

Л.П. РЫСИН

БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКИЕ  
АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ЛЕСА



**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК**  
**Отделение биологических наук РАН**  
**Институт лесоведения**

**Л.П. РЫСИН**

# **БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ЛЕСА**



**Товарищество научных изданий КМК**  
**Москва 2013**

**Рысин Л.П.** Биогеоценологические аспекты изучения леса. М: Товарищество научных изданий КМК. 2013. 290 с.

Только с биогеоценологических позиций можно правильно понять процессы, происходящие в лесу. За время, прошедшее после публикации «Основ лесной биогеоценологии» (1964), накоплен обширный и разнообразный материал, характеризующий не только компоненты лесных биогеоценозов, но и их взаимодействие, а также их реакцию на различные антропогенные факторы. Обобщение этой информации позволяет выделить вопросы, которые нуждаются в дальнейшей разработке. Научное и практическое значение идей В.Н.Сукачёва, положенных в основу концепции биогеоценоза, сохраняется в полной мере и, более того, становится всё более очевидным. Биогеоценология должна занять подобающее ей место в спектре биологических наук.

Для специалистов в области лесоведения и общей биологии, лесного хозяйства и охраны природы.

Ответственный редактор  
доктор биологических наук *Н.В. Лукина*

Рецензенты:  
доктор биологических наук *Р.А.Карписонова*  
(Главный ботанический сад им. Н.В.Цицина РАН),  
доктор биологических наук *Романовский М.Г.*  
(Институт лесоведения РАН)

Издано при поддержке  
Программы фундаментальных исследований Президиума РАН  
«Живая природа» и гранта Президента Российской Федерации для  
государственной поддержки ведущих научных школ НШ-2807.2012.4

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	4
Глава 1. БИОГЕОЦЕНОЗ .....	8
Глава 2. РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ .....	27
Глава 3. ГРИБЫ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ .....	68
Глава 4. ЖИВОТНЫЙ МИР ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ .....	94
Глава 5. МИКРООРГАНИЗМЫ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ .....	133
Глава 6. ЭДАФОТОПЫ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ .....	147
Глава 7. АТМОСФЕРА ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ .....	175
Глава 8. ОБМЕННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ .....	210
Глава 9. ДИНАМИКА ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ .....	230
Глава 10. КЛАССИФИКАЦИЯ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ .....	269
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	289

## ВВЕДЕНИЕ

Полвека назад одним из событийных явлений отечественной биологии стала коллективная монография «Основы лесной биогеоценологии» (1964). Её инициатором и одним из авторов был академик В.Н. Сукачев – основоположник этого направления в биологической науке. Почти все авторы, за исключением В.Д. Александровой (Ботанический институт АН СССР), были сотрудниками Лаборатории лесоведения АН СССР, которую в то время возглавлял В.Н. Сукачев. В предисловии, написанном редакторами монографии В.Н. Сукачёвым и одним из его ближайших помощников Н.В. Дылисом, говорилось: «Не все ещё достаточно ясно представляют себе и так называемую космическую роль леса, роль его во всей жизни нашей планеты». Монография имела целью «ознакомить с основами лесной биогеоценологии, показать теоретическое и практическое значение её, а тем самым привлечь внимание широких кругов не только лесоводов, но и вообще биологов и географов к необходимости широкого и глубокого комплексного стационарного и экспериментального изучения сложной природы леса» (с. 3). «Основы лесной биогеоценологии» рождались в горячих спорах на заседаниях Учёного совета Лаборатории, и только твёрдая воля и непререкаемый авторитет В.Н. Сукачева позволили завершить эту работу.

22 октября 1965 года Президиум АН СССР на одном из своих заседаний принял постановление, в котором было сказано: «Считать целесообразным расширение комплексных исследований естественных и искусственных биогеоценозов как научной основы их более рационального народно-хозяйственного использования». Тогда же было принято решение об организации при Отделении общей биологии АН СССР Научного совета «Комплексное биогеоценологическое изучение живой природы и научные основы её рационального освоения и охраны». Совет возглавил В.Н. Сукачёв.

