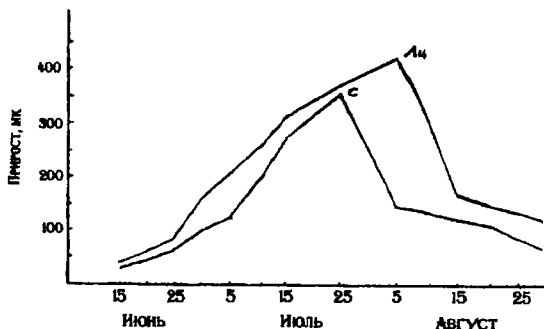
Сезонный радиальный рост древесных растений также характеризуется куполообразными кривыми (рис. 51) и также коррелирует с метеорологическими показателями.

Так же, как и сезонный рост побегов, формирование годичного кольца протекает по разному у разных биологических видов. При прочих равных, как линейный, так и радиальный рост у деревьев четко дифференцирован по классам положения в пологе. Наиболее велики различия в сроках начала роста. Пробуждение камбия у сосны в центральной части Кольского полуострова, например, в зависимости положения дерева в пологе, регистрируется в период с конца первой до середины последней декад июня, т.е. спустя 15–50 дней после трогания в рост вегетативных почек на верхушках побегов. Первыми повсеместно трогаются в рост деревья I–II классов Крафта, последними – соответственно, особи угнетенной части сообщества – сосны V класса.

Рост всех древесных пород и насаждений подчиняется единому «закону большого роста». Кривая большого роста начинается первоначально с медленного, но затем быстро возрастающего увеличения прироста, достигающего максимума в конце II – в начале III класса возраста, а затем – постепенного медленного его снижения до сенильной стадии развития поколения породы – эдификатора.

Общий период сезонного радиального роста сосны обыкновенной, в зависимости от фитосоциального статуса, возраста дерева, и в зависимости условий местообитания в условиях Кольского полуострова, колеблется от

Рис. 51. Периодический радиальный прирост 30–33 летних деревьев сосны и лиственницы на Кольском полуострове (усреднено за 1981–1982 гг.), мм



36 до 90 суток (Цветков, 2002). Согласно литературным данным в районах северной тайги этот период возрастает и составляет 42–93 (99) дней; в средней тайге, соответственно – 39–102 дней. У ели, при прочих равных этот период, по нашим данным, несколько короче, за счет более раннего, по сравнению с сосной, затухания активности камбия.

Давно дискутируется вопрос о соотношении ростовых процессов деревьев (древостоев) и процессов их развития. Безусловны и очевидны взаимосвязи между энергетическими затратами на эти явления, смысл которых в обобщенном виде может быть интерпретирован известным законом обязательной сбалансированности энергетических затрат на рост и накопление фитомассы, с одной стороны, и на обеспечение нормального (циклически обусловленного) генеративного процесса (реализации акта плодоношения), с другой. Известно несколько классификаций деревьев, отражающих объективность дифференциации популяций одновозрастных деревьев по соотношению у них параметров «разной продвинутости» то по интенсивности роста, то по активности развития.

Представление о ходе роста древостоев по высоте на примере сосняков брусничных на Кольском полуострове (по экспериментальным данным) можно получить по материалам табл. 16.

Таблица 16

Изменение высоты деревьев сосны с возрастом
в сосняках брусничных на Кольском полуострове

Возраст, лет	Увеличение средней высоты, м										
	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120
20	2,4										
30	2,5	3,6									
40	2,6	4,0	7,0								
50	2,7	4,2	7,5	11,0							
60	2,7	4,6	7,8	11,8	13,0						
70	2,7	4,7	8,0	12,0	13,4	14,8					
80	2,6	4,7	8,4	12,4	13,7	15,1	16,3				
90	2,5	4,5	8,3	12,6	13,9	15,4	16,6	17,2			
100	2,5	4,3	8,2	12,5	14,1	15,9	16,9	17,5	18,4		
110	2,4	4,0	8,0	12,3	13,8	16,1	17,1	17,8	18,6	19,3	
120	2,2	3,5	7,8	12,0	12,7	16,3	17,3	18,0	18,9	19,4	19,7

Обращает на себя внимание различия в средних высотах древостоев, полученных по материалам пробных площадей, представляющих насаждения разного возраста. Значения средних высот сосняков, полученные в средневозрастных древостоях, оказываются существенно (на 10–13 %) выше, чем в молодняках, приспевающих и спелых древостоях.

Среди множества лесоводственных вопросов особый интерес у ученых вызвали зависимости между ростом дерева по трем пространственным векторам, с одной стороны и общим ростом древостоя, с другой. Давно установлены относительные значения хода роста и текущих приростов совокупностей деревьев разных фитосоциальных классов (рис. 52). Так или иначе учеными (Свалов, 1976; Давидов, 1978), рассматривается несколько закономерных и стандартизированных рядов хода роста древостоев, различия которых обусловлены их генезисом.

Из общей массы нарастающего в БГЦ органического вещества значительная часть идет в опад и отпад. Отмирающая часть органики подвергается воздействию редуцентов и превращается в простейшие вещества. Отпад также как и общая продукция в лесном БГЦ нарастает с возрастом древостоя. Символически отпад и опад в насаждении можно уподобить дыханию ценоза, поскольку эта масса пополняет отторгаемую массу.

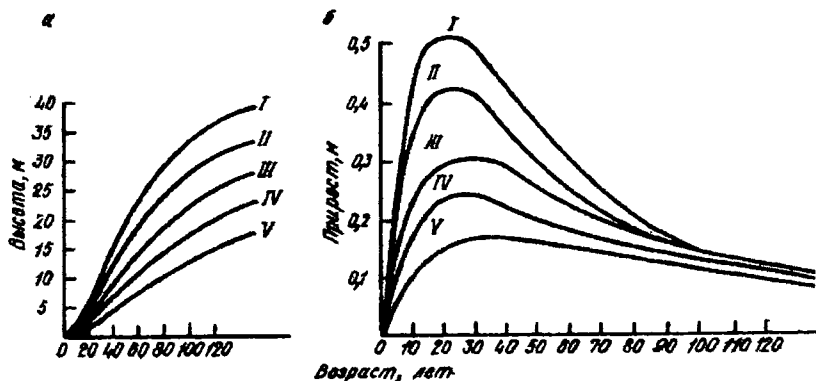


Рис. 52. Ход роста в высоту (а) и прирост в высоту (б) среднего дерева или разных классов Крафта

Представленные на рис. 52 различия в росте и текущем приросте пропорциональны средним таксационным показателям соответствующих

категорий деревьев. Закон этот с небольшими колебаниями относительно среднего распространяется на древостой всех типов строения, на все древесные породы, в любых условиях произрастания. Генерализованные по сосновым лесам средней тайги Европейского Севера данные о возрастной динамике основных параметров древостоев представлены на рис. 53.



Рис. 53. Динамика среднего прироста, среднего увеличения запаса и изменения сортиментно-товарного состава лесов Европейского Северо-Запада РФ (по К. Куусела, 1997)

По иному изменяется с возрастом структура отдельных фракций не стволовой массы. Исследования А.А. Молчанова (1971) в сосняках под Обозерского позволяют сравнить динамику их фракционной структуры (табл. 17).

Таблица 17

Долевое участие некоторых элементов нестволовой фитомассы деревьев (мелких и крупных ступеней толщины) в процентах от массы их стволов в сосняках разного возраста.

Возраст древос- тов, лет	Ветви		Кора		Корни		Хвоя	
	мел- кие	круп- ные	мел- кие	круп- ные	мел- кие	круп- ные	мел- кие	круп- ные
53	14,0	8,0	41,0	13,0	17,0	9,0	8,8	7,0
105	12,0	5,6	13,0	10,0	23,0	9,6	5,8	5,0
150	9,5	7,7	9,3	8,5	19,0	9,3	4,3	3,0
260	6,0	10,0	1,0	10,0	10,0	7,0	10,0	10,0

Несмотря на определенные отклонения от нормального состояния, хорошо прослеживается снижение с возрастом доли хвои, ветвей и коры. Эти данные хорошо согласуются с исследованиями последних лет (Алексеев, Бердси, 1994; Усольцев, 2001).

7.5. Продуктивность насаждений

Благодаря долголетию господствующих в лесных БГЦ древесных растений, в них происходит накопление органического вещества. Прирост органики до высокого возраста старости превышает затраты на дыхание, на частичное изъятие из БГЦ отмирающей части органики. Благодаря этому в насаждениях как бы консервируются большие массы органического вещества и заключенной в нем энергии.

Наибольшая валовая продуктивность лесных БГЦ отмечается в дождевых тропических лесах, где масса ежегодно нарастающей органики оценивается 100 и более (200) т на га. Хотя приведенная в скобках величина явно преувеличена, все же продуктивность дождевых лесов в среднем на два порядка выше продуктивности наших бореальных (таежных) лесов. Интенсивность продуцирования органического вещества лесными фитоценозами бореальной зоны также довольно разнообразна (см. табл. 18).

Таблица 18

Запасы органического вещества и прирост в тундровых и лесных фитоценозах бореальной зоны (компиляция в обработке)

Природные зоны и подзоны Европейской части России	Запас органического вещества т/ га	Прирост органического вещества, т/ га
Тундра северная	8–12	1,0–1,5
Тундра южная	10,0–20,0	13–2,5
Лесотундра	16.– 80	2–4
Северотасяжные темнохвойные леса	30–120	3,2–5,0
Среднетасяжные темнохвойные леса	100–245	4,3– 6,5
Южнотасяжные темнохвойные леса	230–350	7–11,5
Смешанные хвойно- широколиственные леса	330–500	10–15

Текущий (годовой) прирост дерева или древостоя представляет собой величину, на которую изменились показатели этих дерева или древостоя за год их жизни. Точное измерение величины изменения таксаци-

онных показателей дерева за год весьма проблематично. Еще сложнее определить точно прирост древостоя. Это достаточно небольшие величины, сопоставимые с значениями точности расчетов. Поэтому для иллюстрации темпов роста используют показатель текущего прироста за 5 или 10 лет (текущий периодический прирост). Для оценки роста древостоев используют показатели прироста по высоте, по диаметру на высоте груди, по объему (запасу) фитомассы.

Рост древостоев протекают иначе, чем рост отдельного дерева. В то время, как дерево ежегодно увеличивается в объеме, в древостое, состоящем из множества деревьев, одновременно происходят два противоположно направленных процесса. Большинство деревьев последовательно увеличивает свои объемы. Часть же деревьев прекращает свой рост, гибнет и идет в отпад. В итоге постепенно увеличивающегося отпада общий запас древостоя с какого-то момента начинает постепенно уменьшаться на величину, оцениваемую как разница между приростом живущих, с одной стороны и опадом с живущих вместе с отпадом гибнущих (отторгаемых сообществом) деревьев, с другой. Вычислить точно это балансовое значение изменений запаса древостоя также весьма сложно.

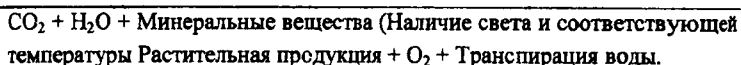
По сравнению с работой других компонентов БГЦ, биогеоценотическая деятельность фитомассы имеет наиболее сложный, многосторонний характер. Она складывается из нескольких биологических процессов – ступеней (Дылис и др., 1964):

- поглощение фитоценозом из других компонентов БГЦ разнообразных веществ и энергии и синтез из них органических веществ;
- выделение в окружающую среду продуктов жизнедеятельности (O_2 , CO_2 , H_2O и др.), а также части захваченной организмами энергии в процессе дыхания, транспирации и других выделений;
- возврат части поглощенных веществ и энергии через опад, а также разложение отмирающих органов и отпада отмирающих организмов;
- трансформация свойств и состояний других компонентов БГЦ через явления роста тел растений.

Таким образом, произведенная ФТЦ фитомасса – в каждом случае представляет собой результирующую величину многих разнонаправленных процессов. В каждом случае произведенная (ассимилированная) фитомасса представляет собой продукцию фитоценоза. От фотосинтеза зависит не

только количество, но и качество урожая – т.е. величина и структура фитомассы. На организменном уровне продукты фотосинтеза идут на поддержание жизнедеятельности древесного организма и на рост различных его частей. Поскольку среди многих жизненных функций организмов есть еще размножение, значительная часть ассимилятов может быть направлена на формирование плодов, семян, в ущерб приросту древесной массы (Веретенников, 1987).

В уравнение продукции входит не только сырье, необходимое для фотосинтеза, но также ряд минеральных элементов. В создании продукции участвует много биологических реакций. В обобщенном виде этот процесс изображают следующим образом (по Р. Риклефсу; 1979):



Учитываемые на тот или иной временной период запасы фитомассы в древостое будут представлять нетто-продукцию древостоя на этот период – величину, получаемую как разницу между постоянно и ежегодно продуцируемой массой органики и так же последовательно и ежегодно отторгаемой насаждением (отмирающей) массой отпада и опада – мертвой массой органического вещества. Соотношение между этими элементами продуцирования насаждений на примере сосняков Южной Финляндии показано на рис. 54.

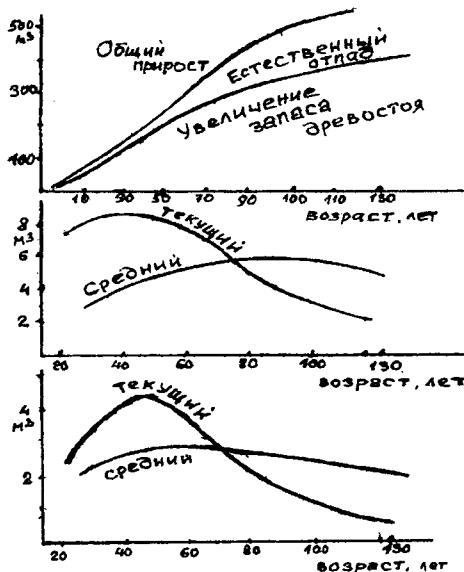


Рис. 54. Ход роста естественного сосняка брусничного в Южной Финляндии (по К. Куусела, 1998): а – соотношение общего прироста и отпада; б – общий прирост стволовой массы; в – ход увеличения наличного запаса

Известно, что лесоводство строится на применении ряда приемов регулирования структуры и состава древостоев. Такое регулирование открывает возможности для маневра составляющими продуктивность элементами фитоценоза во времени. Регулирование структуры популяций и их соотношений в эдификаторном ярусе может быть эффективным, если хорошо известны закономерности роста фитоценоза, если известны «траектории» изменений численности и массы накапливаемого органического вещества, траектории динамики среднего и текущего прироста в древостое. Известно, что для выбора тактики регулирования состава и густоты древнего яруса важно знать период выравнивания кривых текущего и среднего приростов (точнее возраст, в котором они пересекаются). Со временем пересечения этих кривых связывают достижение в сообществе максимума прироста органики, период так называемой количественной спелости древостоев. В этот период в древостое отмечается максимальная нетто-продуктивность.

В обобщенном виде динамика нетто-продукции (продуктивности) лесного фитоценоза может быть представлена в виде следующей схемы (рис. 55), где находят отражение кривые изменения с возрастом значений не только продуцирования массы органики (с нарастающим

итогом), но также значений расхода — дыхания хвой, дыхания древесной части древостоя.

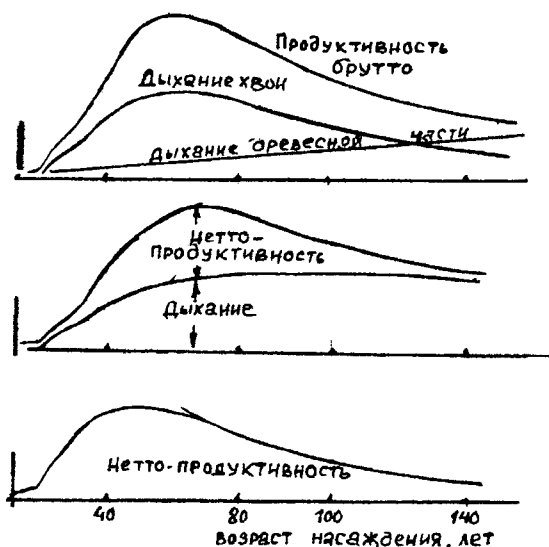


Рис. 55. Общая биологическая продуктивность и дыхание в лесном БГЦ (общая принципиальная схема по К. Куусела, 1998).

Согласно представленной схеме (рис. 55), чистая продукция в ФТЦ складывается как разность между общей ассимилированной массой вещества, с одной стороны, и суммой величин дыхания хвои и древесной массы древостоя, с другой. У хвойных древесных сообществ увеличение продуктивности хвои и нарастание дыхания идут параллельно. Максимум, в зависимости от траектории развития ценоза, отмечается в конце III – в середине IV класса возраста. Дыхание древесной массы древостоя медленно увеличивается в течении всего периода его поспевания.

Экологический эффект в любой пищевой цепи определяется эффективностью трех главных ступеней в потоке энергии: **эффективности эксплуатации энергии, ассимиляции продукции фотосинтеза и эффективности чистой продукции.** В лесном биогеоценозе эти ступени могут быть отражены следующей схемой:

$$1. \text{ Эффективность использования } = \frac{\text{Продукция фотосинтеза}}{\text{Поглащенная солнечная энергия}}$$

$$2. \text{ Эффективность ассимиляции } = \frac{\text{Ассимилированная фитомасса}}{\text{Продукция фотосинтеза}}$$

$$3. \text{ Эффективность чистой } = \frac{\text{Чистая продукция (прирост фитомассы)}}{\text{Ассимилированная фитомасса}}$$

$$4. \text{ Эффективность } = \frac{\text{Общая ассимилированная фитомасса}}{\text{Поступившая в БГЦ солнечная энергия}}$$

$$5. \text{ Экологическая } = \frac{\text{Чистая продукция}}{\text{Поступающая солнечная энергия}}$$

Приведенные данные по соотношению величин прироста и потерь на дыхании в различных условиях показывают, что повысить продуктивность насаждения можно либо увеличивая продукционные возможности ассимиляции (повышая объем фотосинтеза), либо снижая массу дыхания, главным образом, сокращая потери органики в виде отпада и опада. Соотношение значений прироста и потерь на дыхание, опад и отпад на примере сосняков черничных в районе ст. Обозерской показаны на рис. 56.

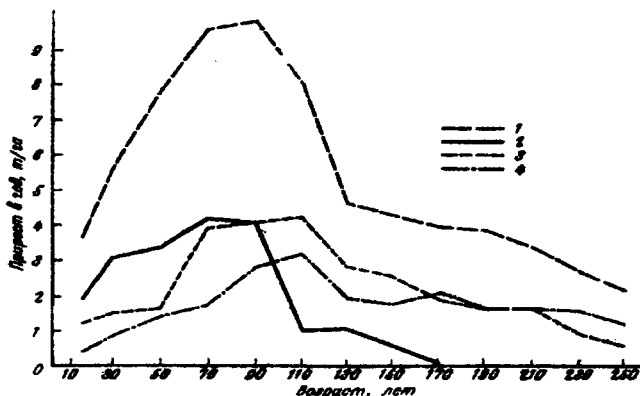


Рис. 56. Годичная продуктивность органической массы в сосняке черничном (Архангельская область, по А. Молчанову, 1971): 1 — общая органическая масса за год в древостоях разного возраста; 2 — растущая древесина за год; 3 — опад недревесной органической массы за год; 4 — опад древесной массы

Согласно приведенным экспериментальным данным по лесам бореальной зоны, единственно реальным путем снижения объемы дыхания остается включение в систему хозяйствования рубки промежуточного пользования — рубки ухода. Таким образом повышение нетто-продукции насаждений может быть обеспечено на пути повышения интенсивности ведения хозяйства. Требуется комплекс мер по оптимизации структуры насаждений, обеспечивающих более высокую листовую массу древостоев и увеличение соответственно объема фотосинтеза. Одновременно требуется своевременное сокращение отпада — т.е. систематическое изъятие из древостоя отмирающих и угнетенных деревьев. В системе лесоводства эти меры технологически адекватны. С успехом они решаются на путях совершенствования структуры создаваемых насаждений при лесовозобновлении, а также совершенствования систем промежуточного пользования — систем рубок ухода. Заслуживает внимания в этом отношении финляндская стратегия лесовыращивания, предполагающая систему регулярных разреживаний древостоев, начиная с 40 летнего их возраста

Не менее убедительны сведения о тесной взаимозависимости в древостоях прироста, опада, отпада, а также общей продуктивности материала табл. 19, также позаимствованные из книги А.А. Молчанова (1971).

Суммарный отпад запаса и общая продуктивность древесины
в сосняках черничных под ст. Обозерской (по А. Молчанову, 1971)

Структура древесной массы, м ³	Возраст, лет					
	40	60	80	100	120	140
Периодический отпад	14,6	14,8	23,6	53,0	68,1	68,0
Общий отпад с нарастающим итогом	14,6	29,3	53,0	106,0	175,0	243,0
Наличная растущая масса древесины	90,5	163,5	249,0	311,0	355,0	384,0
Общая продуктивность	108,0	193,0	302,0	417,0	530,0	627,0

Структура древесной массы, м ³	Возраст, лет					
	160	180	200	220	240	260
Периодический отпад	58,2	57,6	50,3	29,5	18,8	15,2
Общий отпад с нарастающим итогом	301,0	358,5	408,0	438,0	457,0	472,0
Наличная растущая масса древесины	398,0	396,0	387,0	372,0	376,0	376,0
Общая продуктивность	699,0	754,0	795,0	817,0	833,0	848,0

Как следует из рис. 56 и табл. 19, периодический отпад увеличивается до возраста поспевания (до возраста технической спелости), после чего он довольно быстро сокращается. Общий отпад возрастает постоянно, т.к. — это отпад с нарастающим итогом. Наибольшее его увеличение фиксируется начиная с возраста спелости. Общая продуктивность древостоев в сенильной стадии более чем в два раза превышает наличный запас. В возрасте технической спелости общая продуктивность (производительность) выше наличного запаса на 65–70 %.

Важно подчеркнуть, что в фитомассу растений переходят не все сахара (первичный продукт фотосинтеза). Как уже отмечалось при рассмотрении закономерностей дыхания некоторое количество их окисляется и высвобождается. Эта часть энергии фотосинтеза тратится на поддержание других жизненно необходимых функций организма. Движение энергии через сообщество зависит от эффективности большой совокупности процессов, с которой организмы потребляют пищевые ресурсы и превращают их в биомассу. Эта эффективность называется эффективностью пищевой цепи или экологической эффективностью. Показатели экологической эффективности лесного ценоза зависят как от биологии организмов, от их физиологических характеристик, так и от внешних экологических факторов и взаимоотношений организмов со средой.

В соответствии с международной биологической программой термин «продуктивность» должен употребляться лишь в самом общем смысле для

обозначения свойств растительного сообщества (отдельных ценопопуляций, видов) продуцировать органическое вещество. По мнению А.Г. Воронова (1973) следует отказаться от использования термина «продуктивность» для обозначения систем величин, характеризующих продукцию растительных сообществ или популяций отдельных видов. Для обозначения конкретных числовых показателей должен использоваться термин «продукция» веществ, как по отношению к биогеоценозу, так и по отношению к популяции. Необходимо различать следующие конкретные количественные показатели продукции: общую первичную продукцию (Побщ), чистую первичную продукцию – прирост (Пч), продукцию веществ опада (Поп), продукцию веществ, используемую гетеротрофным организмами (Пг), продукцию веществ используемую на дыхание и процессы роста автотрофных организмов (Пд). Связь между этими величинами отражает формула:

$$\text{Побщ} = \text{Пч} + \text{Поп} + \text{Пг} + \text{Пд}.$$

Поскольку энергия проходит в БГЦ целую цепь преобразований: от одного компонента к другому, каждый раз частично теряясь (энтропия), есть необходимость различать несколько ступеней продукции этой энергии. Необходимо также условиться о едином понимании ряда эколого-энергетических терминов. При различных расчетах и сопоставлениях продуктивности БГЦ лучше использовать терминологию, принятую на международном уровне, например исследовательской программой МБП (международная биологическая программа).

Общая масса органического вещества (Total organic matter) – живое и мертвое вещество в биогеоценозе (экосистеме). **Биомасса** (Biomass) – общее количество органического вещества в биогеоценозе, за исключением мертвого вещества, не являющегося частью живых организмов, накопленного к данному моменту. Биомасса биогеоценоза складывается из биомасс популяций видов, образующих сообщество. **Масса неживого органического вещества** (Non living organical matter) – общее количество мертвых органических веществ (опад, подстилка, трупы животных), не являющихся больше частью живых организмов.

Общая первичная продукция (Gross primary production) – суммарное увеличение (приращение) биомассы сообщества (популяции) за единицу времени (год, вегетационный период, сутки) на единицу площади

(га, м), включая вещество затраченное на дыхание и процессы роста, а также количество вещества опада и вещества, отчужденного гетеротрофными организмами.

Первичная продукция (Primary production) растительного сообщества (БГЦ, популяции вида) – прирост органической и неорганической массы растительного сообщества (БГЦ, популяции вида) за единицу времени на единице площади с включением вещества, использованного гетеротрофными организмами и вещества, выделяемого корнями и наземными частями растений, но за вычетом трат на дыхание и процессы роста.

Чистая первичная продукция нетто-продукция (Net primary production) растительного сообщества (БГЦ, популяции) – фактическое приращение биомассы (прирост) за определенный промежуток времени на единицу площади, т.е. общая первичная продукция растительного сообщества или

популяции вида за вычетом вещества, используемого гетеротрофами, вещества, используемого на дыхание и процессы роста и веществ, выделенных корнями и наземными органами растений и животных. Соотношение между этими видами продукции выглядит следующим образом (рис. 57).

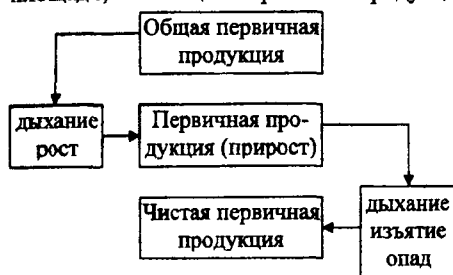


Рис. 57. Схематическое соотношение между видами продукции в БГЦ

Опад – отмершая первичная продукция (Litter fall) количество органического вещества растений, отмершего в течении определенного времени и в наземной и подземной частях сообщества за единицу времени на единицу площади, занимаемой БГЦ.

Отпад (Timber fall) – часть опада, обозначающая отмершие деревья также за определенное время на единицу площади. В эту категорию включают обычно кроме сухостоя, бурелом, ветровал, валежник.

Все величины биомассы и продукции выражают, как уже отмечалось, в единицах сырого или абсолютно сухого веса (кг, ц, т) и единицах энергии (кал, джоуль) на единице площади за вычетом или без вычета золы. При необходимости эти величины можно определять отдельно по породам, составляющим древостой, по ярусам, по поколениям по структурным частям

популяций, по фитоценотическим группам организмов и т.п. Синонимом биомассы в лесных фитоценозах является запас биомассы (фитомассы).

Кроме абсолютного запаса фитомассы в ценозе или ценопопуляции в хозяйственных целях иногда выделяют следующие категории продукции:

а) **общий (валовый) запас хозяйственно ценной массы, накопленной за весь период существования фитоценоза (по возрасту древостоя) например, – запас произведенной ФТЦ древесной массы;**

б) **полезный запас фитомассы, ценной в хозяйственном отношении и которая может быть использована при данных уровнях эксплуатации. Синонимом последнему являются производительность, годичный прирост, урожайность;**

в) – **валовая продукция ценная в хозяйственном отношении фитомассы;**

г) – **полезная продукция ценной в хозяйственном отношении фитомассы – та часть фитомассы которая может быть использована при данных способах эксплуатации. Напомним, что лесохозяйственный урожай древесной массы формируется главным образом за счет камбиальной деятельности ствола дерева.**

Каждый БГЦ характеризуется своими определенными параметрами продукции. При прочих равных условиях лесные фитоценозы отличаются большей продуктивной способностью, чем все другие. Чем энергичней и больше в ФТЦ накапливается фитомасса: тем выше их производительная роль, тем активней проявляется его главная биосферная функция.

Масштабы, ритм и результативность биогеоценотической «работы» фитоценозов в природе варьирует в очень широких пределах. С одной стороны они зависят от биохимических свойств и биофизических свойств самой фитомассы ФТЦ. Эта работа сильно варьирует в зависимости от видового состава, преобладания жизненных форм, возрастной структуры популяций, стадий онтогенеза. С другой стороны она связана с другими компонентами БГЦ. Имеют значение количество и качество, а также ритмика прихода солнечной энергии, количество и ритмика прихода влаги. Отсюда зональные провинциальные различия в работе фитоценозов.

Основную часть лесного фитоценоза составляет древесная растительность. Доля последней в запасе живого вещества лесного ФТЦ колеблется от 53 до 99 %. На массу травянисто-кустарничковой растительности

приходится 0,3–47 %, мохово-лишайниковой – 07–32,0 %. Еще меньше участие массы грибной флоры и водорослей. Высокая изменчивость участия главных составляющих в общей фитомассе насаждений обусловлена прежде всего биологией эдификаторного вида, возрастной стадией эдификатора, а также географически.

Имеют значение различия в почвенно-гидрологических условиях местообитаний. С продвижением в высокие широты в составе фитомассы насаждений возрастает участие массы растений нижних ярусов (живого напочвенного покрова), массы лесной подстилки. С продвижением высокие широты в общей фитомассе насаждений будет увеличиваться доля подземных органов. При прочих равных условиях на соотношение массы главных компонент насаждения оказывает влияние структура полога, состав пород древесного яруса, наличие подроста и подлеска, степень сомкнутости ярусов.

Участие древесной растительности в фитоценозах тайги при прочих равных условиях увеличивается с возрастом доминанта и субдоминантов. В местообитаниях одного типа самое низкое ее участие на вырубках с лесовозобновлением, самое высокое – в высоковозрастных спелых высокосомкнутых насаждениях из хвойных пород. При одинаковых прочих условиях более продуктивными оказываются ценозы с одновозрастными древостоями. Насаждения с большими значениями полноты и сомкнутости оказываются более продуктивными по сравнению с менее полными и менее сомкнутыми.

Небольшая примесь к породе эдификатору сопутствующей породы обеспечивает нередко повышение запасов фитомассы сообщества. В пределах одного биологического района продуктивность насаждений увеличивается по градиенту улучшения эдафотопы. В таежной зоне более продуктивными оказываются насаждения в кисличном и разнотравном типах условий произрастания. От этого типа местообитания показатели продуктивности снижаются как в сторону повышения дефицита влаги, так и в сторону ее избытка.

Важным показателем производительной деятельности БГЦ является характер распределения его фитомассы в объеме сообщества. Массу синтезированного растениями органического вещества (продукция ФТП) оценивают единицами веса, объема и поверхности. Кроме того для фитомассы любого ФТП, в т.ч. для лесного присущи свои калорийность, химизм, обводненность, зольность.

При рассмотрении продуктивности насаждений общая фитомасса ФТЦ прежде всего разделяется на надземную и подземную части. Эти части не просто различные пространственные компоненты одной системы. Они различаются функционально. Надземные органы представляют собой своеобразные накопители углерода. Подземные органы – скорее акцепторы (поглотители) минеральных веществ и воды с выделениями различных продуктов обмена клеток корней с почвой.

В надземной части лесного ФТЦ различают **стволовый, скелетно-крупный и фотосинтезирующий** элементы. Соотношение этих элементов – важный признак структуры и свойств ФТЦ и БГЦ в целом. В фитоценозах листопадных лиственных пород фотосинтезирующий аппарат однолетний, в хвойных – (за исключением лиственничников) – многолетний. Соотношение между отдельными фракциями массы не остается постоянным с изменением возраста эдификаторного яруса, с общим изменением запасов накопленной органики в БГЦ.

О структуре общей фитомассы лесного ФТЦ можно судить по рассмотренной подробно выше структуре 140 летнего ельника черничного (см. раздел «Древостой»). Иное соотношение между компонентами насаждения складывается в молодом 45 летнем сосновом насаждении в Тайбольском лесничестве на Кольском полуострове (табл. 20).

Доля живого органического вещества в лесных БГЦ сильно изменяется в зависимости от географических (климатических) условий и эдафической среды местообитаний. В лесах умеренного пояса самая высокая представленность живого вещества (90 и более %) будет иметь место в наиболее продуктивных местообитаниях, где благодаря активному биологическому круговороту отмирающая часть органики быстро утилизируется и вовлекается в пищевые цепи. Значительно меньше доля живой массы будет в ценозах с бедными почвами. Здесь накапливается мощная лесная подстилка.

В составе живой фитомассы лесных фитоценозов доминирующее положение занимает древостой. Доля его, в зависимости от климатических, эдафических условий, а также от биологии пород – лесообразователей, может колебаться в таежных условиях от 35–до 90 и более %. На долю живого напочвенного покрова может приходиться, соответственно от единиц до нескольких десятков процентов. Больше всего развит напочвенный покров в биогеоценозах северной тайги и притундровой подзоны в заболоченных ме-

стообитаниях; очень слабо развит живой покров в сомкнутых хвойных насаждениях – кисличного типа местообитания (мертвопокровные ельники).

Таблица 20

Структура фитомассы в 45-летнем сосняке брусничном

Элементы фитомассы	Распределение фитомассы компонента по элементам тонн. абсолютно. сухого. вещества на 1 га/ %			
Общая фитомасса	88,1/100			
Живое вещество	68,1/77,3			
Мертмасса	20,0/22,7			
Общая фитомасса		88,1/100		
Надземная часть		76,0/86,2		
Подземная часть		12,1/13,8		
Живая фитомасса			68,1/100	
Надземная часть			60,2/88,4	
Подземная часть			7,9/11,6	
Общая надземная фитомасса	76,0/100			
Древостой	59,6/78,4			
Кустарн, подрост	0,7/ 1,0			
Напочв. покров	2,2/2,9			
Подстилка	13,5/17,7			
Живая надземная фитомасса		61,1/100		
Древостой		58,0/95,0		
Подлесок, подрост		0,2/0,3		
Напочв. покров		2,9/4,7		
Общая подземная фитомасса			18,9/100	
Корни древесных растений			13,9/73,5	
Корни подроста, подлеска напочвенного. покрова			5,0/26,5	
Мертмасса общая			15,7/100	
Древостой			0,4/2,0	
Напочв. покров			0,3/ 1,5	
Лесная подстилка			13,5/86,5	
Корни			2,0/10	
Древостой (надземная часть)				59,6/100
Стволовая древесина				48,1/80,7
Ветви				7,2/12,2
Сучья				0,8/1,1
Хвоя				3,52/6,0

В массе мертвого органического вещества доминирующее положение занимает обычно лесная подстилка. Однако нередко на первое место в распределении может выходить отпад (валежник, сухостой). В некоторых случаях может отмечаться высокое участие массы сухих сучьев. Как уже отмечалось масса лесной подстилки накапливается обычно в БГЦ эдафически бедных местообитаний. Среди массы наземного органического вещества доминирующее положение принадлежит древостою. Далее в порядке убывания идут лесная подстилка, живой напочвенный покров, подрост и подлесок. В подземной части основная масса приходится на живые корни (70–87 %)

Подобно общей биомассе, подобно биомассе живого вещества в лесных БГЦ сильно варьирует структура древостоя. В зависимости от указанных ранее факторов, доля стволовой массы может колебаться от 40–50 до 80–85 %. Приведенные в таблице 20 материалы в этом отношении отличаются от усредненных по таежным лесам (Родин, Базилевич, 1981) и даже от усредненных по северотаежным и притундровым лесам. В условиях тайги приближенная доля средних значений участия стволовой древесины в фитомассе древостоя колеблется примерно от 45 до 60 %; доля крон – от 12 до 35 %; доля корней – от 11 до 22 %.

Продуктивность насаждений поддается регулированию. Лесоводы располагают большими возможностями управления продуктивностью насаждений посредством регулирования структуры полога. Однако применение этих приемов требует хороших знаний закономерностей развития лесных биогеоценозов. Большие возможности открываются для лесовода по регулированию соотношения общей и хозяйственно ценной фитомассы, между продуктивностью и производительностью БГЦ. В данном случае под «продуктивностью» понимается реально снятый урожай древесной массы, а под «производительностью» валовая продукция биогеоценоза. В лесоводстве разработана целая система мероприятий по повышению как продуктивности, так и производительности лесных насаждений. Для повышения последней требуется поднимать продуктивность, а также повышать уровень использования произведенной продукции.

8. ПОЧВА В СОСТАВЕ ЛЕСНОГО БИОГЕОЦЕНОЗА

Одним из главных компонентов лесного БГЦ является почва. Почва вообще по современным представлениям – это в высшей степени сложная, нелинейная и чрезвычайно вариабельная система, слагаемая из бесконечного множества разнообразных химических, биологических явлений. Организационная сложность и многокомпонентность обеспечивают ей динамичность, невозможность перехода в статическое состояние. На современном уровне знаний (Таргульян, Герасимова, 2000) почва на планете предстает в нескольких новых свойствах:

- это сложная континуальная природная система, непрерывно динамичная во времени, вертикально и латерально анизотропная в пространстве;
- это своеобразный интерфейс и продукт взаимодействия других природных систем (атмо-, лито-, гидро-, биосфера) – факторов почвообразования;
- это своеобразная оболочка планеты со своими разнообразными функциями – обратными связями с окружающей средой и человеческим обществом;
- это сложная иерархически организованная система, по структуре и функционированию требующая необходимости применения адекватных этой системе методов исследований.

Весьма интригующим представляется предположение о том, что жизнь в свое время зародилась не в океане, а в почвенной среде (Таргульян, Герасимова, 2000). В числе убедительных доводов в пользу этого ученые приводят предположения того, что глинистые минералы по своей природе лучше всего подходят на роль матриц при синтезе и тиражировании первичных биологических молекул.

Перечисленные, не вполне пока осмысливаемые на уровне обыденности аспекты в свойствах почвы наибольшее выражение обещают приобрести в сфере познания природы лесных экосистем, поскольку здесь наиболее очевидна многоплановость почвы. Именно здесь, при максимальной продукционной способности лесных БГЦ контролирующая круговорот вещества функция органогенного слоя почвы получает самые убедительные подтверждения.

В лесном насаждении (биогеоценозе) почвы выполняют разные функции. Для биогеоценолога она предстает во многих ипостасях:

- как субстрат для жизнедеятельности и проявления жизненных функций растительности. Как известно, в почве размещается основная масса корней; она является ризосферой;
- как механическая опора для древесных и других растений леса, главная механическая составляющая конкретного местообитания;
- как среда обитания многих видов животных и микроорганизмов, со специфическим набором экологических свойств;
- как своеобразный резервуар (кладовая) питательных веществ для растительности и животного населения;
- как хранилище (своеобразный банк) спор, семян некоторых видов растений и их источник;
- как буфер по отношению к вредным веществам, попадающим в биогеоценоз;
- как резервуар и источник влаги, важнейшего транспортера мигрирующего в экосистеме вещества, теплоносителя, носителя информации многочисленных процессов;
- как стабилизатор теплового, воздушного влажностного режимов ризосферы и нижних слоев приземной атмосферы.

Почва лесного БГЦ состоит из твердой, водной и газовой составляющих. Каждая из них имеет важное значение и причастна к определенным процессам функционирования БГЦ. Почвенная вода обеспечивает снабжение влагой корней растений и почвенную фауну. Для многих представителей микрофлоры почвенная вода является средой обитания. Роль влаги в почве в большой мере определяется другими экологическими факторами, прежде всего наличием кислорода и теплообеспеченностью. В свою очередь количество влаги ее фазовая структура зависят от климата, а также от механического состава почвы. В условиях Севера при дефиците тепла избыток влаги в почве – фактор отрицательный. Чаще всего избыток воды – показатель недостатка не только тепла, но и дефицита кислорода в почве. В условиях хорошей теплообеспеченности вода почвы может выступать фактором, ограничивающим функционирование БГЦ.

Весьма существенна роль почвы, как физического субстрата для древесной (прежде всего) растительности. Именно через физическую суб-

станцию конкретной почвенной разности осуществляется пространственная локализация лесного БГЦ, реализуется его функциональная сущность в тех или иных условиях среды. Почва формирует многие физические параметры подземных органов лесной растительности. С ней связана устойчивость деревьев при неблагоприятных метеорологических условиях.

В ряде случаев неблагоприятные условия для произрастания древесной растительности складываются вследствие неразвитости ризосферы. Существенное влияние может оказывать мощность почвенного слоя. Обычно под мощностью почв понимается не только собственно почвенные горизонты, но также та часть материнской горной породы, которая могут нормально функционировать корни растений. Лесорастительный потенциал с этой стороны отражает следующее разделение почв по мощности корнеобитаемого слоя (табл. 21).

Таблица 21

Деление почв по мощности корнеобитаемого слоя (по Е.Мигуновой, 1993).

Подтип почвы	Мощность ризосферы, см		Типы местообитаний
	Гигротопы		
	влажные	сухие	
Примитивные	< 10	< 20 (40)	нелесопригодные
Маломощные	10-30 (40)	20-40 (60)	А,В – бедные и относительно бедные
Среднемощные	30-60 (80)	40-80 (100)	В,С – относительно бедные и относительно богатые
Мощные	> 60(80)	> 80(100)	С,Д – относительно богатые, богатые

Мощность почв – хорошо выраженный географический их признак, а также признак генетический. При прочих равных мощность почвы тем выше, чем она старше исторически, эволюционно. Чем благоприятней климатические условия, тем интенсивней процессы почвообразования, тем развитей почва.

Широко распространены в азиатской части Севера – мерзлотные почвы. Ризосфера здесь не получает развития вследствие близкого залегания промороженного грунта. Существенно, что уровень залегания мерзлоты здесь не остается постоянным во времени. Холодный экран мерзлоты является не только физическим, но и физиологическим препятствием для

жизнедеятельности корней. Тем не менее, более чем на половине зоны распространения вечной мерзлоты произрастают лиственничные и кедровостланниковые, еловые и елово-березовые леса. Этот феномен давно привлекает внимание исследователей.

Общезвестна связь формаций преобладающих пород с почвообразующими породами. Всем лесоведам известно, что сосна тяготеет к пескам и супесчаным почвам, ель – к суглинистым и глинистым, лиственница – к почвам, образующимся на карбонатных горных породах, дуб – к лессам. В свою очередь в лесах каждой формации существуют связь насаждений разных типов БГЦ с типами условий произрастания: каждый тип местообитания с наиболее присущей характеристикой БГЦ характеризуется определенными почвенно-гидрологическими условиями. Прекрасной иллюстрацией последнего может служить известный перечень свойств, выделенных в европейской тайге 5 характерных типов местообитаний ельников (Сукачев, 1930):

1. преимущественно средне- и сильноподзолистые почвы различного механического состава с менее развитым (по сравнению с другими типами) накоплением грубого гумуса. Почвы в различной степени покрыты преимущественно блестящими мхами; хорошо дренированы. К таким почвам приурочены ельники зеленомошные, характеризующиеся средними для региона продукционными свойствами;

2. торфянистые почвы, преимущественно глинистые и суглинистые с среднеразвитой грубогумусовой подстилкой и мощным покровом из мхов (кукушкин лен), менее дренированные, приуроченные к слабопокатым склонам и равнинам. Преобладают ельники долгомошные с пониженной, относительно зеленомошников продуктивностью;

3. торфянисто-глеевые и торфяно-глеевые почвы с наиболее мощной торфянистой грубогумусовой подстилкой и моховым покровом из сфагнумов; на плоских равнинах слабо дренированы. В этих случаях на вогнутых водоразделах наблюдается слабо выраженный поверхностный сток. К почвам этого типа приурочен ельник сфагновый. Сюда же следует отнести широко распространенные в северной тайге ельники хвощевые, хвощево-сфагновые, соко-сфагновые. Для всех этих типов БГЦ характерна самая низкая продуктивность. Лимитирующим фактором выступает упомянутый выше дефицит кислорода в почве;

4. торфянисто-перегнойно-глеевые почвы с различно выраженной грубогумусной подстилкой; избыточно увлажненные проточными водами (долины малых рек и ручьев). Преобладает ельник травянистый (травяной). Насаждения этих типов характеризуются одной из самых высоких производительностью.