По инициативе Совета была опубликована коллективная монография «Программа и методика биогеоценологических исследований» (1966). Спустя восемь лет, уже после кончины В.Н. Сукачёва, эта работа была вновь издана (1974) в переработанном и дополненном виде.

Научный совет организовал и провёл в ноябре 1966 года Первое Всесоюзное совещание по биогеоценологии, в котором приняли учас-

тие более 400 человек, представляющих 115 организаций из всех регионов Советского Союза. В ноябре 1980 г. состоялась Торжественная сессия, посвящённая 100-летию со дня рождения В.Н. Сукачёва; её участниками были более 600 человек – учеников, коллег, единомышленников и последователей В.Н.Сукачёва. В 1986 г. прошло Второе совещание по проблемам биогеоценологии. В программе исследований участвовали 120 академических и ведомственных институтов. В ряде университетов и институтов открылись специализированные лаборатории, отделы и кафедры. Был проведен ряд «специализированных» конференций, в том числе по проблемам лесной биогеоценологии.

Было бы естественно ожидать дальнейшего развития биогеоценологических исследований, но вместо этого произошёл явный «спад»; в настоящее время биогеоценология является наукой далеко не первого плана, и об этом можно только сожалеть. Известно немало случаев, когда то или иное направление «сходило на нет» после того, как уходил из жизни его создатель, не оставив научной школы, а важность тематики направления была недостаточно очевидной. Высокий титул инициатора исследований привлекал и необходимые средства, и помощников, но исчезал «стержень», и всё рассыпалось. У В.Н. Сукачёва было немало учеников, но время берёт свое, и многие из них тоже ушли из жизни, а признанного лидера не появилось. Возможно, что интерес к биогеоценологии снизился из-за того, что многим показалось очень сложным и не всегда выполнимым изучение обмена веществ и энергией, на что В.Н. Сукачёв неоднократно обращал внимание.

В редакционной статье, открывавшей первый номер журнала «Лесоведение», автором которой (или одним из авторов) был, несомненно, В.Н. Сукачев, говорилось следующее: «Главная задача лесной биогеоценологии состоит в проведении новейшими методами биологии, биохимии, биофизики, химии, физики, математики, кибернетики изучения всех взаимодействий между компонентами лесных биогеоценозов, используя стационарные и экспериментальные методы как в природе, так и в лабораторной обстановке; надо вскрыть природу этих взаимодействий, выяснить физические, химические и биологические механизмы и их изменение под влиянием воздействия человека». Такая установка обязывает к очень многому. С тех пор прошло почти полвека, накоплен огромный опыт исследований, и настало время оглянуться и оценить ситуацию – что удалось сделать, а если не удалось, то почему.

В.Н. Сукачев считал, что лесным биогеоценозом в практике лесного хозяйства является каждый лесной выдел, но очевидно, что при обя-

зательном соблюдении этих условий, требующих больших затрат, задача изучения лесного покрова страны в целом на биогеоценотическом уровне, становится явно нерешаемой. Если абсолютно строго следовать сформулированному заданию, то биогеоценологические исследования в таком объеме возможны только на небольшом числе объектов и быть исключительно стационарными и многолетними, с применением разнообразных и сложных экспериментов.

В «Программе и методике биогеоценологических исследований» (1974), показаны возможные направления и методы исследований, но В.Д. Лопатин (1988) справедливо заметил, что это – 20 отдельных, не связанных между собой программ и что невозможно представить их одновременное выполнение в пределах одного биогеоценоза, нет обязательной программы-минимум. Впрочем, нужна ли такая программа? Биогеоценология – это наука, объектом которой являются биогеоценозы и биогеоценотические процессы. Можно ли говорить о необходимости какой-то единой программы в ботанике, изучающей мир растений, в зоологии, в географии и т.д.? В каждом конкретном случае программа и методика определяются поставленной задачей и возможностями исследователя. С этой точки зрения, изучение обменных процессов вещества и энергии – не венец, а только один из аспектов биогеоценотических исследований, не обязательный и не основной.