5. перегнойно-карбонатные, скрыто-оподзоленные и подзолистые почвы с развитой подстилкой, преимущественно мягкогумусной и мало-мощной грубогумусной; хорошо дренированные, развившиеся на карбонатных валунных отложениях или известняках. Это насаждения сложных (лещиной, с дубом, липой), а также мертвопокровных типов БГЦ. При прочих равных здесь отмечается наиболее производительные насаждения.

Потоки вещества и энергии на лесном участке через почву образует сложную систему (рис. 58). Характер складывающихся потоков веществ в этой системе отражает наиболее существенную сторону биологического круговорота биосферы в целом. Взаимодействия компонентов в комбинации «почва – лес – почва» лучше всего отражают главные свойства биосистем: целостность и диалектическое единство. Это насаждения сложной

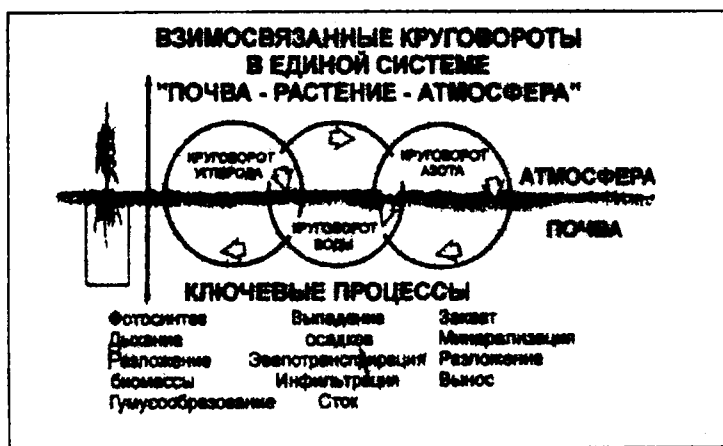


Рис. 58. Почва в системе «почва – растение – атмосфера»

С почвой связаны все компоненты лесного насаждения. Наиболее тесна эта связь у главного компонента леса – древостоя. Через древостой лес непосредственно связан не только с почвенными горизонтами, но и с

самой прарододой почвы (с почвообразующей породой). Корни многих древесных пород проникают глубоко в грунт, выходя за пределы собственно почвы. Нередко глубина ризосферы определяется уровнем грунтовых вод местообитания.

Ранее отмечалось, что с почвой напрямую связана продуктивность насаждений. Обобщенно эту закономерность можно представить следующими положениями:

1. субстраты богатые растворенными элементами питания, хорошо увлажненные, хорошо аэрированные, с хорошей теплообеспеченностью несут богатую растительность, насыщены большим разнообразием животных и микроорганизмов. В таких почвах идут интенсивные процессы водно-минерального и энергетического обмена между всеми средами и компонентами. На участках с такими почвами идет энергичное образование фитомассы, откладывается большая масса органического опада, идет активная утилизация последнего;

2. на почвах бедных, сухих и холодных формируются бедные растительные группировки – фитоценозы. Здесь небольшой опад с малой зольностью, очень слабо развиваются биологические процессы утилизации опада. Почвы холодные и мокрые способствуют накоплению органических остатков, поскольку минерализация органики здесь еще более заторможена. Такие почвы всегда имеют дефицит кислорода.

По свойствам почвы можно судить не только о настоящем лесе, но также о его прошлом и будущем. Подзолистые почвы свидетельствуют о том, что климат в регионе умеренно холодный влажный, что на таких участках лучше всего будут произрастать насаждения хвойных пород. Появление признаков дерновых процессов будут показывать на изменение направления почвообразования на более благоприятное. С.В. Зонн (1954) дает следующую обобщенную схему (см. рис. 59) приуроченности типов леса к типам почв через элементы рельефа.

В разных регионах сегодня составлены конкретные, географически обусловленные, более детализованные схемы связей типов БГЦ с условиями рельефа и типами почв. Тем не менее представленная выше схема Сукачева не потеряла своей значимости. Она остается классической.

По представлениям физиологов питание древесных растений – это адсорбционный обмен ионами сосущими корнями и почвой. Ионы водорода выделяемой при дыхании угольной кислоты эквивалентно обмениваются на катионы необходимых для растений элементов питания. Количество активных ионов водорода в почве поддерживается также другими, выделяемыми растениями кислотами, а также кислотами, поступающими при помощи атмосферных осадков от разлагающейся лесной подстилки.

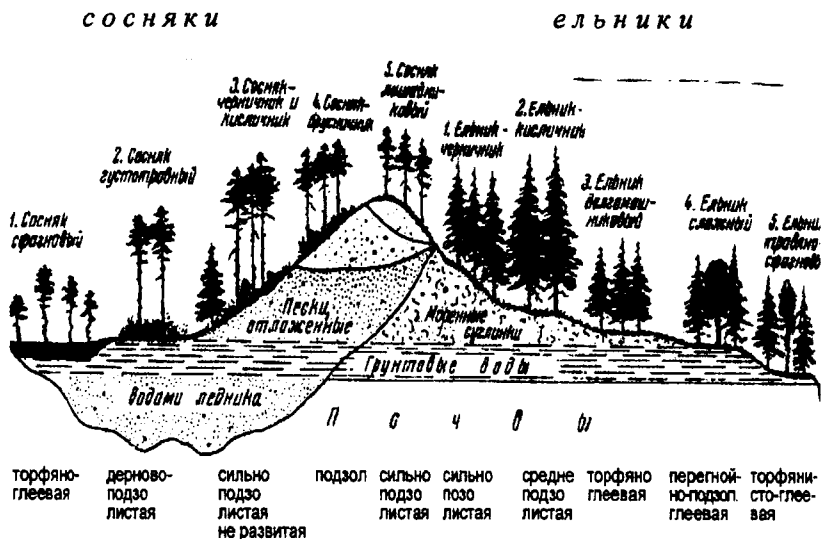


Рис. 59 . Схема связей типов сосняков и ельников с рельефом и почвами (по С.В. Зонну)

По представлениям биогеоценологов почва – биокосное тело, т.е. сложный комплекс из разнообразного живого вещества с сочетаниями нескольких форм мертвого органического и минерального субстратов. Важная составная часть почвы – живые организмы (почвенные животные, микроорганизмы и корни растений). Наряду с живым веществом в почве много мертвой органики – остатков растений и животных, а также продуктов их жизнедеятельности. Эта специфическая компонента представляет

собой своеобразное промежуточное состояние, как бы переход от живого вещества к косной материи (рис. 60).

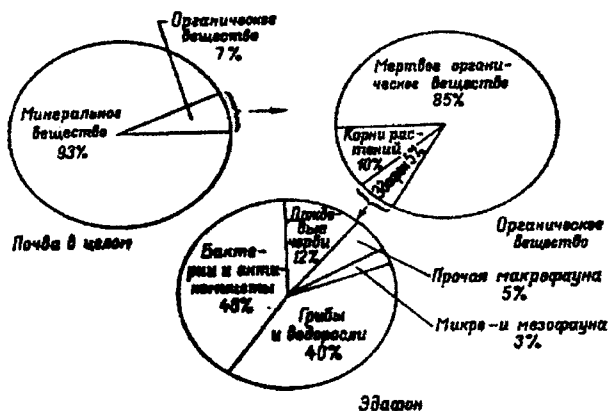


Рис. 60. Структура почвенного субстрата в лесном БГЦ (по Бауэру и Вайничке, 1971)

Согласно рис. 60, в почвах буковых насаждений Германии органическое вещество составляет около 7 %. На мертвую органику приходится 85 % этой массы. Животное население составляет всего около 5 % от общей содержащейся в почве органики. Остальное – корни растений. Масса животного населения представлена на 40 % высшими грибами и водорослями, на 40 % – бактериями и грибами аскомицетами. Микро- и мезофауна составляют в целом всего 3 %. На дождевых червей приходится 12 %, на прочую микро- и мезофауну – около 5 %.

Собственно косной (мертвой) частью почвы является только сама минеральная ее основа. Чтобы быть точным, заметим, что даже эта минеральная часть почвенного слоя чаще всего имеет также биогенное происхождение. Дело в том, что минеральную часть почвы представляют часто различные осадочные породы, прошедшие в свое время «обработку» живыми организмами либо непосредственно «произведенные» и накопленные живым веществом. То же касается пород метаморфического генезиса

Среди более «приземленных» и очевидных проявлений свойств почвы – ее исключительная по значимости роль главного поставщика и своеобразной кладовой ряда ресурсов, необходимых для функционирования живых компонентов леса. Именно почва ответственна за поставку в лесной

биогеоценоз воды, необходимых минеральных и органических веществ, а также газов. Обладая определенными физико-механическими свойствами, почва обеспечивает теплом и влагой функционирование корневых систем растений и почвенной фауны.

Лесная почва получает и трансформирует какую-то часть вещества, поступающего в БГЦ из атмосферы. Это могут быть разного рода пылевые частицы разного химического состава, а также газы. Особая роль принадлежит почвенному субстрату в улавливания столь необходимого для растений азота. Эту специфическую и исключительно важную роль в почве выполняет особая группа азотфиксирующих бактерий

Перечисленные почвенные ресурсы вступают во взаимодействие с растительностью, с животным населением, с микроорганизмами, атмосферой и претерпевают при этом разнообразные превращения. Часть их переходит в атмосферу (пыль, углекислый газ, тепло, пары воды), часть – в тела растений, животных, микроорганизмов (вода, минеральные вещества). Много элементов выносятся из почвы в подстилающие породы, в грунтовые воды, а через них – в соседние ландшафты или в реки и моря. Перемещения и перераспределения вещества и энергии здесь будут определяться многими свойствами почвы. Знание направлений и величин, а также состава этих потоков открывает лесоведам возможность управлять миграцией элементов, воды и энергии, а значит – регулировать главные метаболические процессы сообществ древесных растений.

Важно прогнозировать: какие вещества, в каком количестве, куда, с какой скоростью и с каким характером превращений выносятся из почв и куда, в какой последовательности они поступают. Управление потоками – путь к повышению потенциала почвенного плодородия – путь к повышению производительности лесных насаждений.

Вторая важнейшая функция почвы в лесном биогеоценозе – поглощение и переработка различных веществ и энергии, поступающих от других компонентов БГЦ, а также из смежных биогеоценозов. Наибольшая масса вещества поступает от «материнского» древостоя и от фитоценоза в целом. Эти поступления – названный выше опад, т.е. мертвые и отмирающие остатки растений и животных организмов, сосредотачивающиеся на поверхности почвы. Они обладают большим запасом энергии и зольных элементов, поскольку представлены высокомолекулярными веществами.

Связующим звеном между спадом органического вещества и собственно почвой – ее деятельным корнеобитаемым слоем является также упоминавшаяся выше лесная подстилка. Под лесной подстилкой понимается слой полуразложившихся и разложившихся органических веществ, накопившихся на минеральном субстрате почвы за многие годы. Некоторые почвоведы, лесоводы и биогеоценологи лесную подстилку включают в состав почвы. И они, по-видимому, правы: всякое разделение этих компонентов БГЦ (почвы и органической массы разлагающегося растительного опада) будет как бы искусственным, «насиленным» членением единой структурно-функциональной системы.. Другое дело, что роли в БГЦ собственно почвы и лесной подстилки настолько многообразны и существенны, что адекватно охарактеризовать их структурную организацию и функции в насаждении можно только при определенной их дифференциации. С учетом особо важной и специфической значимости лесной подстилки в лесных ценозах. В.Н.Сукачев первый предложил рассматривать это природное образование как самостоятельный компонент БГЦ. И у него тоже были на то основания. Подстилка представляет собой неплотный, но слежавшийся слой с разной степенью биологической переработки живым населением и грибами. Этот компонент ответственен за все биохимические процессы, протекающие на грани живого и мертвого в лесу. «...Без живого вещества не существует подстилки, а мертвое в ней не противостоит живому, а формирует тесно связанное целое, функциональное единство – систему...», утверждает Н.В. Дылис (1982). Таким образом свойства лесной подстилки – важнейшая характеристика БГЦ, определяющая все его функциональные параметры. С одной стороны это составная часть почвы, с другой – совершенно самостоятельный элемент, ответственный за многие функции БГЦ.

В зависимости от структуры насаждения и лесорастительных условий, которые определяют биологическую активность в органическом напочвенном субстрате, лесная подстилка может характеризоваться разными свойствами. В зависимости от соотношения в почвенном растворе гуминовых и фульватных кислот, С.В.Зонн выделяет четыре их основных типа: *гуматная* (высокое отношение гуминовых к фульвокислотам; *фульватная* (высокое отношение фульвокислот к комплексу гуминовых): *фульватно-гуматная* преобладание гуминовых кислот; *гуматно-фульватная* – преобладание фульватных кислот. Лесоводы, в зависимости от структуры и

свойств подстилок в насаждениях, различают три типа «гумуса»: **Муль** – мягкий (богатый растворенными формами элементов питания с нейтральной средой); **Мор** – грубый (бедный элементами питания с плохо разложившейся органикой, с кислой средой); **Модер** – средний по свойствам. От характера и свойств подстилки зависит лесорастительный потенциал местообитания, а значит и продолжительность, и качество будущего насаждения.

Преобразования вещества в лесной подстилке, закономерности формирования последней из растительного опада и связанные с этим энергетические и вещественные потоки – предмет особого большого разговора. Его удобней рассматривать специально, при более обстоятельном анализе роли почвы в функционировании лесных БГЦ. Отметим лишь, что процессы эти теснейшим образом связаны с жизнедеятельностью громадного по разнообразию и численности «почвенного населения», а также разнообразного состава грибной флоры, состава водорослей. Первое место по численности в хвойном лесу на подзолистой почве занимают бактерии, затем актиномицеты и микроскопические грибы. Среди бактерий преобладают неспорообразующие формы (Смоленцева, 1979). Очень бедны почвы лесных БГЦ азотфиксирующими бактериями. По массе, напротив, в лесных почвах доминирует животное население.

Важнейшим показателем почвы является ее химические свойства. Соединения химических элементов в почвах БГЦ – элементарная почвенно-химическая система. Известный почвовед Л.О. Корпачевский (Корпачевский и др., 1971, 1977) эту систему называет «...генетическим кодом биогеоценоза...». Совокупность химических свойств почвы играет роль своеобразного регулятора БГЦ, который способствует восстановлению его после разных нарушений и обеспечивает ту информацию, которая управляет сообществом через каналы прямой и обратной связи.

С химизмом почвенных условий связана потенциальная производительность насаждений. С совокупностью этих свойств связано проявление таких свойств древесных пород, как потребность в элементах питания и требовательность к богатству почвы. Химическая сущность свойства плодородия лесных почв определяются многими показателями. Первостепенное значение имеет обеспеченность ее подвижными формами элементов – биофилов (азотом, фосфором, калием, кальцием, магнием, серой и некоторыми другими). Имеет значение наличие микроэлементов. С обеспеченно-

стью почв элементами минерального питания связана зольность растений, содержание зольных элементов в лесном опаде, а значит — масштабы потоков в биологическом круговороте.

Химические свойства почв определяются кроме прочего химическим составом почвообразующих пород, масштабами выноса вещества, определяемых также условиями рельефа. В условиях подстиления кислыми силикатными породами в почвах усиливаются подзолообразовательные процессы; напротив, в почвах, сформировавшихся на карбонатных грунтах, со щелочной средой можно ожидать накопления перегноя, усиления дерновых процессов.

Древесные породы различаются интенсивностью поглощения их почвы элементов питания, количеством и составом корневых выделений, химическим составом растительных остатков и свойствами продуктов их разложения. Под воздействием веществ, вымываемых из лесной подстилки, изменяется весь комплекс свойств почвы. Под еловым лесом в иллювиальном горизонте почв повышается актуальная и обменная кислотность, под березняками и осинниками показатели кислотности снижаются. Под ельником особенно заметна убыль обменных щелочно-земельных оснований и подвижных полуторных окислов. Одновременно здесь фиксируется накопление кремнезема при снижении содержания железа, алюминия. В лиственном лесу аналогичные изменения выражены значительно слабее.

Как известно, производительность таежных лесов связана с насыщенностью лесного гумуса обменными основаниями. Наличие высоких запасов фитомассы в насаждении может свидетельствовать о высокой насыщенности почв основаниями. Продуктивность ельников, сосняков, лиственничников при прочих равных всегда выше там, где почвы развиваются на карбонатных породах. Этот закон может нарушаться только в условиях ослабленного дренажа, где в силу избытка влаги начинается процесс накопления торфа с усилением дефицита кислорода.

Химические свойства почв подвержены большим изменениям во времени. Особенно быстро может изменяться содержание в почвенных растворах азота, калия и фосфора. При нормальном состоянии в почвах регистрируют выраженную сезонную ритмику содержания элементов-биофилов: в частности повышение их в весеннее и раннее летнее время. Последнее связывают с увеличением возврата элементов при разложении и минерализации опада.

В большой степени ритмика потоков вещества зависит от климатических характеристик и прежде всего от теплообеспеченности. Имеет значение внутригодовая периодичность работы биоты. С учетом характера биогеохимического круговорота все ландшафты и стало быть — все почвы по предложению Б.Б.Полынова (1956) и М.А. Глазовской (1964) подразделяются на четыре типа: элювиальные, делювиальные, аллювиальные и аккумулятивные. Первые характерны для местообитаний с круговоротом автономного типа. Для делювиальных свойственна активная боковая миграция по склонам (круговорот транзитного типа). Аллювиальный тип свойственен для речных долин, логов и склонов с промывным типом увлажнения. Аккумуляцию вещества в результате жизнедеятельности олиготрофной растительности можно наблюдать в замкнутых заболоченных депрессиях, в западинах.

Учитывая большую значимость характера круговорота вещества в функционировании лесных экосистем, целесообразно дополнительно различать также типы биогеохимического круговорота промежуточного характера: элювиально-делювиальный, делювиально-аллювиальный, аллювиально-аккумулятивный.

Почва далеко не всегда остается однородной по площади, занимаемым биогеоценозом. Эта неоднородность в физических, химических свойствах обусловлена парцеллярной структурой растительности, разной степенью притенения поверхности почвы кронами и переработки корнями, неоднородностью микрорельефа, состава напочвенного растительного покрова. Наиболее значимы различия по парцеллам в верхних органогенных горизонтах, в частности в мощности, структуре и сложении лесной подстилки. Различия по участку в характеристиках других почвенных горизонтов обычно менее существенны и не проявляются так значимо. Различия в свойствах органогенных горизонтов почв на парцеллярном уровне обычно сохраняются ограниченное время. Более продолжительными оказываются различия в свойствах ниже располагающихся генетических горизонтов.

В общих чертах свойства почв лесных биогеоценозов характеризуются высокой консервативностью, в сравнении со свойствами растительных группировок. Известно, что рубки леса надолго и радикально меняют характер растительного покрова на участке биогеоценоза. В то же время основные свойства почв меняются мало. В этом заключается глубокий лесоводственный смысл особенностей связи лесной растительности с почвами.

9. ЖИВОТНОЕ НАСЕЛЕНИЕ ЛЕСНОГО БИОГЕОЦЕНОЗА

Сложные взаимоотношения складываются в лесных сообществах между растительностью и животным населением. С позиций лесоводства наибольшее значение имеет участие животных в «узловых» блоках превращения веществ и энергии, участие животных в важнейших жизненных процессах организмов – эдификаторов и субэдификаторов. К числу таких узловых моментов следует отнести явления того или иного участия живых организмов в размножении растений (опыление, распространение семян, спор и других зачатков организмов); явления обострения межвидовой и внутривидовой конкуренции и усиления «жесткости» естественного отбора, реализуемого в усилении самоизреживания популяций эдификатора.

Особое место в функционировании лесных ФТЦ занимают широко представленные разнообразные явления паразитизма на растительных организмах армады насекомых, а также способность лесных БГЦ поддерживать определенный уровень «упругости противостояния» экосистем в случаях экстремальных ситуаций (*увеличение риска поражения насаждений при вспышках размножения вредителей леса*).

Животные организмы в лесу, как и растения, принадлежат к числу возобновляемых компонентов, хотя в отличие от растений – являются не автотрофами, а гетеротрофами – т.е. питающимися готовой органикой. По существу, животные организмы в лесном БГЦ являются продуктами растительной его компоненты, а также производными от почвы и условий водообеспеченности местообитания. Таким образом, видовое разнообразие функциональная роль и жизненная активность животного населения определяется в основном, условиями произрастания растительности, обуславливающие продукционные возможности живых организмов на следующих после автотрофов уровнях трофности.

Роль животного населения в лесных ценозах может прослеживаться с нескольких позиций:

1. Животные могут участвовать в важнейших жизненных процессах древесных растений. С помощью некоторых насекомых происходит опыление цветов и стало быть успешно завершаются генеративные процессы – семенное размножение. Ряд видов животных непосредственно способствуют распространению семян (бурундук, кедровка). В ряде местообитаний

кедровка является единственным и безотказным по эффективности средством распространения семян кедра и в особенности — кедрового стланика (Хоментовский, 1996).

2. Ничто не может сравниться с сообществами микроорганизмов, простейших и насекомых в лесных подстилках по эффективности трансформации первичного органического вещества в производные сложные (белки, жиры, протеины и мочевины). Происходящие в лесных подстилках с участием животных организмов процессы превращений, минерализации и утилизации очень сложны, многоступенчаты. Они могут участвовать в многих круговоротах разной глубины и емкости, в цепочках питания разной степени сложности и продолжительности. Нередко на арене биогеоценологических процессов на передний план выходят не сами животные, а продукты их жизнедеятельности — экскременты, трупы и их остатки.

Исключительно велика роль населения почвенного блока, отличающегося большим многообразием форм, размеров и численности популяций. Убедительные свидетельства этому приведены в предыдущем разделе книги (роль почвы). В разрушении древесного опада и отпада по А.А. Молчанову (1971) большое участие принимают почвенные беспозвоночные, относящиеся к трем различным типам: моллюски, черви и членистоногие. Ведущую роль на ранних этапах играют личинки насекомых из отряда жесткокрылых, двукрылых и перепончатокрылых. В типичных условиях работают «четыре смены» ксилобионтов и личинок жуков. Далее в работу включаются муравьи из родов *Lisius*, *Murmica*, *Formica* и других. На заключительных этапах деструкции древесины подключаются беспозвоночные, черви, моллюски и кивсяки.

Почвенные животные измельчают и деструктируют древесные остатки, подготавливая условия для дальнейшей переработке материала и превращения его в набор простых веществ. Чем плодороднее почва, тем разнообразней почвенная фауна, тем энергичней идет разложение древесных материалов. Чем беднее почва, тем меньше набор живущих в ней видов фауны, тем медленнее идет разрушение древесины, тем больше в лесной подстилке, при прочих равных, доля так называемого грубого гумуса.

Основную нагрузку по деструкции древесных остатков здесь несут дождевые черви, клещи, ногохвостки. Эта большая, сложная и многообразная группа животных организмов в целом ответственна за физическую, биохимическую

мическую переработку растительного опада. Они обеспечивают подвижки продуктов переработки в разных направлениях и в разных сферах. Благодаря деятельности почвенных беспозвоночных формируется почвенный гумус. В значительной степени процессы преобразования и утилизации органики в почвенном блоке зависят от активности сапрофитных микроорганизмов.

3. Некоторые животные выступают в роли активных активаторов почвообразования, обеспечивая интенсификацию круговорота вещества горных почвообразующих пород. По свидетельству Б.Д. Абатурова (1973) кроты в широколиственно-еловых лесах с дерново-подзолистыми почвами выносят на поверхность до 19 тонн породы на га. Эти животные перемещают землю на поверхность лишь при рытье нор глубже 10 см., т.е. материал мало преобразованный другими формами жизни. Вынесенная кротами земля в основном представляет материал верхних слоев иллювиального горизонта с глубины 30–40 см. В ежегодно выносимой на поверхность земле содержится 76 кг/га углерода, 4,8 кг/га – азота, 9,7 кг/га обменного кальция. Эти вещества вовлекаются в биологический круговорот и представляют собой его важную приходную статью. Деятельность землероев возвращает на поверхность почвы значительную часть элементов, выбиравшихся в результате эволюционных процессов.

В почвообразовании посредством перемещения земли принимают участие и многие другие животные, в т. ч. грызуны. С участием некоторых мышевидных грызунов (рыжая полевка обыкновенная, полевка желтогорлая, мышь, бурузубка, мышь-малютка), происходит рыхление нижних почвенных горизонтов и так называемой «подпочвы». Большую работу по перемещению и рыхлению грунта выполняют и некоторые крупные грызуны: енот, барсук, лисица. По норам грызунов распространяется воздух и влага. Они служат каналами миграции минеральных элементов, некоторых видов насекомых. Благодаря рыхлящей функции грызунов и деятельности глубоко идущих корней деревьев в почвообразовательный процесс вовлекаются все более глубокие слои грунта усиливается процесс физического выветривания.

4. Определенное отрицательное влияние на сообщества древесной растительности могут оказывать крупные млекопитающие (лоси, олени). Специалисты по защите молодого леса (чаще всего посевы и посадки лиственных пород) от вредителей – млекопитающих, различают три степени повреждения: *слабое* – обкусывание боковых ветвей; *среднее* – обкусыва-

ние боковых и верхних ветвей; *сильное* – надломы деревьев, обкусывание кроны и уничтожение части ствола.

По данным специалистов, приводимые А.А. Молчановым (1971), суточный рацион древесных веток лося составляет зимой – 6 кг; летом – 123 кг трав и листьев. За год лось в среднем потребляет 3,24 т. ветвей, коры, листьев древесных пород и травы. Это довольно ощутимая доля годовой продукции лесных БГЦ и отношение человека к этому факту целиком определяется категорией объекта, которую лось выбирает в пищу. Одно дело, если зверь питается ивняком и травами логовых ельников и березняков и другое – если он пасется на лесных культурах – в молодых посадках дуба, ясеня, кленов или хвойных пород (сосны). В этих случаях лесовод должен быть заинтересован в контроле за численностью животных.

5. Ощутимую роль играют в лесных БГЦ мелкие грызуны, среди которых наиболее очевидно влияние мышевидных. Деятельность мышевидных грызунов отрицательно сказывается на возобновлении древесной растительности. Ярким свидетельством этого являются данные А.А. Молчанова (1971) по оценке корма некоторых видов мышевидных (табл. 22).

Таблица 22

Структура корма средних особей некоторых мышевидных в зоне смешанных лесов, г/год (по А. Молчанову, 1971).

Вид грызунов	Семена				Зеленые части	Ягоды	Насекомые
	дуба	ясеня	кленов	другие			
Желтогорлая мышь	49	38,7	16,2	30,6	11,6	4,7	7,25
Лесная мышь	37,5	25,0	–	25,0	25,0	–	–
Полевая мышь	23,0	11,5	8,2	82,0	30,0	5,0	3,28
Рыжая полевка	14,3	27,7	31,25	25,0	56,25	4,47	2,68
Серая полевка	–	11,1	11,1	33,3	77,8	22,2	–

При плотности зверьков 200 особей на га на желтогорлую мышь (живой вес особи 42,2 г) приходится до 67 % потребленной растительной массы или 14,4 кг/га в сыром состоянии; на лесную мышь весом 28,62 г – 3,62 кг /га; на полевую мышь – 3,24 % (0,45 кг/га); рыжую полевку – 1,08 % (0,02 кг/ га). Достаточно сказать, что под влиянием мышевидных количество всходов дуба обычно снижается в два раза по сравнению с возможным. Весьма важно, что мышевидные по свидетельству А.А Молчанова поедают не только желуди, но также и молодые всходы дуба. Под пологом старых дубрав гибель всходов дуба может достигать 34–35 %.

6. Население лесной почвы и подстилки является своеобразным катализатором, способствующим ускорению превращения вещества и освобождения энергии. Часто они выполняют специфическую функцию промежуточного звена в деструкции и утилизации отмирающего вещества. Переработанное насекомыми это вещество уже становится доступным для «разделки» его бактериями.

Если группировать почвенную фауну по размерам, выделяется четыре группы организмов: микрофауна, мезофауна, макрофауна и мегафауна. Наибольший объем превращений вещества берут на себя почвенные беспозвоночные, на долю которых приходится 70–80 % «работы» по трансформации и утилизации мертвого вещества почвы (рис. 61).

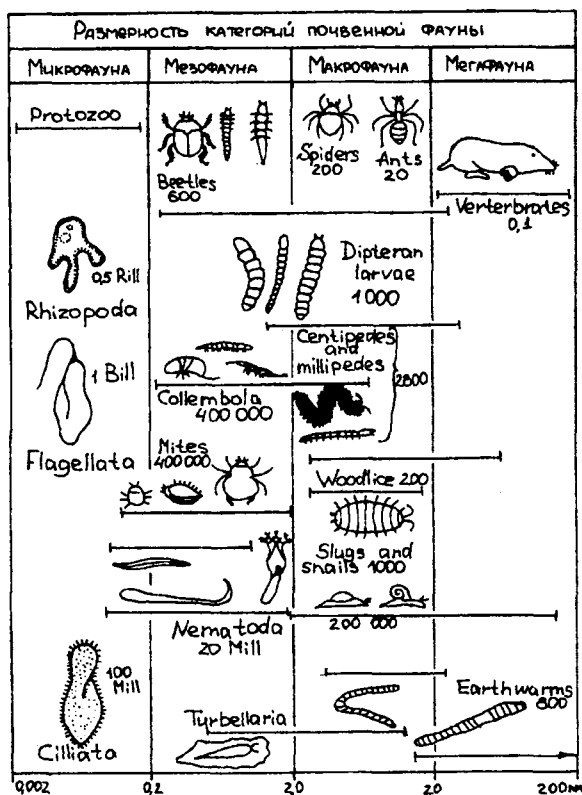


Рис. 61. Структура почвенной фауны (схема, по П. Рафесу, 1973)

Весьма существенно, что животное население, микроорганизмы почвенного блока поставляют в почву много специфических продуктов: разных витаминов, ферментов, животных белков и жиров. Под влиянием жизнедеятельности грибов, микроорганизмов и выделяемых корнями растений кислот усиливаются процессы физико-механического выветривания почвообразующих горных пород. Происходит более интенсивное «расщепление» горных пород и первичных минералов на более простые образования. В итоге образуются так называемые вторичные минералы, уже доступные для корней тех же растений.

В лесных почвах республики Коми (Смоленцева, 1979) в комплексах беспозвоночных доминируют клещи-сапрофаги. В отличие от крупных беспозвоночных панцирные клещи перерабатывают смолистую хвою, остатки мхов и тем ускоряют минерализацию мертвой органики. Вторую группу по плотности почвенной фауны составляют ногохвостки. В отличие от клещей ногохвостки больше сосредотачивают свою деятельность в нижней части лесной подстилки. Именно здесь сосредоточена большая часть гифов грибов, которыми эти насекомые в основном питаются.

В числе ощутимых факторов влияния фитофагов на лес указывают (Злотин, Ходашева, 1973) на несколько форм участия листогрызущих насекомых в минеральном питании древесных растений. В частности в периоды массового размножения листогрызущих в дубравах возрастает доля зоогенного опада (преимущественно экскрементов дубовой листовертки). Такой опад составляет до 10 % (5–8) от общего. Этот материал (трупы и экскременты) отличается повышенным содержанием биогенных элементов, в т. ч. азота, фосфора, калия, алюминия, серы и кремния.

Содержание большинства элементов в трупах насекомых и экскрементах в 10–11 раз выше, чем в растительном опаде. Р.И. Злотин и К.С. Ходашева указывают, что при вспышках размножения листогрызущих насекомых круговорот в лесных экосистемах протекает по «смешанному» типу, т.е. с примерно равным участием абиогенных и биогенных факторов. Деятельность вредителей при умеренном их присутствии усиливает интенсивность всех факторов деструкционного процесса и в то же время изменяет их соотношение. Ученые делают вывод, что роль животных в жизни лесного БГЦ заключается не в рассеивании энергии продуцентов и переработке первичной продукции, а в участии в процессах био-

логического круговорота, прежде всего – во влиянии на автотрофный цикл. Утилизация животными некоторой части прироста фитомассы компенсируется созданием благоприятных условий для ее нарастания.

7. Животные леса могут выполнять роль своеобразных транспортеров вещества и энергии из одного БГЦ в другой, от одной парцеллы к другой. Если учесть, что лесные насаждения повсеместно очень разнообразны по структуре, а, следовательно, в них может быть очень разной фауна (видовое разнообразие, численность), участие животных в функционировании лесных БГЦ очень разнокачественно. Существенно различными могут быть биологические цепи, проходящие по этим цепям потоки энергии, масштабы превращений вещества. Большое разнообразие в участие животного населения вносят разные жизненные стратегии и образ жизни разных видов.

При систематизации разнообразия видов животных наибольшее значение приобретает классификация по их участию и итоговой роли в БГЦ. Принято различать по типам питания следующие группы: фитофаги – питающиеся живой растительностью, сапрофаги – потребляющие мертвое органическое вещество, зоофаги – кормящиеся животными организмами. Такое разделение позволяет точно определить место каждого вида или их групп в системах потоков вещества определить пирамиды превращений вещества и энергии.

Наиболее распространенными и активными консументами - фитофагами в таежных БГЦ является лось, белка заяц-беляк, разнообразные мышевидные грызуны.. В эту трофическую группу мы должны включить также медведя. В таежном биогеоценозе «прописаны» некоторые растительноядные птицы: глухарь, рябчик, тетерев, а также более мелкие (дрозды, клесты, зяблик).

Животное население лесных БГЦ целесообразно группировать по типу среды обитания. Различают животных наземного профиля и почвенного блока. Эти группировки различаются не только образом жизни и «механизмом» влияния на функционирование разных элементов БГЦ, но также интенсивностью трансформации вещества эффективностью катализирующего влияния и т.п.

Интересные лесоводственные последствия можно наблюдать в изменениях биологических цепей питания некоторых групп (пар) видов животного населения. Например, в пойменных лесах (Ильинская, Ладова, 1976),

где сильные разливы вызывают продолжительное подтопление, отмечается массовая гибель кротов. После гибели кротов наблюдают несдерживаемую вспышку размножения майского хруща и, соответственно – сильную повреждаемость сосновых молодняков. Повреждения насаждений пожарами, эмиссиями газов вызывают массовые вспышки короедов, корнежилов. За вспышками этих насекомых следуют вспышки некоторых насекомоядных птиц.

Известно, что птицы, грызуны и насекомые способны значительно снижать урожаи семян, именно репродуктивный потенциал. Сойка, глухарь, бурундук, медведь могут уничтожить 30–80 % урожая кедровников, клесты и белка уничтожают систематически до 40 % урожая ели. Огромный урон урожаю семян наносят такие насекомые, как желудевый долгоносик, ореховый долгоносик, желудевая плодожорка еловая шишковая листовёртка, еловая огневка, сосновый шишковый точильщик и др.

Как уже отмечалось ранее, многие виды насекомых повреждают листовой аппарат деревьев. При массовой вспышке размножения листогрызущих (непарный шелкопряд, сибирский шелкопряд, рыжий сосновый пилильщик, сосновая совка) уничтожают до 75 % хвои дерева. При дополнительном питании сосновых лубоедов в кронах деревьев в кронах масса уничтоженной хвои достигает 7,5 т/га (данные А.И. Воронцова).

Важную роль в биологических процессах биогеоценозов выполняют стволовые вредители – насекомые. Хотя эта большая группа лесного населения связана с многими компонентами леса, наиболее существенной является ее связь с древостоем. О.А. Катаев и Е.Г. Мозолевская (1981), рассматривая роль этой группы лесных насекомых, указывают несколько направлений влияния их на состояние древостоя:

- является причиной отмирания отдельного экземпляра;
- приводит к полной гибели древостоя, в случае массового заселения;
- снижение устойчивости деревьев к неблагоприятным условиям;
- снижение прироста деревьев и древостоев при повреждении;
- снижение урожаев семян деревьев;
- способствование заражению грибами, болезнями;
- деструкция коры и древесины отмерших деревьев.

Совокупности популяций насекомых – относящихся к категории стволовых вредителей, образуют большие свиты последовательного засе-

ления популяций главных лесообразователей. Такую свиту на примере ели дают О.А. Катаев и Е.Г. Мозолевская, 1981; см. рис. 42). Известно, что вредители, как правило, не заселяют здоровые деревья. В случае появления вредителя здоровое дерево быстро залечивает ранку, нанесенную насекомым. Вредитель даже может погибнуть от выделяемой деревом смолы. И все же ослабленное дерево не может долго сопротивляться постоянным нападениям, которые становятся все более частыми и настойчивыми. На каждой стадии слабеющего, далее – заболевшего, а затем – отмирающего дерева на нем находят пищу множество видов насекомых – вредителей леса.

Роль животного населения в жизни лесного биогеоценоза во многом определяется характером жизненного поведения вида. Важное значение имеет степень приуроченности его к данному типу местообитания (БГЦ), использование его для размножения. Многое определяет характер миграционных перемещений животного, изменения в характере его питания, в использовании видов корма. Кстати, изменения в образе жизни существенно затрудняют изучение его биологии. Чтобы получить хорошее представление о роли того или другого вида животных в функционировании лесного БГЦ, нужны длительные наблюдения – в течение всех сезонов годового цикла нужны наблюдения в течение нескольких лет.

Глухарь в Сибири, например, зимой держится в кедрачах сильно опшипывает вызывает суховершинность (Ильинский, Ладова, 1976). При этом поедаются молодые шишки – озимь, что влияет за собой существенное снижение урожая. В бесснежный же период когда созревают ягоды, глухарь перемещается в БГЦ богатый ягодой, в частности в сосняки сфагновые, где лакомится клюквой. На южном Урале эта птица зимует в старых сосняках, по преимуществу в зеленомошных борах лучше защищенных от холодного ветра. На период гнездования глухарь здесь перемещается в березовые роши.

Чаще всего приуроченность к определенным типам лесных БГЦ проявляется не у отдельных видов, а у связанных биоэкологических их групп, составляющих своеобразие биологические цепи. Так бывает, когда один вид животных служит пищей для других специализированных видов. Так с популяцией косуль, кабанов, некоторых оленей, приуроченных к смешанным лесным БГЦ, связаны пути перемещения волков. За вспышками размножения белки в некоторых хвойных экосистемах следует вспышка раз-

множения куницы, горностая, соболя. Наиболее выражены подобные цепи на уровне отдельных БГЦ между популяциями некоторых насекомых из категории вредителей леса и насекомоядными птицами. Чаще всего подобные биологические цепи можно наблюдать в БГЦ с поврежденным древостоем (пожар, ветровал, эмиссии газов).

Животные могут оказаться причиной коренных изменений природы лесного БГЦ. Так, бобры, поселяясь в смешанных насаждениях приручейного, пойменного типов условий произрастания своей деятельностью изменяют уровень фунтовых вод и вызывают трансформацию насаждения в травяно-болотный тип. Изменения природы БГЦ в свою очередь вызывает изменение животного населения местообитания. С появлением озерин, луж в насаждении поселяются утки, гусь и другие водоплавающие. Интересные лесоводственные последствия можно наблюдать в изменениях биологических цепей питания некоторых групп (пар) видов животного населения. Например, в пойменных лесах (Ильинский, Ладова, 1976), где сильные разливы вызывают продолжительное подтопление, отмечается массовая гибель кротов. После гибели кротов наблюдают несдерживаемую вспышку размножения майского хруща и, соответственно, сильную повреждаемость сосновых молодняков.

Повреждения насаждений пожарами, эмиссиями газов вызывают массовые вспышки короедов, корнежилов. За вспышками этих насекомых следуют вспышки размножения некоторых насекомоядных птиц. Известно, что птицы, грызуны и насекомые способны значительно снижать урожай семян, именно его репродуктивный потенциал. Сойка, глухарь, бурундук, медведь могут уничтожать 30–80% урожая кедровников, клесты и белка – 40–60 % урожая ели. Огромный урон урожаям пород – лесообразователей наносят такие насекомые, как желудевый долгоносик, ореховый долгоносик, желудевая пложорка еловая шишковая листовертка еловая огневка сосновый шишковый точильщик и др. Здоровые деревья обычно не заселяются вредителями. В случае появления ослабляющего фактора первоначально появляется снижение энтомоустойчивости.

Важное место в функционировании лесного биогеоценоза занимают птицы. Большая часть птиц – обитателей леса летом по трофическому уровню относится к третьему типу, к типичным плотоядным гетеротрофам, т.е. питающимися насекомыми. Зимой многие из оставшихся в лесу

переходят на второй трофический уровень – становятся всеядными, большей частью растительноядными. Понятно, что численность насекомоядных находится в зависимости от условий произрастания, от возраста и состава пород, поскольку с этими показателями организации лесного БГЦ напрямую связано количество пищи. А.А. Молчанов приводит интересные данные на этот счет Г.Е. Корольковой. Численность птиц при прочих равных зависит от сомкнутости древостоя. При сомкнутости 0,8 на 1 га средневозрастной снытьевой дубравы приходится 5 птиц, при сомкнутости 0,7–11, при 0,6–13. Еще более отчетлива связь численности воробьиных и синиц с возрастом дубрав. Если при возрасте до 5 лет на 1 га встречено 2–4, то в возрасте 6–10 лет – 9–12, а в возрасте 11–20 лет – 4–12 штук. Максимальная плотность птиц зафиксирована в возрасте дубрав 160–200 лет – 15–28 особей на га.

На плотность насекомоядных птиц оказывает влияние структура лесного фитоценоза. По плотности птиц различаются перегущенные молодняки и разреженные перестойные насаждения. В первом случае низкая освещенность под пологом не способствует размножению насекомых. Обилие корма заметно увеличивается в низкосомкнутых высоковозрастных древостоях, что делает их привлекательными объектами для воробьиных и синиц.

Итак, лесной БГЦ не может функционировать без присутствия соответствующего животного населения, выполняющего незаменимые другими компонентами сообщества функции.

10. ДИНАМИКА БИОГЕОЦЕНОЗА

Лесной БГЦ, как любая открытая биологическая динамическая система, в своем проявлении подчиняется общебиологическим закономерностям. Его свойства и структура, будучи отчетливо детерминированными условиями экотопа и складывающимися биоценотическими взаимоотношениями, перманентно циклически и поступательно перестраиваются. В своем функционировании лесной БГЦ, как всякая экосистема генетически нацелен на достижение некоего стационарно осциллирующего состояния, состояния динамического равновесия. Эта «устремленность» на уравнивание продукционных, обменных энергетических процессов (на основе сбалансирования синтеза и деструкции вещества и совершенствования цепей питания) привнесена в экосистему эволюционно, предопределена свыше. Природа ее никогда, очевидно, так и не будет познана человеком.