Очевидно, что тот максималистский уровень исследований, о котором писал В.Н. Сукачёв, имеет очень важное значение для понимания биогеоценотических процессов и природы леса, но он достижим только в особых случаях; полагаю, что такие исследования должны быть выделены в особое направление – в **теоретическую лесную биогеоценологию**, являющуюся частью **общей лесной биогеоценологии**, где главным является **анализ взаимосвязей между различными компонентами сообществ и средой их обитания на основе комплексного подхода в изучении природных явлений**. Лес надо познавать как единое целое. Этот морозовский тезис в полной мере принимался и утверждался В.Н. Сукачёвым на протяжении всей его жизни.

Эта книга написана с целью еще раз напомнить о научном и прикладном значении биогеоценологии и её основных положениях, о том, что только с биогеоценологических позиций можно правильно понять процессы, происходящие в лесу. За время, прошедшее после публикации «Основ лесной биогеоценологии», накоплен обширный и разнообразный материал, характеризующий не только компоненты лесных биогеоценозов, но и их взаимодействие, а также их реакцию на различные антропогенные факторы. Этот материал рассеян в изданиях

разных научных направлений – в трудах лесоводов, ботаников, зоологов, микологов, микробиологов, альгологов, климатологов, гидрологов, почвоведов и других специалистов. В частности, разнообразная и очень важная информация, имеющая непосредственное отношение к проблемам лесной биогеоценологии, опубликована в журнале «Лесоведение», который вскоре отметит свой полувековой юбилей. Обобщение этой информации позволяет выделить вопросы, заслуживающие дальнейшей разработки. В частности, это замечание касается терминологии, которая в ряде случаев нуждается в уточнении.

Признавая биогеоценологию самостоятельно существующей наукой, было бы логично говорить о биогеоценологах – её представителях, что нередко так и делается, но вряд ли это правильно. Биогеоценология существует на стыке многих естественных наук, а в наше время трудно представить себе человека, который был бы одинаково хорошо ориентирован в самых разных научных областях. Поэтому, как мне представляется, нет собственно биогеоценологов, но есть специалисты с биогеоценологическим мышлением, осознающие необходимость комплексного подхода к природным объектам и явлениям, и число их должно расти.

Научное и практическое значение идей В.Н. Сукачёва, положенных в основу концепции биогеоценоза, сохраняется в полной мере и, более того, становится всё более очевидным. Биогеоценология должна занять подобающее ей место в спектре биологических наук.

Автор искренне благодарит за просмотр рукописи и ценные замечания ответственного редактора, доктора биологических наук Н.В. Лукину и рецензентов книги – доктора биологических наук Р.А. Карписонову и доктора биологических наук М.Г. Романовского, а также сотрудников Института лесоведения РАН – доктора биологических наук В.Г. Стороженко и кандидатов биологических наук М.В. Смагину и И.А. Уткину.

Книга опубликована при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа» и гранта Президента Российской Федерации для государственной поддержки ведущих научных школ НШ-2807.2012.4



## Глава 1. БИОГЕОЦЕНОЗ

Термин «биогеоценоз» в 1942 г. в статье «Идея развития в фитоценологии» В.Н. Сукачёв применил для обозначения «элементарного участка земной поверхности», в пределах которого целостный комплекс образуют эдафотоп (почва с частью литосферы и гидросферы), климатоп и биоценоз (растительность и животное население). Вначале предполагалось использовать термин «геоценоз»; однако уже через два года (Сукачёв, 1944) окончательное предпочтение получает другой термин – «биогеоценоз», означающий участок земной поверхности, на известном протяжении однородный по горным породам, по влаге, по атмосферным явлениям, по почве, по растительности и животному миру и характеризующийся одинаковой на этом протяжении формой взаимодействия между этими элементами географического комплекса. Биогеоценоз объединяет климатоп, эдафотоп, фитоценоз и зооценоз. Термин «геоценоз» В.Н. Сукачёв предложил использовать для таких мест, где действительно нет никаких организмов, а, следовательно, и почвы, то есть, для только вышедших на дневную поверхность участков горной породы, не успевших заселиться даже микроорганизмами. Такое состояние поверхности горной породы встречается очень редко и во всяком случае существует короткое время. Его можно рассматривать лишь как самое начало формирования, «эмбрион» биогеоценоза.