Устремленность на уравнивание процессов и функций экосистемы многоаспектна. Она проявляется в направленных изменениях популяционного состава, в согласованности ритмики и продукционных объемов метаболизма, в превращениях энергетических потоков. Некой конечной целью развития экосистемы принято рассматривать условно его климаксовую стадию, т.е. вступление в состояние своеобразного теоретически полного биогеохимического баланса и биогеоценотического оптимума (гомеостаза). Однако это гипотетическое суперравновесное, наиболее «благополучное» во всех отношениях существование биогеоценоза, остается все же «вещью в себе». Даже теоретически, в масштабах жизненного цикла лесного насаждения существование полностью уравновешенного и сбалансированного не изменяющегося по структуре БГЦ нереально. Чтобы существовать, БГЦ (экосистема) должна непременно развиваться, непрерывно перестраиваться, эволюционировать.

Нет и не может быть остановившихся в своем изменении, «устоявшихся» в своих свойствах биогеоценозов (Сукачев. 1964, с. 480). Однако, изменения эти могут происходить с разной глубиной и выраженностью. Одни явления в сообществах лесной растительности быстротечны и лежат «на поверхности», другие — долговременны и могут быть выявлены лишь при специальном достаточно углубленном рассмотрении.

Изменения в БГЦ могут происходить в рамках отдельных периодов сезона года и могут носить в этом случае характер «аспектов» – изменений на уровне цветовой гаммы сообществ, на уровне смен отдельных ситуаций в режимах фенологических явлений. Некоторые из них занимают всего считанные минуты, часы. Напротив, многие изменения БГЦ могут растягиваться на годы, десятилетия, т. е. могут оцениваться в масштабах многолетних биологически обусловленных стадий, этапов, (динамика возрастных групп, соотношений возрастных параметров, динамика соотношения классов возраста). Длительные и глубокие изменения более радикальны, более значимы в генезисе насаждений. Существенно, что разно значимые явления перемен в БГЦ могут происходить одновременно, то согласуясь в направлениях, то противостоя друг другу.

Наряду с изменениями постепенными, континуальными могут иметь место резкие радикальные изменения, когда происходит замена жизненной формы вида эдификатора или древесного яруса в целом. В ряде случаев речь может идти о коренной перестройке самого существа БГЦ, происходящей, как правило, медленно и постепенно. Как при резких катастрофических, так и при радикальных постепенных переменах в конечном счете происходят изменения всех компонентов БГЦ, как составляющих биологические его компоненты (фитоценоз, зооценоз и микробоценоз), так и компонентов экотопа (микроклимата, почвы и гидрологических, характеристик).

Существенно, что при изменениях биологических элементов растительного сообщества окружающая БГЦ среда также не остается постоянной, будь она лесная или не лесная. Новый образующийся или радикально обновленный производный ФГЦ неизбежно изменяет многие или только некоторые параметры экотопа. В результате может измениться один из параметров структуры биоты или одно из свойств экотопа. Но возможно изменение всего природного комплекса (произойдет коренная смена типа БГЦ). Известный геоботаник С.И. Коржинский, отдавая дань эволюционной природе постоянно происходящих изменений в лесных БГЦ, в 1891 году отмечал, что современное состояние растительности какой-либо страны надо рассматривать лишь как одну из стадий непрерывных изменений ее растительного покрова, как результат уже минувших условий, и одновременно – как зачаток условий будущих.

В.Н. Сукачев(1928) подчеркивал, что динамические явления в лесных сообществах обладают чертами типических биогеоценотических процессов. Для явлений такого рода характерно:

- постоянно происходят взаимодействия между всеми компонентами, в той или иной мере изменяющие саму сущность биогеоценотического процесса (величины потоков вещества и энергии в трофических цепях);

- постепенно в БГЦ привносятся зачатки новых живых организмов (споры и семена, мелкие животные и др.). Это приводит к изменению состава и структуры БГЦ и соответственно изменяет процессы обмена, направления и интенсивность круговоротов;

- в БГЦ постоянно поступает пыль, частицы различных минеральных элементов и остатки органики;

- из БГЦ постоянно выносятся минеральные и органические вещества, происходит вынос тепловой энергии, что также нарушает взаимоотношения в сообществе, между сообществом и окружающей средой.

Таким образом, явление преобразования БГЦ охватывает не только взаимодействия и обмен веществом и энергией между компонентами самого биогеоценоза, но и взаимодействия и обмен веществ биогеоценозов с их окружением, со средой их существования, с другими биогеоценозами – как непосредственно его окружающими, так и пространственно более удаленными. По существу динамические процессы в БГЦ носят всегда специфический характер. Каждому типу БГЦ присущ свой особый тип естественных динамических процессов

Динамика лесных БГЦ происходит как под влиянием природных факторов (в силу естественных причин), так и под воздействием деятельности человека. Естественные изменения в ценозах лесной растительности могут быть следствием как внутренних причин, так и причин внешних. Естественная обусловленность динамики биоценозов – биологическая основа всякого живого вещества, всякой биологической системы. Обычно привнесенные внешние и внутренние причины могут действовать совместно, одновременно и независимо друг от друга. Одни могут усиливать, другие – ослаблять действие первопричин.

Известно, что одним из главных свойств живой материи является «нацеленность» на самосовершенствование, способность к самовозобновлению. Основываясь на этом положении современного естествознания,

можно заключить: как не может быть жизни без движения, так биологическая система не может существовать без развития. Очевидно, что изменения этого типа будут предопределяться с одной стороны комплексами биологических свойств составляющих сообщества популяций, с другой – неустойчивостью экологических факторов местообитаний. Характерными особенностями динамизма лесных БГЦ будут достаточно медленное течение процессов, а также известные последовательность и предсказуемость.

Изменения, происходящие под влиянием внешних факторов, более очевидны, более реактивны. Однако по масштабам изменений сущности БГЦ они уступают изменениям, внутренне обусловленным. Внешне проявляющиеся причины динамики БГЦ могут быть как естественными по своей природе, так и привнесенными деятельностью человека. Действия человека, вызвавшие перемены в биоценозах, могут быть разрушительными – «ухудшающего» направления, а могут быть позитивными, «созидательными» и даже творческими. И фантазии человеческого разума здесь практически нет предела.

С некоторыми элементами динамики БГЦ мы уже познакомились при рассмотрении экологической основы существования живого, при рассмотрении зарождения начального производного БГЦ на безлесном участке и при знакомстве с динамикой численности популяции лесообразующей древесной породы (разделы 1, 4). В настоящем разделе этот сложный вопрос рассматривается более детально в общесистемном ключе, одновременно с анализом причин, обуславливающих динамику БГЦ, с подробной схематизацией происходящих перемен во времени, с выявлением механизмов изменения компонентной структуры ценозов, изменений соотношения элементов главных компонентов.

Взаимоотношения БГЦ с окружающей средой выражаются как в отдаче вещества и энергии в окружающее пространство, так и в поступлении их в сообщество извне. Характер обменных процессов может быть очень разнообразным, поскольку определяется с одной стороны разнообразием составляющих биоценозы организмов, их биологических и экологических особенностей, с другой – большим разнообразием наборов экологических факторов окружающего мира.

Большой знаток поведения растительных сообществ в условиях множества факторов окружающей среды профессор А.П. Шенников (1964)

подчеркивает особо важную роль в динамике БГЦ факторов внутреннего свойства. Одна из основных внутренних причин, по мнению ученого – это обусловленная самой природой способность организмов к размножению, к последовательной смене поколений. В силу этой причины популяции всех видов, составляющих фитоценоз, перманентно изменяют свою плотность, постоянно обновляются структурно и омолаживаются.

Численность популяции складывается, как известно, из явлений рождаемости и смертности, величины которых являются специфическим свойством для любого биологического вида. Имеет значение способность организмов приспосабливаться к условиям среды. У одних видов, составляющих БГЦ, приспособляемость выше, чем у других. Популяция первых в этих условиях выигрывает борьбу за место под солнцем и получает численное преимущество.

Аналогичным образом причиной перераспределения численностей популяций нескольких видов, участвующих в БГЦ, может быть борьба за пищу. Одни виды в подобных ситуациях обладают преимуществами в получении и усвоении питательных веществ перед другими. Формируются различия в жизненности, обуславливающие отмирание особей одних и процветание других популяций.

Третьей причиной внутренней естественной динамики БГЦ может быть вселение уже в сложившийся БГЦ других видов. Вселение популяции нового вида, нашедшего в сообществе благоприятные условия, может привести к существенному перераспределению ролей популяций в сообществе. Чаще всего происходят существенные изменения в конституции самого БГЦ.

Четвертой причиной изменений сущности БГЦ является то, что сформировавшееся с определенного момента сообщество своей жизнедеятельностью само преобразует свою внутреннюю среду и таким образом «усложняет жизнь» для одних организмов, делает ее невозможной – для других и благоприятной для третьих. Сложившаяся экологическая ситуация приводит в движение остальные «движущие силы» и в конечном счете – происходит последовательное усиление позиций одной и сокращение численности другой популяции.

Движущей силой любых изменений, как свидетельствуют положения материалистической диалектики, выступают противоречия, возникающие как в самом сообществе организмов, так и между сообществом в целом и

окружающей средой местообитания. Динамические процессы в БГЦ по мнению А.П. Шенникова (1964) выражают различные стороны единого процесса – возникновения, накопления и разрешения противоречий в БГЦ. Подобными мотивами в лесных сообществах выступают:

- противоречия между способностью растений к неограниченному размножению и ограниченностью пространства ФТЦ, приводящему к перенаселению этого пространства и усилению конкурентной борьбы за место, за пищу;
- противоречия между той же способностью к неограниченному размножению и ограничивающим влиянием других растений в ценозе;
- противоречия между природным потенциалом роста и развития растений и угнетающим влиянием на них других растений.

Выход из этих противоречий – перестройка состава и строения, замена образовавшегося ФТЦ другим, более соответствующим изменившимся условиям. Так, неизбежное накопление в любом ФТЦ противоречий между свойствами растений и свойствами среды, между свойствами ФТЦ и местообитанием вызывает его изменения, вызывает смены эдификаторов.

Как уже указывалось выше, лесные БГЦ могут активно изменяться, перестраивать свою структуру под влиянием естественных факторов внешнего порядка. Это может быть климат и другие физико-географические условия, животные. Разнообразные воздействия извне могут приводить к еще более разнообразным изменениям экосистем. Состав БГЦ, структура разных его компонентов могут изменяться катастрофически, но могут изменяться медленно, постепенно. Последнее происходит, когда внешние воздействия касаются изменений экологических факторов.

С общепhilosophических позиций (Рузавин, 1989) движущим механизмом динамики биологической системы (лесного БГЦ) в конечном счете является приобретенная эволюционно самоорганизованность, рассматриваемая как результат взаимодействия сил случайности и необходимости. Это свойство является основой глобальной эволюции, всеобщим законом развития жизни, поскольку оно определяет самодвижение и развитие всего материального мира. В силу действия законов самоорганизованности, взаимодействие системы со средой приводит к неравновесности и усилению флуктуации. Флуктуации, в свою очередь являются решающим фактором согласованного поведения элементов системы, которое приводит к возникновению новой системы.

По современным представлениям любой спонтанно возникший и естественно развивающийся БГЦ (конкретное лесное сообщество), надо рассматривать как очередную стадию в череде определенных непрерывных и последовательных превращений, изменений его состояния и функциональной организации, изменений габитуса, формы структуры сообществ. Лесной БГЦ, как считают лесоведы (Колесников, 1974; Смолоногов, 1995), предстает перед нами как реальный и конкретный этап непрерывного развития единого лесообразовательного процесса. Вместе с тем это состояние является лишь частным случаем многообразного проявления динамики лесного БГЦ. Одним из подобных частных случаев динамики БГЦ являются изменения ритмики жизненных процессов, носящие чаще циклический характер.

Для циклических изменений лесных БГЦ характерно периодическое возвращение их в состояние, практически однородное с исходным, хотя, понятно, абсолютного тождества между исходными и производными быть не может. Цикличность лесообразовательного процесса иллюстрирует схема динамических рядов насаждений, формирующихся после сплошной рубки в сосняке черничном (рис. 62).

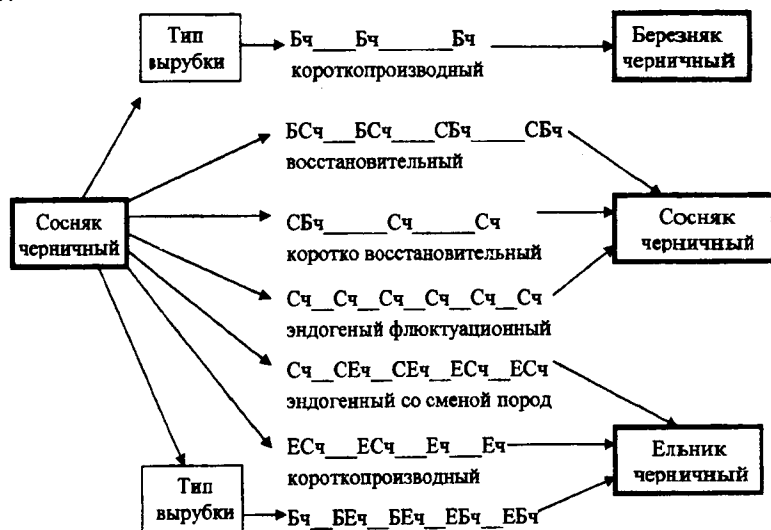


Рис. 62. Генетико-динамические ряды развития типов леса таежной зоны европейской части России. Производные типы биогеоценозов; Еч, Бч, Сч – ельник, березняк, сосняк черничный; ББч, ЕСч –березняк слово-черничный и ельник сосново-черничный

Наиболее наглядна цикличность динамики лесных БГЦ все же на примере сезонных изменений. Сезонная изменчивость ФТЦ – результат приспособления слагающих его популяций растений к годичной ритмике метеорологических условий. Приспособление, по мнению А.П. Шенникова, заключается в выработке растительностью определенного жизненного ритма жизни, согласованного с ритмом первично периодических экологических факторов. В связи с изменениями жизненных состояний при прохождении разных фенологических фаз, фитоценоз в различные сроки вегетации имеет неодинаковое строение. Характерной чертой изменений ФТЦ сезонного типа является периодическая повторяемость стадий, состояний год от года в одном и том же порядке.

В сезонной ритмике изменений в разных случаях выделяется разное количество этапов, фаз, стадий. Многие определяют биологические особенности популяций эдификаторной растительности. Смена фенологических стадий растительности, их содержание отражают физико-географические закономерности сезонных вариаций. Для лесных БГЦ сезонные обратимые изменения менее характерны. Лесные БГЦ, прежде всего с эдификатором из хвойных пород отличаются известной монотонностью развития даже в фенологическом отношении. Фенологические изменения (аспекты) во многих случаях могут быть выявлены лишь при специальном рассмотрении. Тем не менее, познание многих закономерностей функционирования лесных насаждений возможно лишь с учетом фенологической ритмики их развития.

Сезонную изменчивость лесных БГЦ можно выражать различными способами. Широко используется прием «фенологических разрезов», заключающийся в установлении представленности в популяции количества цветущих вегетирующих, плодоносящих, вступивших в фазу роста и т.п., растений. При периодических повторениях подобных учетов выявляются кривые развития, кривые динамики различных фаз. Часто используют прием слежения за прохождением растениями определенной фазы. Так в лесоведении и лесоводстве представляет интерес установление продолжительности фазы радиального роста ствола дерева. В ряде случаев в пределах установленной фазы роста выявляют отдельно периоды интенсивного роста, периоды его затухания и др.

Как сообщества с большим продолжительностью жизни лесные биоценозы оказываются очень разнообразными по положению на территории

ях и этапах лесообразовательного процесса. Исследователи (Б.П. Ивашкевич, 1933; Колесников, 1956; Мелехов, 1980; Манько, 1987; Федорчук и др., 1981) дают несколько категорий их динамического статуса. Выделяют коренные, «узловые» (климаксовые), естественные, сериальные, несколько категорий производных (коротко-, длительно-производные и др.), антропогенные и т.п. За этими понятиями большое не только теоретическое содержание, не только сложные концепции неоднородности их биологической природы, но разнообразие практических хозяйственных оценок. Все эти вопросы – предмет отдельного, самостоятельного, весьма перспективного для биогеоценологии рассмотрения.

Ю.П. Димаков и К.К. Калинин (2003), ориентируясь по масштабам времени, по масштабам пространства и по характеру изменений структуры и видового состава развивающихся ценозов, приводят большой перечень свойств сукцессий лесных экосистем. Среди этого перечня важно отметить следующие:

- сукцессионные изменения – присущая сообществам реакция на нарушения окружающей среды, всегда приводящая к восстановлению определенной структуры формации, характерной для данного местообитания;

- сукцессия любого масштаба и типа характеризуется целым рядом общих закономерностей, знание которых имеет весьма важное значение для практической деятельности человека;

- смена видов, наделенных способностями к колонизации (быстрым ростом и большой выносливостью к условиям среды в нарушенных или вновь возникших местообитаниях) видами с более медленным ростом и высокой способностью к конкуренции;

- сукцессионные виды своей деятельностью изменяют окружающую среду, нередко провоцируя собственную гибель и создавая благоприятные условия для других видов;

- в ходе сукцессий постепенно нарастает экологическое разнообразие, усложняются трофические цепи и связи между видами;

- начальные, пионерные группировки видов отличаются наибольшей величиной чистой продукции и динамичностью. В зрелых, устойчивых сообществах чистая продукция приближается к нулю;

- сукцессия с энергетических позиций – неустойчивое состояние сообщества, которое характеризуется дисбалансом продуктивности и энергетических трат на поддержание обмена веществ;

– изымая часть чистой продукции из БГЦ, находящихся на начальных этапах развития, можно задержать сукцессию, не подрывая основу существования сообществ. Вмешательство же в стабильные климаксовые экосистемы, расходуящие большую часть поступающей энергии на внутренние нужды, неминуемо вызывает нарушения сложившегося равновесия.

Колебания климатических факторов по годам вызывают нарушения сложившихся исторически сезонных фенологических ритмов. Эти нарушения носят обычно многолетний, иногда – циклический характер. Разногодичные амплитуды изменчивости состояний растений неодинаковы в популяциях разных эдификаторов. Например, еловые БГЦ на изменения метеорологических факторов по годам отзываются значительно менее активно, чем луговые БГЦ. Лесные БГЦ в сравнении с другими (агроценозами, лугами) вообще характеризуются наименьшей реактивностью. Нередко изменения в них в многолетних ритмах могут быть обнаружены лишь при специальных наблюдениях.

Для лесных БГЦ наиболее важное значение имеют изменения многолетние, характеризующиеся необратимостью. В едином лесообразовательном процессе все сформировавшиеся БГЦ – одни быстро, другие медленнее, третьи – очень медленно сменяются другими, а эти в свою очередь сменяются третьими. Так идет непрерывный лесообразовательный процесс, такой бесконечной чередой развивается растительный покров планеты. По существу, каждый конкретный БГЦ – лишь этап на этом нескончаемом пути непрерывных перемен.

Процессы, представляющие необратимые перестройки биогеоценозов и ведущие к замене их другими, называют сукцессиями или сукцессионными изменениями. Сукцессионные изменения вызываются разными причинами, рассмотренными выше. Одни из них внутренние, заложенные в биологии сообществ, другие – внешние, привнесенные, в т.ч. – деятельностью человека. Наибольшее распространение получила классификация сукцессии В.Н. Сукачева (1964). В.Н. Сукачев предлагает различать пять следующих разновидностей:

1. сингенетические,
2. эндозоогенетические,
3. гологенетические,
4. экзозоогенетические,
5. филогенетические.

Сингенетические смены происходят в результате размножения и расселения растений, вызывающие формирование (сингенез) другого БГЦ на месте исходного. Сукцессии второго типа (эндоэкогенетические) – происходят в результате изменения среды фитоценоза его жизнедеятельностью. Источниками обоих этих смен является сам БГЦ, его свойства, состав и биология составляющих его организмов. Смены третьего и четвертого типов относятся к экзодинамическим сменам. Действующими механизмами их выступают процессы, происходящие в результате изменений окружающей среды, на изменение которой растительность влияния не оказывает. В случае гологенетических смен решающую роль играют изменения естественного порядка, свойственные самой природе географической среды. Для смен четвертого типа присущи механизмы, связанные с изменениями среды, происходящие под влиянием внешних факторов. По причинам, вызывающим смены экзо-эндогенетического типа сукцессии подразделяются на: 1) климатогенные; 2) эдафогенные; 3) пирогенные; 4) зоогенные; 5) антропогенные. Филогенетические смены – результат эволюционного изменения видов организмов, образующих биоценоз.

По темпам происходящих процессов сукцессии подразделяются на: катастрофические, кратковременные смены; длительные смены; вековые смены. Катастрофическими называют смены БГЦ, обусловленные сплошной рубкой, пожаром, ветровалом и т.п. Эти смены по механизму их вызывающему всегда экзогенетические. На месте погибших БГЦ начинается формирование новых. К разновидности кратковременных смен можно отнести формирование после той же рубки травяных биогеоценозов – определенных типов вырубки. Классическим примером смены длительного типа является смена соснового насаждения елью – в результате перехвата поселившейся под пологом сосняка елью эдафической роли и подавления ею подроста и самосева сосны. К вековым сменам относят смены, происходящие в результате изменения климата (продолжаются в течении тысячелетий).

В лесоведении и экологии важную роль занимают смены биогеоценозов дигрессивного и восстановительного типов, происходящие под влиянием комплекса разнообразных антропогенных факторов. Наиболее распространенным примером дигрессивных смен может служить деградация лесных экосистем в зоне влияния крупных промышленных предприятий (теплоэлектростанции, металлургические, нефтеперерабатывающие, гор-

но-химические заводы и т.п.). Постоянная превышающая норму примесь в воздухе токсичных газов или пыли (в т.ч. тяжелых металлов) приводит к последовательному нарушению биологических процессов и влечет за собой ослабление, болезни и отмирание насаждений. Этот процесс обычно усиливается под воздействием различных сопутствующих загрязнению воздуха антропогенных факторов (рекреация, неупорядоченные рубки деревьев, пожары, бытовое загрязнение, механические повреждения растительности и почвы).

Динамику деградационных процессов под влиянием разного сочетания названных факторов можно рассмотреть на примере еловых экосистем чернично-вороничного экологического ряда в условиях Мурманской области (в зоне деятельности комбината «Североникель» (окрестности г. Мончегорска). Под влиянием одних только эмиссий сернистого газа в смеси с металлами (в случае медленного нарастания нагрузки загрязнения атмосферы) типичные для региона ельники чернично-вороничные превращаются в техногенную пустыню в течении 55–65 лет. На участках же, где кроме загрязнения проводились рубки и проходили пожары, пустыня образуется уже через 30–35 лет (Tsvetkov, 1993; Цветков, Цветков, 2003).

Превращение полночленного елового БГЦ в эродированную и загрязненную пустошь происходит в следующей последовательности. Первоначально идет медленное расстройство функциональной организации и структуры сообщества. Сравнительно быстро (за 10–15 лет) исчезают зеленые мхи и газостойчивые лишайники, отмечается нарастание дефолиации деревьев. Последнее происходит вследствие ускоренного старения и более быстрого спада хвои.

Динамику вторичных сукцессий лесной растительности на нарушенных человеком землях хорошо отражает схема на рис. 63, составленная нижегородскими экологами – лесоведами А.К. Ибрагимовым и К.К. Полуяхтовым (1981).

По мнению Л.Я.Курочкиной, Д.В. Вухерера (1987) сингенетические сукцессии, к которым относят рассмотренные на рис. 63 нижегородскими биоэкологами, могут быть двух типов. В одних случаях изменения протекают по схеме нейтральности. Основу стадий сукцессии составляют виды растений одной биоморфы; но относящиеся к одной или к близким экоморфам. В других случаях имеет место острая межвидовая конкуренция,

разворачивающаяся между видами одной или близких экоморф или близких биоморф. В подобных динамических рядах наиболее четко выражены явления ингибирования и толерантности.

Этапы		Стадия	Фазы
Этапы	А. Начальной	I. Мертвопокровная (открытых фитоценозов)	1. Несомкнутых пионерных группировок (проростков)
		II. Травяная (мохово-травяная)	2. Смешанно-луговых зарослей (семянников)
			3. Травяная (сорно-луговая)
		III. Древесно-кустарниковая (сомкнутых моноценозов)	4. Травяно-кустарниковая
			5. Мертвопокровных лесостепей (смыкание полог)
	Б. Собственно лесной	IV. Пионерной породы (агрессивного эдификатора)	6. Разреживание древостоев (проникновение лесных видов)
			7. Пионерной породы
		V. Главной породы (мощного эдификатора)	8. Смешанных насаждений
			9. Условно одновозрастных древостоев
			10. Относительно разновозрастных древостоев
			11. Абсолютно разновозрастных древостоев

Рис. 63. Биогеоценологические этапы формирования лесных БГЦ на нарушенных землях среднего Поволжья (по А. Ибрагимову и К. Полуяхтову, 1981)

На лесных территориях широко распространена динамика лесных БГЦ: представляющая разнообразные типы смен древесных пород. В зависимости от факторов, обуславливающих смены пород, их подразделяют на климатогенные, эдафогенные, зоогенные, стихийно-катастрофические, антропогенные.

В зависимости от продолжительности процессов смен, их разделяют на вековые (продолжающиеся тысячелетиями), длительные (происходящие в течение нескольких столетий), кратковременные (завершающиеся в течение одного-двух десятилетий, а то и в несколько лет). Вековые связаны с изменениями условий среды, происходящими в связи с изменениями климата, Большого практического значения они не представляют. Вместе с тем

экологу необходимо знать тренды динамики климата, знать на каком отрезке климатического цикла находится текущее время.

Смены длительного характера обычно обусловлены эндогенными изменениями экологической среды, отмечаемыми в спонтанно развивающихся высоковозрастных насаждениях (микроклимат, почвенный растительный покров, подрост и др.). В результате блокируется возобновление популяций эдификаторов. Вновь образующуюся экологическую нишу захватывает популяция вида с высокой теневыносливостью. Типичным примером могут служить смены сосны или лиственницы елью, широко распространенные в таежных районах. Механизм смены не сложен. С определенного времени под пологом сомкнутого соснового насаждения под влиянием затенения возобновление главной породы становится невозможным. Но с недостатком света мирится ель, которая постепенно заселяет экологическую нишу. Развиваясь, ель с определенного времени перехватывает у сосны роль эдификатора, формируя специфический микроклимат елового БГЦ. При постепенном выпадении деревьев сосны их верхнего яруса их место по следовательно занимает ель. В течение 70–90 лет с начала выхода отдельных особей и через 200–270 лет после поселения под пологом ель окончательно захватывает лидирующее положение в БГЦ. Таким же образом ель или пихта могут вытеснить дуб, ясень.

Кратковременные смены происходят в результате сплошной рубки хвойного насаждения или после интенсивного его выгорания. Экологические условия на сплошной вырубке или на гари оказываются благоприятными для поселения некоторых древесных пород, называемых породами-пионерами. Здесь много света, относительно благоприятны почвенные условия. Породы-пионеры отличаются нетребовательностью к условиям среды, обильным и частым семеношением, большим радиусом разлета семян, способностью к вегетативному возобновлению, энергичным ростом в молодом возрасте. Все это обеспечивает породам-пионерам быстрое заселение освободившейся территории. Уже к концу первого десятилетия при естественном тчении событий на месте высоковозрастного сосняка или ельника образуются молодые березняк или осинник производные (первоначально ель не полностью сформировавшиеся, с объединенным составом и с упрощенной организацией – неполноценные биогеоценозы) – прообразы будущих нормальных биогеоценозов производного типа.

При рассмотрении динамики лесных БГЦ важно познакомиться с таким понятием как климакс. Любой биогеоценоз, достигший в сингенезе максимального соответствия с окружающей средой и оптимального состояния, вступает в некую заключительную стадию приблизившегося к состоянию коренного («зрелого») биоценоза. В таком состоянии слабо пульсирующих изменений биоценоз остается бесконечно длительное время, пока не произойдет значимого изменения климата.

В российской лесной биогеоценологии понятие климакса часто отождествляется с понятием «выработавшегося» насаждения или «узловое сообщества». Считается, что такое состояния насаждение достигает в процессе длительного исторического развития, максимально сбалансировав свою биологическую структуру и уровень функционирования с потенциальными возможностями экотопа. При этом многие исследователи (Лавренко, 1959; Ярошенко, 1961; Сукачев, 1964 и др.) убеждены в относительности, в известной условности пребывания насаждения в таком состоянии.

С позиций представлений об организованности мира лесной покров территории может рассматриваться как биологическая система, развивающаяся в условиях многомерных нелинейных сред (Гапонов-Грехов, Рабинович, 1988). Лесной БГЦ, как всякая реальная структура, локализованная пространственным образом в условиях постоянно изменяющейся упорядоченности (между самоорганизованностью и турбулентностью) окружающего мира, стремится к поддержанию динамически неравновесного состояния. Этому состоянию больше всего соответствует климаксовое.

В современном представлении (Уткин, 1992; Ипатов, Герасименко, 1991) климаксовое состояние лесного БГЦ должно характеризоваться выраженной парцеллярной неоднородностью. Биогеоценологами (см. Уткин, 1992) прорабатывается концепция о мозаично-циклической структуре лесного БГЦ в стадии климакса. На участке леса, достигшего некоего «пика» в своем развитии, лесная растительность должна быть представлена многими фазами (этапами) развития одновременно отражающими состояние непрерывности развития ценоза. Фаза «оптимума» должна переходить через фазу старости в состояние распада, на которую в свою очередь должна накладываться в свою очередь фаза возобновления. Эта непрерывность должна проявляться в БГЦ во временном масштабе и пространственно. Ю.П. Демаков и К.К. Калинин (2003) приводят следующие соображения относительно понятия климакс в лесоведении:

1. климаксное сообщество – не есть нечто единое, а представляет собой в каждом данном месте одну из точек в непрерывном ряду возможных климаксных формаций. На характер климакса оказывают влияние климат, почва, рельеф местности, пожары и деятельность животных. Климакс может представлять собой изменчивую мозаику сукцессионных стадий, поддерживаемую локальными воздействиями ветра, мороза или других факторов смертности пределах сообщества

2. концепция климакса весьма важна в теории биогеоценологии. Следует однако, признать, что климакс является, по сути дела, идеализированной абстракционной категорией, поскольку ни одно реальное сообщество не может фактически достигнуть этого состояния вследствие неустойчивости условий среды и постоянных нарушений. С этими соображениями ученых нельзя не согласиться.

Эдификаторные виды в таком биогеоценозе должны быть представлены разновозрастными популяциями, слагающими несколько парцелл. Такое состояние обеспечивает организмам с длительным периодом жизни устойчивость, а развивающемуся ценозу – стационарность. Наличие на сравнительно небольшом участке разных фаз развития обеспечивает проявление разнообразия микро- и мезообитаний по всему комплексу экологических факторов, сохранение максимального количества экологических ниш и биологического разнообразия видов на всех уровнях трофической пирамиды.

Принято считать, что в состоянии климакса насаждение сохраняет только флуктуационную пульсирующую динамичность, стабильно проявляющуюся неустойчивость, выработанную в ходе длительной истории. Это будет устоявшаяся циклическая изменчивость свойств и функций, не выходящая за определенные рамки и не приводящая к рискованным возмущениям. Остается, правда, открытым вопрос о физических параметрах, о надежном «мериле» этих допустимых колебаний. В литературе такие придержки отсутствуют.

Механизмом, побуждающим по большому счету динамизм биологических процессов в экосистемах, выступает постоянный биохимический дисбаланс между биотой и эдафотопом, поддерживающий диалектически извечный круговорот вещества и энергии в Биосфере. Своеобразным «локомотивом» в этом механизме выступает биогенная часть БГЦ. Опираясь на инертное начало местообитания, как на определенный экотопический фундамент, биота придает своей системе необходимый и определенный ди-

намизм, обеспечивает ее эволюционность. Таким образом, параметры продуктивности, динамизм и критерии устойчивости экосистемы во многом определяются составом и структурой ее биогенной составляющей.

Реальная экосистема, даже предоставленная сама себе, не сможет долго существовать без «всплесков» и «депрессий» в функционировании, т.е. без аномальных отклонений от филогенетически заданной и выравненной «траектории» развития. Рамки этих колебаний объективно не определены, частота их не прогнозируема. Отсюда сомнения ученых относительно реальности существования климаксового состояния, суждения о надуманности и виртуальности этого явления. Вместе с тем отметим: многие лесоводы-экологи дают достаточно убедительные иллюстрации существования устойчивых климаксовых сообществ.

Заслуживают внимания в этой связи представления о специфичности энергетики леса в климаксовой стадии. Все говорит за то, что в состоянии климакса «выработавшаяся» экосистема (в условиях выравнивания отпада и прироста) расходует энергию внутренних и внешних связей лишь на поддержание достигнутого равновесия. Поскольку, равновесие это близко к предельно возможному в объеме связей и функций БГЦ, затраты на его поддержание минимальны. Большая часть накопленного жизненного экосистемой потенциала находится как бы в резерве, готовая в любое время быть мобилизованной всей мощью на ликвидацию последствий возможного стресса.

Исключительное популяционное разнообразие состава лесных экосистем создает высокую надежность их организации и функционирования. За счет большого видового разнообразия, связи между функциональными элементами лесных экосистем многократно дублируются, подстраховываются (рисунок). Множественность пересекающихся, накладывающихся и параллельно протекающих цепей питания обеспечивают больший охват и более широкое вовлечение элементов косной среды в биологический круговорот, т.е. обеспечивает более сбалансированное использование биогеохимических ресурсов местообитания. Все это обеспечивает достаточно высокую устойчивость естественных лесных насаждений в условиях экологических катастроф. В противовес естественному лесу, монокультуры и вообще искусственно создаваемые насаждения оказываются менее устойчивыми к возмущающим факторам.

Итак, в сравнительно стационарных природных условиях экотопа «устоявшаяся» экосистема (весь набор создающих ее популяций) приобретает достаточно стабильные закономерности флуктуационной (осциллирующей) поступательной динамики. Эти закономерности ложатся в достаточно определенное русло онтогенеза, т.е. на определенную «траекторию» развития экосистемы данного типа.

При отсутствии возмущающих факторов на передний план движущих сил ее развития среди выступают ценотические внутри- и межпопуляционные взаимоотношения, т.е. эндогенные факторы. Интегрированными явлениями развития экосистемы выступают процессы самоизреживания популяции эдификаторов или замены эдификаторов на фоне непрерывной межвидовой конкуренции. Именно с этими процессами, проявляющимися как автономно, так и в разном сочетании, связаны основные прикладные проблемы развития насаждений.

Указанные процессы в онтогенезе лесных сообществ развиваются по хорошо известным биологическим законам, определяемым биологией и экологическими свойствами популяций эдификаторов и субэдификаторов. Многие процессы в онтогенезе насаждений подчиняются законам «кривой большого роста» и легко прогнозируются. Вместе с тем при развитии производных (вторичных) экосистем достаточно четко дифференцируются типы формирования насаждений – обособляющиеся по комплексу свойств динамические ряды развития сообществ, обусловленных их генезисом. Каждая такая траектория оказывается (Цветков, 1986, 1995) имеет свои отличия от линий развития коренных насаждений.

Реакция на воздействие извне зависит во многом от характера воздействия (интенсивности, амплитуды, скорости нарастания нагрузки). Понятно, что более энергичное воздействие на экосистему вызовет и более активный ее отклик. Для экосистем любого уровня сложности характерен определенный порог интенсивности воздействия. Воздействие, превышающее этот порог (предел толерантности) вызовет не повышение активности отклика, а снижение реакции, поскольку многие жизненные функции у компонентов экосистемы будут при этом подавлены (блокированы).

Многое определяет собственная жизненная «программа» экосистемы, ее конституция и жизненная стратегия. Эта собственная программа по мнению Ю.П. Демакова (2000) придает экосистеме определенную автоном-

ность, известную независимость по отношению к окружающей сред. Однако, самостоятельность экосистем не бывает абсолютной, полной. Обычно это открытые системы и поэтому фактический ход событий, т.е. направление развития экосистемы – суть комбинация ответов на сумму непрерывно меняющихся во времени и по интенсивности воздействий извне.

С определенного момента, по накоплению биогеоценозом определенной дозы внешнего возмущающего воздействия появляются первые признаки нарушения стабильности течения метаболических процессов. Полоса колебаний продукционных процессов, реакций отклика на «дежурные» возмущения становится более широкой, а ее средняя (результатирующая) линия опускается к более низким значениям.

В зависимости от характера возмущений линия ответной реакции экосистемы по законам обратных связей может быть нескольких типов. При постоянных (хронических) предпороговых нагрузках эта линия будет направлена по прямой вправо – вниз к летальным значениям нагрузок. Линия наклона зависит от силы возмущающего фактора и сложности структуры ценоза. Если величина нагрузки через какое-то время снизится, экосистема, не прошедшая точку необратимости изменений, может стабилизироваться, чаще всего – на более низком уровне функционирования.

В случае разового стресса ударного типа все зависит от величины возмущения. В одном случае линия отклика пойдет под углом к оси абсцисс (после резкого падения жизненности экосистема через какое-то время повторится ситуация с постоянной предпороговой нагрузкой). В другом случае восстановит свой потенциал: линия отклика снова поднимется до прежних значений. В третьем случае – экосистема продолжит существование, но уже на более низком уровне.

Современные представления об отклике экосистем на экстремальные воздействия (Пузаченко, 1992) подсказывает возможность разнообразных других линий постстрессового поведения. Указывается на возможности возникновения разных типов пульсирующих динамик (с постепенным повышением или понижением результирующей, а также с сохранением жизненности примерно на одном уровне). При этом как верхние, так и нижние пики кривых могут быть в разной степени закругленными, а могут быть односторонне острыми, в зависимости от характера смен действия возмущающих факторов. Эти особенности будут показывать с одной сто-

роны на реактивность смен экологической обстановки, с другой – на характер толерантности биоценоза.

На определенном этапе понижения линии положительного отклика экосистемы на стресс происходит смена приоритетных факторов, определяющих существо прежней системы. Происходят сдвиги в функционально-морфологической структуре экосистем (Винокуров и др., 2000). Изменяется соотношение природных и антропогенных компонентов, обеспечивающих до того сохранение коренных свойств экосистем (компонентов экотопа). Изменяется структура эдификаторов-субэдификаторов, изменяется экотопическая среда.

Важно научиться оценивать поведение системы в критических ситуациях, с тем чтобы управлять их развитием, предугадывать и предотвращать риск кризисных обстоятельств. Обобщенные представления о состоянии экосистем в критических ситуациях хорошо изложены в работах Ю.Г. Пузаченко (1992), Н.Ф. Реймерса (1994); Ю.П. Демакова (2000).

Лесоэкологическая интерпретация основных законов поведения лесных насаждений применительно к стрессовым ситуациям в лесохозяйственной практике может быть представлена следующими закономерностями.

1. Существуют минимальные пороговые значения объемов вовлекаемого в биологический круговорот экосистем вещества и энергии, ниже которого экосистема теряет способность адекватно реагировать на возмущающие воздействия и сохранять «упругость» реакций.

2. Имеют место минимальные значения площадей участков леса, способного устойчиво функционировать даже без возникновения кризисных ситуаций. Расчленение лесных массивов дорогами, трассами трубопроводов, ЛЭП ощутимо снижает их устойчивость.

3. Более высокая устойчивость к антропогенным воздействиям насаждений высокопроизводительных местообитаний обусловлена, с одной стороны, большим видовым разнообразием биоты, с другой – большим потенциалом среды обитания, большей массой живого вещества на критически минимальной площади местообитания.

4. Сплошнолесосечная рубка по своему воздействию на экосистему носит типичные черты катастрофы. Экосистема перестает существовать, на какое-то время возникает своеобразная «экологическая дыра» в биосфере.

С этого момента начинается новый цикл формирования производной экосистемы, с совершенно иным биогеоценотическим статусом.

5. Направление и скорость формирования вторичных экосистем, степень сохранения новым биогеоценозом свойств исходной системы зависит от глубины изменения при рубке древостоя свойств экотопа. Риск утраты коренных свойств Лесной БГЦ, как любая открытая биологическая динамическая система, в своем проявлении подчиняется общебиологическим закономерностям. Его свойства и структура, будучи отчетливо детерминированными условиями экотопа и складывающимися биоценотическими взаимоотношениями, перманентно циклически и поступательно перестраиваются. В своем функционировании лесной БГЦ, как всякая экосистема генетически нацелен на достижение некоего стационарно осциллирующего состояния, состояния динамического равновесия. Эта «устремленность» на уравнивание продукционных, обменных энергетических процессов (на основе сбалансирования синтеза и деструкции вещества и совершенствования цепей питания) привнесена в экосистему эволюционно, предопределена свыше. Природа ее никогда, очевидно, так и не будет познана человеком.

Устремленность на уравнивание процессов и функций экосистемы многоаспектна. Она проявляется в направленных изменениях популяционного состава, в согласованности ритмики и продукционных объемов метаболизма, в превращениях энергетических потоков. Некой конечной целью развития экосистемы принято рассматривать условно его климаксовую стадию, т.е. вступление в состояние своеобразного теоретически полного биогеохимического баланса и биогеоценотического оптимума (гомеостаза). Однако это гипотетическое суперравновесное, наиболее «благополучное» во всех отношениях существование биогеоценоза, остается все же «вещью в себе». Даже теоретически, в масштабах жизненного цикла лесного насаждения существование полностью уравновешенного и сбалансированного не изменяющегося по структуре БГЦ нереально. Чтобы существовать, БГЦ (экосистема) должна непременно развиваться, непрерывно перестраиваться, эволюционировать. Экосистемы подсказывает применение в системе хозяйства не сплошных рубок, обеспечивающих поддержание наследования свойств исходного биоценоза. На этом основываются все лесоводственные приемы управления формированием производных насаждений.

11. ЭНЕРГЕТИКА БИОГЕОЦЕНОЗА

Оценка функционирования БГЦ невозможна без познания количественной и качественной сторон его энергетики. Тип обмена веществом и энергией между блоками сообщества, между элементами в блоках по В.Н. Сукачеву — одно из определяющих свойств БГЦ. Профессор Уткин А.И. (1980), рассматривая энергетику леса, указывает на наличие в БГЦ нескольких видов энергии (по классификации Г.Н. Алексеева, 1978): радиационной, химической, тепловой, механической, биофизической, магнитостатической. Все эти виды образуют два типа потоков: геофизические и биохимические. Основу геофизических потоков представляет электромагнитное излучение Солнца, поступающее в БГЦ в виде прямой и рассеянной радиации.

Для функционирования фитоценоза имеет значение не весь спектр доходящий до земли солнечной радиации, а ее физиологически активная часть (0.3–0.8 мкм), точнее — фотосинтетически активная радиация (ФАР), Это лучи в интервале длин волн 0.38–0.71 микрометра. Кроме физиологически активной в функционировании лесного БГЦ принимает участие длинноволновая радиация (тепловая радиация инфракрасного диапазона, т.е. с длиной волн 4–100 мкм).

Основная масса потока солнечной радиации в биогеоценозе превращается в тепловую энергию. Только около 1 % общей и примерно 2 % — физиологически активной радиации переходит в химическую энергию. Основу химической энергии составляет энергия реакции фотосинтеза и дыхания, энергия синтеза органического вещества.

Исследования (Лосицкий, Чуенков, 1980) показывают сходство древесных пород по потенциальной удельной энергетической продуктивности (табл. 23).

Приведенные в табл. 23 показатели продуктивности согласуются со скоростью роста каждой из рассматриваемых древесных пород. Физиологически постоянная величина годового прироста на единицу теплообеспеченности может быть объяснена тем, что процесс превращения солнечной энергии при помощи фотосинтеза в органическое вещество протекает везде одинаково и что состав фотосинтетически активной радиации на поверхности суши не изменяется по географическим районам. По мнению

физиологов (Иванов, 1946) биологическая сущность представленной закономерности – сходство величин урожаев органической массы у разных древесных пород объясняется сходством поглощения древесным пологом физиологически активных лучей.