В.Н.Сукачёв не считал себя «первооткрывателем» и напоминал, что для обозначения природных объектов такого рода предложены и другие термины: «элементарный ландшафт» (А.Н. Полынов, А.Н. Пономарёв), «эпиморфа» (Р.И. Аболин), «биохора», «ландшафт второго порядка» (Л.С. Берг), «участок территории» (А.Д. Гожев), «микрولандшафт» (И.В. Ларин) и т.д. Но термин «биогеоценоз» представлялся В.Н. Сукачёву наиболее удачным потому, что он подчеркивал роль биоценоза в жизни природного комплекса.

В «Основах лесной биогеоценологии» (1964) В.Н. Сукачев ссылается на В.В. Докучаева – именно он высказал мысль о том, что необходима наука, которая специально изучала бы взаимосвязи, взаимодействия всех явлений природы на земной поверхности. Эта позиция стала отправной для последующего развития ландшафтоведения.

В России учение о ландшафтах является одним из основных направлений физической географии. Одно из первых определений поня-

тия «географический ландшафт» дал Л.С. Берг (1936, с. 11): «Географический ландшафт есть такая совокупность, или группировка, предметов и явлений, в которой особенности рельефа, климата, вод, почвенного и растительного покрова и животного мира, а также деятельности человека сливаются в единое гармоническое целое, типично повторяющееся на протяжении известной зоны Земли». Существует немало и других определений географического ландшафта, но все они, в сущности, близки друг другу. Вот, например, определение, предложенное одним из ведущих ландшафтоведов Н.А. Солнцевым (1948, с. 258): «Географическим ландшафтом следует называть такую генетически однородную территорию, на которой наблюдается закономерное и типическое повторение одних и тех же взаимосвязанных сочетаний: геологического строения, форм рельефа, поверхностных и подземных вод, микроклиматов, почвенных разностей, фито- и зооценозов». Это определение В.Н.Сукачёв считал наиболее удачным.

Но почему же он посчитал целесообразным ввести новое понятие – биогеоценоз? Обстоятельный ответ на этот вопрос В.Н. Сукачёв (1949) дал в статье «О соотношении понятий «географический ландшафт» и «биогеоценоз». Многие ландшафтоведы считают, что ландшафт, являясь крупной территориальной единицей, не отражает в полной мере природного разнообразия; поэтому в пределах ландшафта они выделяют более мелкие территориальные единицы – «фации». В своей статье В.Н. Сукачёв цитирует Д.В. Наливкина (1933): «Современная фация – это часть земной поверхности, на всём протяжении обладающая одинаковыми физико-географическими условиями и одинаковой флорой и фауной». «На фации подразделяются все ландшафты, вся земная поверхность». «Точно так же, как весь органический мир, все животные и растения делятся на виды, вся земная поверхность, все моря и континенты делятся на фации. Совокупность животных и растений, связанных с данной фацией, называется «биоценоз». С этой точкой зрения были согласны Л.С. Берг (1945), Н.А. Солнцев (1949) и многие другие физико-географы.

Следует заметить, что биогеографы пришли к более детальной дифференциации природных объектов значительно раньше. Ещё в 1877 г. у зоологов появился термин «биоценоз», а у ботаников позднее – «растительное сообщество», или «фитоценоз». Лесоводы в таком же смысле понимали термин «лесное насаждение». Г.Ф. Морозов включил в это понятие не только растительность, но и фауну, и физико-географическую среду (почву и фитоклимат). В дальнейшем он пришёл к выводу, что лесное насаждение есть некое социальное единство, «есть биоценоз, есть, наконец, ландшафт» (Морозов, 1928, с. 332).

Принимая концепцию Г.Ф. Морозова, В.Н. Сукачев считал, что термин «биогеоценоз» более удачен. «Биоценоз» – совокупность обитающих вместе растений и животных, «ландшафт» имеет более широкое значение.