Таблица 23

Некоторые показатели энергетики древесных пород

Порода	На 1 кДж/см ² за год		На 100 °С активных температур	
	по запасу	по производительности	по запасу	по производительности
Сосна	0,04	0,08	0,22	0,40
Ель обыкновенная	0,06	0,10	0,31	0,52
Дуб обыкновенный	0,03	0,05	0,19	0,31
Береза повислая	0,04	0,05	0,20	0,27
Осина	0,05	0,07	0,26	0,38
Ольха серая	0,04	0,05	0,21	0,28

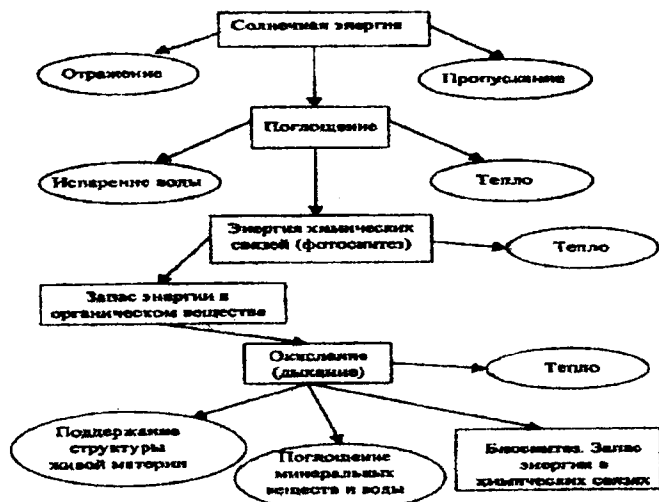


Рис 64. Использование солнечной энергии лесным биогеоценозом (по А.Молчанову, 1964)

Многообразные процессы преобразования одного вещества в другое, широким потоком происходящие в БГЦ – это в сущности последовательные цепи непрерывных последовательно протекающих химических (биохимических) реакций.

Химическую энергию в БГЦ способны аккумулировать, преобразуя энергию Солнца, только компоненты фитоценоза – зеленая растительность. Все остальные организмы леса – участники пищевых цепочек, являются только потребителями энергии. Если фитоценоз имеет дело с освоением геофизической энергии, то остальные элементы БГЦ (на последующих звеньях цепей превращений) – уже с биохимическим потоками. Посредством потоков химической энергии осуществляется обмен вещества между отдельными элементами БГЦ.

В лесных биогеоценозах умеренной зоны около 60 % аккумулированной при фотосинтезе энергии идет на транспирацию. На фотосинтез расходуется всего 1.5%, на дыхание – 0.5%. Остальное, как уже отмечалось, тратится в основной на поддержание организмами теплового баланса с окружающей средой.

При рассмотрении энергетики БГЦ наиболее существенным является КПД протекающих в нем фотосинтетических (ассимиляционных) процессов. В разных географических условиях, в разных местообитаниях солнечная энергия расходуется на эти процессы с разной эффективностью. Показателем КПД фотосинтеза может служить отношение связанной зелеными растениями солнечной энергии к суммарной радиации, поступающей в БГЦ в единицу времени (год, вегетационный период). Физиолог В. Лархер (1978) предлагает для этих целей использовать соотношения аккумулированной химической энергии и поглощенной световой энергии. Сложность однако представляет определение накопленной энергии. Вместе с тем известно, что какая-то часть энергии консервируется в фитомассе лесного биогеоценоза. Эта фитомасса обладает определенной теплотворностью (при превращении химически связанной энергии в тепловую). О величинах её можно судить по данным К.Н. Дьяконова (1996; табл. 24).

Приближённые расчёты – перевод приведённых значений на фитомассу 50-летнего сосняка черничного с составом 70С20Б10Е и с запасом $146 \text{ м}^3/\text{га}$ дают следующую суммарную величину аккумулированной энергии:

$$19 \text{ Кдж} \times 86000 \text{ г} = 1634000 = 1634 \text{ Мдж.}$$

При изучении и оценках потоков энергии между отдельными элементами БГЦ пользуются методом баланса. Оцениваются потоки на входе и на выходе блоков БГЦ. Преобразование же потоков внутри блоков – «черный ящик». В качестве критериев энергоёмкости элементов или компонентов

БГЦ используется удельная теплота сгорания или теплосодержания системы. Химическая энергия в БГЦ в основном превращается в тепловую, которая «работает» главным образом в натуральном не преобразованном виде, т.е. в виде теплоты.

Таблица 24

Теплота сгорания растений и их элементов в лесных биогеоценозах
Подмосковья (по К.Н. Дьяконову, 1996)

Растительный элемент	Зональность, %	Удельная теплота сгорания, Кдж/г а.с.в.
Сосна обыкновенная		
древесина	0,5	20,93
хвоя	2,5	21,35
кора	2,2	21,05
ветви	1,3	20,67
Ель европейская		
древесина	0,3	20,10
хвоя	2,5	20,31
ветви	1,5	20,10
Береза повислая		
древесина	2,8	19,26
листья	2,7	19,24
Черника, листья	1,5	18,43
Папоротник Орляк	1,4	18,84
Кислица		18,15
Осоки	3,9	17,38
Разнотравье	5,5	17,75
Мох Шребера	2,7	17,50
Кукушкин лен	2,1	17,25
Корни деревьев		16,25

Принципиальная схема основных энергетических потоков в основных блоках биогеоценоза представлена на рис. 63. Механическая энергия в БГЦ представлена несколькими формами. Это, прежде всего кинетическая энергия воздушных потоков, потоков воды, осадков. С ней связаны разнообразные механические движения стволов, ветвей и перемещения элементов биогеоценозов. Энергия этих движений весьма значительна. Дерево в этой связи можно рассматривать как механическую систему, обладающую определенной устойчивостью против воздушных потоков. К разряду механической энергии относится кроме того энергия рыхления почвогрунта корнями деревьев, а так же энергия «скрепления» корнями подверженных

разрушению почв. Своеобразную форму представляет «энергия антигравитации». Это энергия конструирования трахеид и ксилемных тканей стволов деревьев в направлении против сил притяжения.

С учетом механических силовых систем, обеспечивающих устойчивость деревьев лесоводы подходят к конструированию полезащитных ветрозащитных лесных полос, противозерозионных, противоселевых, противолавинных лесных объектов. Механический характер имеют и большая часть антропогенных воздействий на лес.

Таким образом, в лесных БГЦ протекают процессы основывающиеся на разнообразных видах энергий. Эти виды энергии связаны и образуют цепь превращений. Наиболее существенны потоки в цепи: элетромагнитная энергия солнечной радиации – химическая энергия фотосинтеза – биохимические процессы преобразования вещества в цепях питания и перехода одного элемента БГЦ к другому – тепловая энергия обеспечения «метоболизма» – потеря тепла.

В сущности, поступающая в БГЦ энергия не исчезает, а, последовательно преобразуясь, проходит по всем цепям питательных потоков в соответствии с законами энтропии, уходит в окружающее пространство. В планетарном масштабе энергия, поступая из космоса, проходя по экосистемам Земли, в космос же и уходит. Известные ученые – популяризаторы П.П.Второв и Н.Н.Дроздов это явление образно уподобляют системе из водного потока, реки и мельничного колеса. Водный поток в этом случае – поток энергии, колесо – биогеоценоз. Поток текущей воды из вне, включаясь в систему, поддерживает функционирование экосистемы, вращение колеса и уходит за ее пределы, исчезает.

Главным механизмом, обеспечивающим «запуск» очередного цикла большого геологического круговорота, выступает, как известно, энергия радиационного распада в глубинах и геологических толщах Планеты. На стадии переработки изверженных горных пород в круговорот на планете поступает новая порция энергии – энергия Солнца. На этапах выветривания, отложения, образования осадочных пород и метаморфизма в круговорот включается живое вещество, порождаемое и питаемое энергией космоса. На некоторых этапах формирования метаморфических пород, выделения энергии и накопления информации важную роль играют зеленые растения.

Лесные БГЦ представляются теми первичными звеньями, через которые реализуются большой геологический и малый биологический круговороты вещества в Биосфере. Современные знания энергетики биогеоценозов не позволяют построить точные энергетические балансовые модели. В качестве приближённой модели приводятся схемы (рис. 65, 66), предложенные в компиляции А.И. Уткиным (1980) и Л. Рысиным (1980).

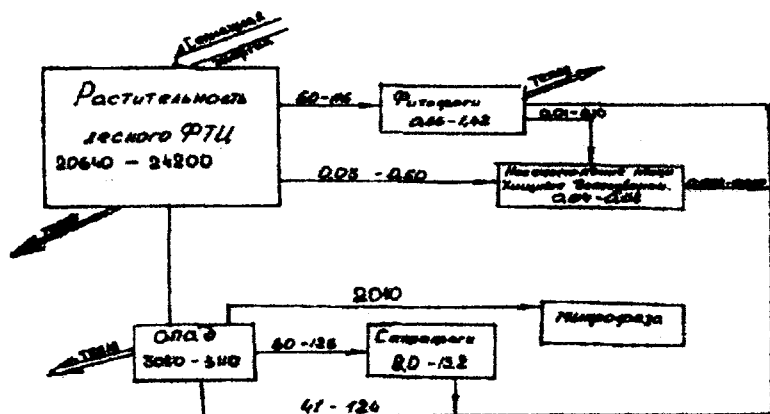


Рис. 65. Балансовая модель потоков вещества в лесном БГЦ (по А. Уткину, 1980)

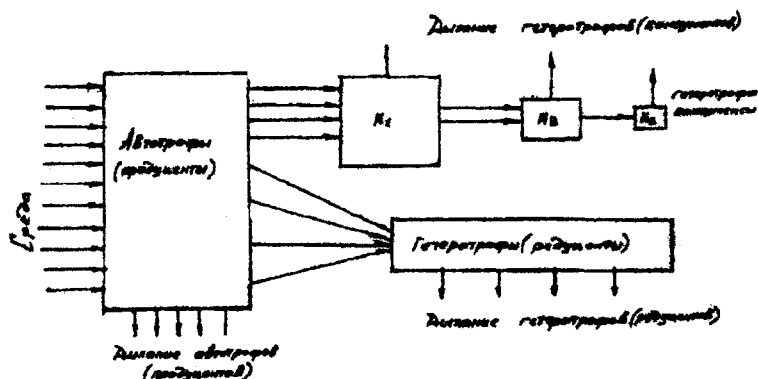


Рис 66. Схема основных энергетических потоков в ФТЦ (по Л. Рысину, 1980)

Представляет интерес оценка энергетических параметров лесных экосистем области. Если принять, что средний приход солнечной радиации на лесных землях области оценивается в $105\text{--}120 \text{ ккал/см}^2$ в год (Алексеев, 1975, Будыко, 1988), общее ежегодное поступление энергии в леса области будет составлять $4.63 \cdot 10^{17}$ Мдж.

Известно, что используемая в метаболических процессах лесных сообществ энергия оценивается только в 0,3 % от поступающей суммарной радиации, что составляет по региону $1.39 \cdot 10^{14}$ Мдж. Большая часть этой энергии по биологическим и биогеохимическим каналам проходит в экосистемных круговоротах и превращается в энергию синтеза живого вещества.

Компиляционный анализ литературных данных (Базилевич, Родин, 1971; Дылис, 1987; Дьяконов, 1988, 1996; Уткин, 1989; Успенский, 1990) с использованием приемов экстраполяции и интерполяции позволяет приближенно охарактеризовать некоторые другие показатели энергетики лесных экосистем Архангельской области. В частности, исходя из средних величин годичной продукции представительных биогеоценозов, можно сопоставить коэффициенты КПД фотосинтеза по подзонам тайги (табл. 25).

Таблица 25

Эффективность использования солнечной энергии лесными экосистемами

Подзона	Тип леса	Радиационный баланс, Мдж/м^2	Продукция		КПД фотосинтеза
			кг/м^2	Мдж/м^2	
Притундровая	Ельник кустарниковый	1700	0,21	8,00	0,48
Северотасжная	Сосняк долгомошный	1750	0,54	11,06	0,63
Среднетаежная	Сосняк долгомошный	1830	0,88	18,60	1,02

Значения радиационного баланса рассчитывались по данным Н.К. Дьяконова, 1988 (компиляция), КПД фотосинтеза определялся как отношение годовой продукции, выраженной через удельную теплоту сгорания органической продукции к величине радиационного баланса на рассматриваемой территории. Материалы табл. 25 дают реальное представление о масштабах энергетических функций лесных территорий области. Эти масштабы воистину космические: каждый гектар леса «принимает» ежегодно $1,75 \cdot 10^7$ Мдж. радиационной энергии.

Как следует из табл. 24, синтез живого вещества в лесном биогеоценозе оказывается «энергетически рентабельным» лишь на широте средней подзоны тайги и южнее. В притундровой подзоне поступающая солнечная энергия (радиационный баланс участка) практически в два раза выше того количества тепла, которое получаем от сжигания синтезированной экосистемами органической материи. Большая часть поступающей от солнца энергии тратится здесь на поддержание элементарных жизненных функций растительности, а не на синтез нового вещества. Энергетически продуктивность биогеоценоза в притундровых лесах выше, чем в северной тайге на 38 %, продуктивность северотаежного – выше, чем среднетаежного – на 68 %. Эти данные хорошо показывают как осторожно человеку нужно относиться к использованию краев северных лесов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лесной биогеоценоз – одно из сложнейших образований биоты на планете в соответствующих условиях местообитания. По мощности потока энергии и вещества, связывающих живую материю и факторы среды, по биологическому разнообразию и эффективности функционирования он сопоставим только с наиболее сложными по функциональной организации сообществами коралловых рифов тропических морей. На примере лесных биологических систем наиболее очевидна вездесущность всеобъемлющих и всепроникающих взаимосвязей компонентов и элементов сообществ живой материи на планете. Носителями этих множественных взаимосвязей являются многоликие вещество и энергия.

Основными компонентами состава лесных сообществ выступают многочисленные биологические виды лесообразующих древесных пород. Широкая география лесов на планете определяет исключительное флористическое разнообразие лесных биогеоценозов. В числе эдификаторов представители как типично лесной, в т.ч. таежной флоры, так и множественные популяции представителей субарктических, альпийских, полустепных и полупустынных флор, представители флор всех континентов и большинства природных зон, за исключением антарктических, арктических пустынь.

Важнейшим свойством лесных насаждений является высокая продолжительность жизненных циклов эдификаторных ярусов, исчисляемые многими десятилетиями и столетиями. Это свойство выдвигает леса в число наиболее действенных биосферных образований, оказывающих кардинальное влияние на глобальный круговорот углерода, на поддержание жизненно важного соотношения кислорода и углерода в атмосфере. Леса здесь выполняют роль важного резервного фонда.

Продукционно-функциональный состав лесных сообществ, как и биогеоценозов других типов, формируется по принципу взаимовыгодности всех участвующих в нем видов. Сравнительно короткие (4–5 звеньев) пищевые цепи лесных сообществ характеризуются высокой эффективностью передачи энергии на более высокие ее уровни. Одновременно в лесном сообществе идет непримиримая «борьба всех против всех»: в ходе ко-

торой реализуется на межвидовом и на внутривидовом уровнях достаточно жесткий естественный отбор организмов.

Разнообразие местообитаний лесных экосистем, географически широкое флористическое богатство древесных пород-эдификаторов и субэдификаторов, сопутствующих пород, разная продолжительность звеньев онтогенеза, одновременность сроков кульминации продуктивности обуславливают необычайно богатое фитоценотическое многообразие морфологического и продукционного проявления лесных биогеоценозов. Это разнообразие постоянно множится под влиянием изменяющихся условий внешней среды и вследствие поступательного развития организационной структуры и внутренней среды сообществ. Соответственно, очень разнообразны и динамичны свойства и функции лесных биогеоценозов. Бесчисленное множество лесных биогеоценозов составляет континуум множественных и разнообразных динамических цепей единого лесообразовательного процесса на Земле. Существование непрерывного лесообразовательного процесса является залогом поддержания жизни на планете, выживания человечества.

Находясь в поле активного воздействия человека и природных стихий, различаясь структурной организацией и биологией слагающих их видов и популяций, лесные биогеоценозы оказываются весьма динамичными биологическими системами. Динамизм проявляется прежде всего во временном измерении. Каждый тип сообществ, маркируемый соответствующими видами – эдификаторами (лесообразующими древесными породами), характеризуется своим типом онтогенеза и соответствующими сроками прохождения биологических этапов, в т.ч. этапами возмужалости, количественной, биологической спелости, а также сроками и выраженностью кульминации хозяйственных, технических и экономических показателей. Под влиянием внешних воздействий закономерности природных процессов повсеместно и перманентно изменяются.

Будучи связанными с комплексом экологических географически обусловленных факторов, лесные насаждения характеризуются высоким разнообразием пространственного проявления. Комплексы лесных сообществ образуют разные иерархические уровни лесного покрова и более чем на четверти суши формируют важнейшие свойства биосферы. В соответствии с неоднородностью и изменчивостью пространственной органи-

зации многопланово изменяется география продукционного потенциала, эффективность средообразующих, средостабилизирующих и ландшафтоформирующих свойств лесов. Непрерывный пространственный континуум образуют фитоценотическая структура, продуктивность и емкость функционирования.

В отличие от экзотически сложных морских биологических систем, экосистемы лесов значительно активнее вовлекаются в хозяйственное использование и оказываются открытыми для множества различного рода воздействий антропогенно-техногенного характера. Леса, в частности, первыми подвергаются эмиссиям выбрасываемых в атмосферу вредных веществ (технический озон, сернистый газ, окислы углерода, азота, тяжелые металлы и пр.).

Широкое распространение и высокая социально-экономическая значимость лесов выводит их в число важнейших народно-хозяйственных объектов, обеспечивающих существование человека. А способность их к самоорганизации и обусловленный этим свойством весьма выигрышный статус возобновляемых природных образований делает их привлекательными для многих направлений природопользования.

Эффективность использования лесов, сохранение таких их свойств, как самовозобновление и нацеленность на прогрессирующее развитие невозможно без постоянного контроля и управления развитием. Этими инструментами можно овладеть только при познании не простой природы лесного биогеоценоза, закономерностей его формирования в конкретных условиях среды и хозяйственной деятельности, без знания законов развития и продуцирования лесного сообщества.

ЛИТЕРАТУРА

Абатуров Б.Д. Роль животных-землероев в перемещении химических веществ в почве // Проблемы биогеоценологии. М. Наука. 1973. С. 5-11.

Акулова Е.А., Жмур Д.Г., Цельникер Ю.Л. Количество и спектральный состав света под пологом леса разной сомкнутости и состава // Ботанич. журн. Т. 51. 1966. № 6.

Алексеев В.А. О пропускании солнечной радиации пологом древостоев // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Мысль. 1967. С. 15-35.

Алексеев В.А. Приход ФАР на уровне отмирания ветвей как показатель теневыносливости сосны обыкновенной // Лесоведение. 1973. № 4.

Алексеев В.А. Световой режим леса. Л. 1975.

Алексеев В.А., Бердси Р. Углерод в экосистемах лесов и болот России. Л. 1994.

Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. Т. III. Л. 1964. 222 с.

Александрова В.Д. Об объектах биогеоценологии // Ботан. журн. 1971. Т. 56. №. 9. С. 1225-1238.

Банникова И.А. Влияние древесной и кустарниковой растительности на развитие нижних ярусов лесных биогеоценозов. М. Мысль. 1967.

Барабин А.И. Сохранность урожаев семян ели в Архангельской области и достоверность прогноза // Информац. бюллетень ЦНТИ Арханг. обл. 1983. С. 80-83.

Басов В.А. Семеношение хвойных как основа воспроизводства лесных ресурсов на Европейском Севере // Биологич. проблемы Севера. VII всесоюзный симпозиум: тезисы докладов. Петрозаводск, 1976. С. 78-79.

Бауэр Л., Вайничке Х. Забота о ландшафте и охрана природы М. Прогресс. 1971. 264 с.

Беклемишев В.Н. О классификации биогеоценологических (сифизиологических) связей // Бюллетень МОИП. Отдел биол. 1951. Т. 56. №. 5. С. 3-30.

Белов С.В. Лесоводство. М. 1983. 376 с.

Белецкий И.Б. Плодоношение сосны на Кольском полуострове (исследования и рекомендации производству). Мурманск. 1968. 131 с.

Берри Б.А., Кузнецов О.Л., Баренбаум А.А. Циклы: состояние и проблемы исследования // Вестник МГУ. Сер. геогр. 1992. № 1. С. 17-24.

Богданова Т.Л. Общая биология в терминах и понятиях. М. Высш. шк. 1988. 128 с.

Бродский А.К. Краткий курс общей экологии. С.-Петербург. М. 1996. 162 с.

Бобкова К.С. Рост и формирование корней сосны и ели в условиях северной подзоны тайги // Автореферат диссерт. на соиск. учен. степ. кандид. биолог. наук. Л. 1974. 28 с.

Бобкова К.С. Фитомасса древостоев // Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов Европейского Севера. Л. 1981.

Быков Б.А. Введение в фитоценологию. Алма-Ата. 1983. 248 с.

Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М. Научный мир. 2002. 336 с.

Бяллович Ю.П. Биогеоценотические горизонты. Труды ИОИП. Т. 3. 1960.

Бяллович Ю.П. Ю.П. Биогеоценотические основания теории систем лесов // Проблемы биогеоценологии. М. Наука. 1973. С. 47-57.

Бяллович Ю.П. Система биогеоценозов // Проблемы биогеоценологии. М. Наука. 1973. С. 23-36.

Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л. Наука. 1983. 248 с.

Верхоланцева А.В., Бобкова К.С. Влияние почвенных условий на корневые системы древесных пород в еловых насаждениях подзоны северной тайги. Сыктывкар. 1972.