На вопрос, почему в данном случае нельзя оставить термин «фация», В.Н. Сукачев отвечал – потому что возникнет путаница, тормозящая развитие и ландшафтоведения, и биогеоценологии. Это понятие надо сохранить в геологии, где оно давно применяется и не имеет синонимов.

Определение «биогеоценоза» в дальнейшем приняло следующий вид: **«Биогеоценоз – 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 её компонентов и определённый тип обмена веществом и энергией их между собой и с другими явлениями природы и представляющая собой внутренне противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении, развитии»** (Сукачев, 1964, с. 23).

В качестве иллюстрации В.Н. Сукачев представил рисунок, на котором биогеоценоз состоит из двух основных компонентов – экотопа и биоценоза. Составными частями экотопа являются атмосфера (климатоп) и почво-грунт (эдафотоп), биоценоза – растительность (фитоценоз), животное население (зооценоз) и микроорганизмы (микробиоценоз). На рисунке все компоненты соединены обоюдоострыми стрелками, означающими взаимосвязь и взаимодействие. В комментарии к рисунку говорится, что имеются в виду вся растительность (деревья, кустарники, кустарнички, травы, мхи, лишайники, грибы, водоросли), весь животный мир (млекопитающие, птицы и другие позвоночные, насекомые, черви, моллюски и другие беспозвоночные), почва и подпочвенные слои горной породы на ту глубину и атмосфера на ту высоту над поверхностью почвы, на которые простирается их взаимное влияние на другие компоненты биогеоценоза.

М.С. Гиляров (1980) посчитал выше приведенное определение «несколько громоздким», и с этим замечанием следует согласиться. Вряд ли кому под силу изучить какой-либо биогеоценоз по столь полной программе, особенно, если принять во внимание, что он является открытой системой и что потоки вещества и энергии в биогеоценозном покрове направлены не только в вертикальном, но и в горизонтальном направлениях, а также меняются в течение года, сезона и суток.

Надо сказать, что в таком «ключе» у самого В.Н. Сукачёва нет ни одной работы. В течение ряда лет я был сотрудником В.Н., неоднократно сопровождал его в поездках в качестве «рабочей силы», работал под его руководством непосредственно в лесу. Главным требованием было обеспечение многоаспектности и комплексности исследований – на одной и той же пробной площади работали представители самых разных научных направлений, периодически обмениваясь результатами наблюдений. Полагаю, что целесообразнее принять следующее определение биогеоценоза: это участок земной поверхности, относительно однородный в своих пределах по основным показателям атмосферных и почвенно-грунтовых условий, растительности, животного мира, микробного и микологического компонентов, находящихся во взаимодействии между собой и образующих целостный природный комплекс. Сходное определение в своей монографии «Лесной биогеоценоз» предложил В.Ф. Цветков (2004, с. 16) – «конкретный участок леса с характерным составом лесной растительности, животным населением и комплексом микроорганизмов, с определенными взаимосвязями между компонентами и характерными лесорастительными условиями».

### **Лесной биогеоценоз как система**

В.Н. Сукачёв (1964) возражал против признания биогеоценоза целостной биологической системой на том основании, что слагающие его компоненты «не имеют самостоятельного значения, не могут самостоятельно существовать и выполнять свои функции вне данной системы» (с. 23). Но в определении биогеоценоза говорится, что он представляет собой «диалектическое противоречивое единство», а это означает, что биогеоценоз – системное понятие.

Л. фон Берталанфи (1973, с. 73) предложил считать системой любую «совокупность элементов, находящихся в определенных отношениях друг с другом и со средой». Более конкретным выглядит определение системы, предложенное В.И. Василевичем (1977, с. 7): это «совокупность объектов, которая связана внутри себя такими отношениями элементов, которые являются проявлением их существенных свойств и которые гораздо сильнее между элементами данной системы, чем отношения с элементами, не входящими в нее, или с другими системами. На границах систем связи становятся менее тесными или меняется их характер». Б.Н. Норин (1980, с.479), в основном соглашаясь с этим определением, считает, что «скорее нужно говорить об изменении характера связи элементов на границах системы, чем об изменении силы связи. В частности, на границе двух фитоценозов связи

элементов не ослабевают, но характер их отношений несомненно изменяется». Растительное сообщество Б.Н. Норин (1980, с.483) характеризует как «открытую дискретную агрессивную систему, обладающую невысокой целостностью и ценотической замкнутостью различной степени». Вероятно, это определение может быть применено и к биогеоценозу.