Возможности современных и будущих фундаментальных исследований в почвоведении // Группа ученых США / Soil Science Society of America, Inc. Madison, Wisconsin, USA. / Перевод В.О. Таргульян, М.И. Герасимовой / М. Геос. 2000. 136 с.

Воронов А.Г. Геоботаника. М. Высш. шк. 1973. 384 с.

Воронов А.Г., Тигунова Л.Н. О стадиях формирования фитоценозов // Бюллетень МОИП. Отдел биолог. 1957. Т. 62. вып. 5.

Воронцов А.И. Биологические основы защиты леса. М.: Высш. школа. 1963. 312 с.

Воронцов А.И. Лесная энтомология. М. Высш. шк. 1987. 368 с.

Выгодская Н.Н. Радиационный режим 30-летнего дубняка в суточной и сезонной динамике / Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М. Наука. 1967. С. 77-94.

Галенко Э.П. Фитоклимат и энергетические факторы продуктивности хвойного леса Европейского Севера. Л. Наука ЛО. 1983. 128 с.

Гапонов-Грехов А.В., Рабинович М.И. О некоторых проблемах нелинейной динамики. Динамический хаос и структуры // Вестник АН СССР. 1988. № 3. С. 3-15.

Гиляров М.С. Биогеоценология и агроценология // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М. Наука. 1980. С. 8-22.

Глазовская М.А. Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. М. МГУ. 1964. 230 с.

Гортинский Г.Б., Калинина А.В., Понятовская В.М. К уточнению терминологии при изучении первичной продуктивности // Проблемы биогеоценологии. М. Наука. 1973. С. 58-71.

Горышина Т.К. Экология растений. М.: Высш. шк. 1979. 368 с.

Гродзинский А.М. О новой концепции аллелопатии // Химические взаимодействия растений. Киев. Наукова думка. 1981. С. 3-18.

Гуриков Д.Е. Экология – наука о нашем доме. Алма-Ата. 1990. 216 с.

Динамика лесных биогеоценозов // Основы лесной биогеоценологии / Под редакцией В.Н. Сукачева и Н.В. Дылиса. М. Наука. 1964. С. 458-486.

Демаков Ю.П. Диагностика устойчивости экосистем. Методологические и методические аспекты. Йошкар-Ола. 2000. 416 с.

Демаков Ю.П., Калинин К.К. Лесоводство. Ведение хозяйства в лесах, поврежденных пожарами. Йошкар-Ола. 2003. 136 с.

Дылис Н.В. Принципы построения классификации лесных биогеоценозов / Основы лесной биогеоценологии / Под редакцией В.Н.Сукачева и Н.В. Дылиса. М. Наука. 1964. С. 487-500.

Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. М. Наука. Комаровские чтения. Т. XXI. 1969. 55 с.

Дылис Н.В. Межбиогеоценотические связи, их механизмы и изучение // Проблемы биогеоценологии. М. Наука. 1973. С. 58-70.

Дылис Н.В. Основы биогеоценологии. М. МГУ. 1982. 151 с.

Дылис Н.В., Уткин А.И., Успенская И.М. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов // Бюллет. МОИП отд. биол. Т. LXIX . № 4. 1964.

Дьяконов С.А. Эффективность использования солнечной энергии растительностью ПТК центральной Мещеры // Вестник МГУ. Сер. 5. География. 1966. № 1. С. 45-52.

Зворыкина К.В. Некоторые особенности структуры травяно-кустарничкового яруса сосняков // Продуктивность и структура растительности молодых сосняков. М. 1973. С. 87-109.

Злотин Р.И. Ходашева К.С. Влияние животных на автотрофный цикл биологического круговорота // Проблемы биогеоценологии. М. Наука. 1973. С. 105-118.

Зонн С.В. Влияние леса на почвы. М. АН СССР. 1954. 160 с.

Зонн С.В. Почва, как компонент лесного биогеоценоза // Основы лесной биогеоценологии. М. Наука. 1964. с.

Ибрагимов А.К., Полуяхтов К.К. Динамика лесной растительности и методы ее изучения. Горький. ГГУ. 1982. 82 с.

Ивашкевич Б.А. Дальневосточные леса и их промышленная будущность. Хабаровск. 1933.

Ипатов В.С. О понятии «фитоценоз» и «элементарной ячейке общественной жизни растений» // Вестник ЛГУ, 1966. № 15. С. 56-62.

Ипатов В.С. Некоторые вопросы теории организации растительного покрова // Ботан. журн. 1970. Т. 55. № 2.

Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Функциональный подход к синузии // Ботан. журн. 1980. Т. 65. № 4. С. 470-477.

Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Статистический анализ квантованности растительного покрова // Ботан. журн. 1985. Т. 70. № 2. С. 255-261.

Ипатов В.С., Герасименко Г.Г. Тип леса как система динамических рядов // Теория лесообразовательного процесса: тез докл. Всесоюзн. конфер. Красноярск. 1991. С. 59-61.

Казимиров Н.И. Ельники Карелии. Кар Ф. АН СССР. Петрозаводск. 1971. 131 с.

Казимиров Н.И. Экологическая продуктивность сосновых лесов (математическая модель). Петрозаводск. 1995. 120 с.

Каменецкая И.В., Зворыкина К.В., Малышева Т.В. Продуктивность растительного покрова в некоторых типах молодых одновозрастных сосняков южной тайги / Продуктивность и структура растительности молодых сосняков. М. Наука. 1973 С. 5-62.

Камшилов М.М. Эволюция биосферы. М. Знание. 1979. С. 22-29.

Катаев О.А. Мозолевская Е.Г. Экология стволовых вредителей. Л. ЛТА. 1981. 87 с.

Карпов В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. М. Наука. 1969. 336 с.

Карпов В.Г., Старостина К.Ф. Новые экспериментальные данные о механизмах регуляции видового состава и строения нижних ярусов биогеоценозов темнохвойной тайги // Механизмы взаимодействий растений в биогеоценозах тайги. Л.: Наука. ЛО. 1969. С. 146-198.

Кобак К.И. Углекислота воздуха как характеристика атмосферы лесного биогеоценоза / Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука. 1967. С. 180-199.

Коваль И.П., Битюков Н.А. Экологические основы пользования лесом на горных водосборах (на примере Северного Кавказа). Краснодар. 2001. 408 с.

Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока. Труды Дальневост. фил. АН СССР., сер. биол. Т. 2 (4). М – Л. 1956.

Колесников Б.П. Генетическая классификация типов леса и ее задачи на Урале // Вопросы классификации растительности. Тр. Ин-та биол. УФ Ан Н СССР Свердловск. 1961. Вып. 27. С. 47-59.

Колесников Б.П. Генетический этап в лесной типологии и его задачи // Лесоведение. 1974. № 2. С. 3-20.

Колесниченко М.В. Биохимические взаимодействия древесных растений. М. Лесн. пром. 1976. 184 с.

Корзухин М.Д., Семевский Ф.Н. Синэкология леса. С.-Петербург, Гидрометеоиздат. 1992. 192 с.

Корпачевский Л.О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М. МГУ. 1977. 312 с.

Корпачевский Л.О., Киселева Н.К., Леонова Т.Г., Попова С.И. Пестрота почвенного покрова и ее связь с парцеллярной структурой биогеоценоза // Биогеоценозические исследования в широколиственных лесах. М. 1971.

Корчагин. А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. В.Л. Наука. 1976. С. 5-320.

Крамер П. Козловский Т. Физиология древесных растений. М. Гослесбумиздат. 1963 627 с.

Крауклис А.А. Проблемы экспериментального ландшафтоведения. Новосибирск. Наука. 1979.

Крауклис А.А. Динамический анализ локального разнообразия биогеоценозов // География и природные ресурсы. 1983. №. 3. С. 13-22.

Куликова О.Г. Экологическая ситуация и целостность биосистем. Минск.: Наука и техника. 1989. 110 с.

Кулерво Куусела. Понятия и основы лесоустройства европейских северных хвойных лесов Финляндии и России. Joensuu, Finland. 1997. 96 с.

Курочкина Л.Я., Вухерер В.В. Развитие идей В.Н. Сукачева. VII Сукачевские чтения. М. Наука. 1987. С. 5- 27.

Лавренко Е.М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения.. Т. 1. М.Л. АН СМССР. 1959. 387 с.

Лавренко Д.Д. Взаимоотношения древесных пород в различных типах леса. М. Лесн. пром. 1965. 248 с.

Лесков А.И. Принципы естественной системы ассоциаций // Ботанич. журн. Т. 1943. 28. №. 2. С. 496-507.

Лир. Х, Польстер Г., Фидлер Г-И. Физиология древесных растений М. Лесн. пром. М. 1974. 421 с.

Лосицкий К.Б., Чуенков В.С. Эталонные леса. М.: Лесн. пром. 1980. 192 с.

Мазинг В.В. Консорции, как элементы функциональной структуры биогеоценозов // Труды МОИП, 1966. Т. 27.

Мазинг В.В. Что такое структура биогеоценоза // Проблемы биогеоценологии. М. Наука. 1973. с. 71-78.

Манько Ю.И. Пихтово-еловые леса Северного Сихоте-Алиня. Естественное лесовозобновление, строение и развитие. Л. Наука. ЛО. 245 С.1967.

Манько Ю.И. Классификация темнохвойных лесов Дальнего Востока // Динамическая типология лесов / Сб. тр. ВАСХНИИЛ. М. Агропромиздат. 1989. С. 72 - 80.

Марченко И.С. Биополе лесных экосистем. Брянск. 1973. 88 с.

Матис Э.Г. Общегеографические понятия полисистемной концепции биогеографии и их содержательное моделирование. Л. Географич. Об-во СССР. 1982. С. 33-49.

Мелехов И.С. Основы типологии вырубок // Основы типологии вырубок и ее народно-хозяйственное значение. Архангельск. 1959. С. 3-19.

Мелехов И.С. Динамическая типология леса // Лесное хозяйство 1968. № 3. С. 15-20.

Мелехов И.С. Лесоведение. М. Лесн. пром. 1980.408 с.

Молчанов А.А. Гидрологическая роль леса М.АН СССР. 1960. 218 с.

Молчанов А.А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. М. Наука. 1971. 276 с.

Молчанов А.А. Атмосфера как элемент биогеоценоза // Основы лесной биогеоценологии. М. АН СССР. 1964. С. 50-87.

Мигунова Е. С. Леса и лесные земли (количественная оценка взаимосвязей). М. Экология. 1993. 364 с.

Миркин Б.М. О типах эколого-ценотических стратегий у растений // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44. №. 5. С. 603.

Миркин Б.М. Что такое растительные сообщества. М. Наука. 1986. 160 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М. 1978. 212 с.

Нагель П. Биоценозы как пулы информации для характеристики состояния геосистем / Биогеография и география почв.: матер. XXIII междунар. Географич. Конгресса. М. 1976. ч. 4. С. 30-34 .

Никонов В.В., Цветков В.Ф. Биологическая продуктивность сосновых молодняков на Кольском полуострове // Лесоведение. 1984. №. 3. С. 37-41.

Никонов В.В. Лукина Н.В. Биогеохимические функции лесов на северном пределе распространения. Апатиты. 1994.315 с.

Ниценко А.А. Основные типы изменений растительного покрова и их классификация // Вестник ЛГУ. 1966. № 15. С. 63-74.

Ниценко А.А. Растительная ассоциация и растительное сообщество сообщества как первичные объекты биогеоценотических исследований. Л. Наука. 1971. 184 с.

Норин Б.Н. О функциональной структуре растительных группировок лесотундры // Ботанич. журн. Т. 55. № 2.

Одум Ю. Основы экологии. М. Мир. 1975. 742 с.

Основы геоэкологии / коллектив авторов // Л. ЛГУ. 1994. 410 с.

Паутов Ю.А. Пространственно-ценотические особенности лесообразовательного процесса на концентрированных вырубках // Теория лесообразовательного процесса: тез. докл. Всесоюзного совещания. Красноярск. 1991. С. 112-113.

Перельман А.И. Геохимия биосферы. М. Наука. 1973. 168 с.

Перельман А.И. Геохимические барьеры. М. Знание. 1975. 145 с.

Плотников В.В. Морфология и функциональная организация древесного яруса лесных биогеоценозов // Развитие лесообразовательных процессов на Урале. Свердловск. 1977. С. 71-84.

Плотников В.В. На перекрестках экологии. М. Мысль. 1985. 208 с.

Полынов Б.Б. Геохимия ландшафта. Высш. шк. 1966. 382 с.

Правдин Л.Ф. Некоторые соображения о понятиях «биогеоценоз» и «популяция» в лесоведении // Лесоведение. 1969. № 5. С. 3-14.

Прокушкин, С.Г. Сезонный и суточный прирост корней сосны обыкновенной в зависимости от температуры почвы // Экология. 19081. № 5. С. 32-39.

Прокушкин С.Г., Каверзнева Л.Н. Корневые экзаметаболиты и сапролины сосны обыкновенной. Красноярск. 1988. 130 с.

Пузаченко Ю.Г. Биологическое разнообразие, устойчивость и функционирование // Проблемы устойчивости биологических систем. Сб. научн. ст. / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцева. М. Наука. 1992. С. 5- 32.

Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций. М.Л. АН СССР. 1950. Т. 1. С. 456-483.

Работнов Т.А. Фитоценология. М. МГУ. 1978. 382 с.

Разумовский С.М. Закономерности динамики биогеоценозов. М. Наука. 1981. 232 с.

Раменский Л.Г. Введение в почвенно-геоботаническое исследование земель. М. Сельхозгиз. 1938. 620 с.

Раменский Л.Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Ботанич. журн. 1952. Т. 37. № 2. С. 180-198.

Рафес П.М. Популяция и биогеоценоз // Природа. 1978. № 4. С. 35-45.

Рафес. П.М. О роли и значении растениеядных насекомых в лесном биогеоценозе // Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов. М. Наука. 1966. С. 5-75.

Реймерс Н.Ф., Яблоков А.В. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы.. М. Наука. 1982. 145 с.

Реймерс. Н.Ф. Природопользование. Словарь-справочник. М. Мысль. 1990. 637 с.

Реймерс Н.Ф. Экология. М.: Россия молодая. 1994. 360 с.

Риклефс Р. Основы общей экологии. М. Мир. 1979. 424 с.

Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.Л. 1965.

Рузавин Г.И. Синэргетика и диалектическая концепция развития // Филосовские науки. М. 1989. № 5. С. 11-21.

Рысин Л.П. Концепция биогеоценоза и современная лесная типология // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М. Наука. 1980. С. 23-38.

Сахаров М.И. Элементы лесных биогеоценозов // ДАН. СССР. 1050. Т. 71. № 3. С. 556-560.

Слепян З.И. Критерии биологического подобия, как элемент диагноза состояния экосистем возрастающей сложности // Биомониторинг лесных экосистем / Материалы междунаrodn. школы-семинара. Каунас. 1987. С. 113-115

Смолоногов Е.П. Лесообразовательный процесс и генетическая классификация типов леса // Леса Урала и хозяйство в них. Сб. научн. трудов. Вып. 18. Екатеринбург. 1995. С. 43-58.

Структура и продуктивность лесов южной тайги / Отв. редактор В.Г. Карпов. Л. Наука. 1973. 312 с.

Созыкин Н.Ф., Кожевникова С.А. Поглощение коротковолновой радиации лесным пологом // Материалы по лесной гидрологии и биогеофизике. М. Лесн. пром. 1965. С. 3-10.

Сочава В.Б. Элементы растительного покрова северного Сихоте-Алиня и их взаимоотношения // Советск. ботаника. 1945. Т. XIII. №. 1.

Сочава В.Б. Некоторые особенности географии растительности бассейна Амура. Наун. докл.. Высш. шк. Т. 2. 1958.

Сукачев В.Н. Растительные сообщества. (Введение в фитосоциологию). Л. 1928.

Сукачев В.Н. Биогеоценология и фитоценология // Докл. АН. СССР. Т. 45. № 6. 1945.

Сукачев В.Н. Элементы лесных биогеоценозов // Докл. АН СССР. Т. 71. № 3. 1950.

Сукачев В.Н. К вопросу о развитии растительности // Ботан. журн. 1952. Т. 37. № 4. С. 496-507.

Сукачев В.Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений // Ботан. журн. 1953. Т. 38. № 1. С. 56-96.

Сукачев В.Н. Основные понятия о биогеоценозах и общее направление их изучения // Программа и методика биогеоценологических исследований. М. АН. СССР. 1960.

Сукачев В.Н. Общие принципы и программа изучения типов леса // Сукачев В.Н. Зонн С.В., Мотовилов Г.П. Методические указания к изучению типов леса. М. АН СССР. 1961. 140 с.

Сукачев В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. М. Наука. 1964. С. 5-46.

Сукачев В.Н. Динамика лесных биогеоценозов // Там же. С. 458-486.

Сукачев В.Н. Структура биогеоценозов и их динамика // Основы Структура и формы материи. М. Наука. 1967.

Таргульян В.О., Герасимова М.И. Предисловие редактора и переводчика к книге «Возможности современных и будущих фундаментальных исследований в почвоведении» М. ГЕОС. 2000. С. 12-14.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Тюрюканов А.Н. Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы // Бюллетень МОИП. отд. биол. Т. LXXI (1). С. 123-132.

Тихонов А.С., Набатов Н.М. Лесоведение. М. Экология. 1995. С. 317 с.

Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. 1. М. Наука. 1965.

Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии. База данных и география. Екатеринбург. 2001. 708 с.

Уткин А.И. Актуальные вопросы лесной биогеоценологии // Теоретич. пробл. фитоценологии и биогеоценологии. Тр. МОИП. Т. 38. М. 1970. С. 215-236.

Уткин А.И. Изучение лесных биогеоценозов // Программа и методика биогеоценол. исследований. М. Наука. 1974. С. 281 - 317.

Уткин А.И. Исследования по первичной биологической продуктивности лесов СССР // Лесоведение. 1970. № 3. С. 58-89.

Уткин А.И. Об энергетике лесных биогеоценозов // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М. Наука. 1980. С. 51-59.

- Уткин А.И. Рецензия на книгу «Мозаично-циклическая концепция экосистем» по редакцией Г. Реммерта.: Экологические исследования. Т. 85. Лесоведение. 1992. № 5. С. 74-75.
- Уткин А.И. Дылис Н.В. Принципы построения биогеоценологической классификации лесов // Лесоведение. 1968. № 3.
- Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Отв. ред. В.Г. Карпов Л.: Наука. 1967. Наука, ЛО. 1983. 318 с.
- Федорчук В.Н., Мельнищкая Г.Б., Захаров Е.В. Определение типов производных лесов (Методические рекомендации). Л. Лен НИИЛХ 1981. 47 с.
- Федоров Н.И. Лесная фитопатология. Минск. 1987. 178 с.
- Фрей Т.Э. Поле размещения. Изв. АН СССР., сер. биол. 1967. № 1.
- Фрей Т.Э. Фитоценоз, как многомерная система // Теоретич. пробл. фитоценологии и биогеоценологии. Тр. МОИП. Т. 38. М. 1970. С. 237-247.
- Цветков В.Ф. К программе исследований экологических проблем космодрома «Плесецк» // Экологические проблемы региона и основн. направл. рационального использов. лесов. / Тез докл. Междунар конференц. в Архангельске. Архангельск. 1991. С. 20-22.
- Цветков В.Ф. К классификации деревьев применительно к несплошным рубкам на Севере // Поморье в Баренц-регионе на рубеже веков: экология, экономика, культура.: матер. международн. конференц. Архангельск. 2000. С. 251-253.
- Цветков В.Ф. Сосняки Кольской лесорастительной области и ведение хозяйства в них. Архангельск. 2002. 380 с.
- Цветков В.Ф., Цветков И.В. Лес в условиях азротехногенного загрязнения. Архангельск. 2003. 354 с.
- Черемисинов Н.А., Негруцкий С.Ф., Лешковцева И.И. Грибы и грибные болезни деревьев и кустарников. М. Лесн. пром. 1970. 392 с.
- Чертов О.Г. Экология лесных земель. Л. Наука. 1981. 272 с.
- Чертовской В.Г. Еловые леса европейской части СССР. М. Лесн. пром. 1978. 176 с.
- Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л. Наука. 1964. 448 с.
- Ярошенко Л.Д. Геоботаника. 1969. М.: Просвещение. 200 с.
- Яценко-Хмелевский А.А. Лес как биологическая система. Л. Тр. ЛТА. Вып. 104. 1966. С. 3- 15.
- Tsvetkov V.F. On the dynamics of coniferous stand dergradation under industrial impact on the Kola peninsula // Metsantimustuslaitoken tiedonantoja. 451. Rovaniemi. 1993. s. 403-407.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Лесной биогеоценоз. Понятие. Сущность.....	5
Структурная организация биогеоценоза	18
Функциональная организация лесных биогеоценозов	28
Компонентная структура лесного фитоценоза	45
Фитоценоз – подсистема биогеоценоза	45
Пространственная организация растительности.....	47
Древостой – эдификаторный ярус лесного фитоценоза.....	66
Древесно-кустарниковый ярус (подрост, подлесок)	72
Травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы растительности	74
Флористическое богатство лесных фитоценозов.....	75
Фитоценотическая структура лесных фитоценозов	80
Структура ценопопуляций	85
Фитоценотическое разнообразие.....	97
Развитие популяций эдификаторов	106
Фитоклимат лесного биогеоценоза.....	115
Взаимоотношения организмов в биогеоценозе.....	135
Функционирование и продуктивность лесных биогеоценозов	160
Фотосинтетические процессы.....	162
Ассимиляция и дыхание растений	168
Транспирация.....	173
Рост древесной растительности	179
Продуктивность насаждений	187
Почва в составе лесного биогеоценоза.....	201
Животное население лесного биогеоценоза	214
Динамика лесных биогеоценозов	225
Энергетика лесных биогеоценозов	246
Заключение	254
Литература.....	257