Многие авторы синонимом биогеоценоза считают «экосистему». А.Тэнсли, предложивший это понятие в 1935 г., писал: «Эти *экосистемы*, так мы можем их назвать, имеют различный вид и размеры. Они образуют одну категорию из множества физических систем мироздания, которые ранжированы от Вселенной в целом до отдельного атома. Целое направление науки направлено на то, чтобы мысленно изолировать с целью их изучения, так «разорвать» ранжированный ряд, чтобы сделать их фактическими объектами наших исследований: могут быть изолированы солнечная система, планета, климатическая область, сообщество растений или животных, индивидуальный организм, органическая молекула или атом. Фактически, системы, которые мы мысленно изолируем, не только включены как части в более крупные, но они также накладываются, переплетаются и взаимодействуют друг с другом. Такого рода изоляция – искусственный прием, но это единственно возможный путь познания мира» (цит. по «Антологии экологии», 2004, с.142). Концепция «экосистема» нашла широкое признание, причём постоянно находится в состоянии «усовершенствования» и развития; например, Циндеманн ещё в 1942 г. обосновал необходимость энергетической оценки трофических связей биологических систем (Дылис, 1967).

В.Н. Сукачёв недостаток термина «экосистема» видел в его неопределённости и в том, что он употребляется в очень разнообразных смыслах. От экосистемы в ее широком понимании биогеоценоз отличается своей территориальной представленностью – это конкретный участок земной поверхности.

К.К. Буш и И.К. Иевинь (1975) считали возможным разработку общей модели лесных биогеоценозов, но замечали, что она потребует «огромного количества исходных данных и может быть осуществлена только за длительный период времени. На первом этапе работ целесообразно резко сократить границы изучаемых систем и процессов» (с. 4–5). В решении Рабочего совещания по вопросам использования математических методов и ЭВМ в лесной типологии (Рига, 1975) было записано: математической абстракцией лесного биогеоценоза является «открытая, очень большая кибернетическая система», которая включает множество элементов, множество отношений между элементами и множество отношений между элементами и окружающей средой

(Уткин, 1975). С.А.Дыренков (1975) предложил рассматривать лесной биогеоценоз как подсистему («относительно устойчивый саморегулирующийся природный комплекс»). Другой подсистемой должен быть «комплекс хозяйственных мероприятий»; в совокупности они образуют биоэкономическую систему, «практическое лесоводство».

### **Структура лесного биогеоценоза**

В какой степени биогеоценоз однороден? Н.В. Тимофеев-Рессовский (1961, с. 25) считал, что внутри биогеоценоза «не проходит ни одной существенной биоценологической, геоморфологической, гидрогеологической и почвенно-химической границы». В.Н. Сукачёв, обладавший огромным опытом изучения природы, имел другое мнение: «Хотя биогеоценоз представляет собой единство всех взаимосвязанных, взаимообусловленных его компонентов, однако на своем вертикальном и горизонтальном протяжении он не остаётся структурно однородным. Прежде всего надземные и подземные части его резко отличаются между собой по характеру всех его компонентов. То же надо сказать и в отношении его горизонтального простираения. Микрорельеф или чаще нанорельеф создают неоднородность его и в этом направлении» (1964, с. 36). Поэтому В.Н. Сукачёв предложил ещё одно понятие – «биогеоценозическая синузия». Это «каждая структурная часть биогеоценоза, которая характеризуется особым составом и свойствами составляющих его компонентов и их особыми внутренними взаимодействиями, при сохранении всё же единства биогеоценоза, общности взаимодействия его компонентов и обмена веществом и энергией между ними и его окружением» (1964, с. 36).

Н.В. Дылис – один из ближайших учеников В.Н. Сукачёва – считал, что хотя биогеоценоз состоит из структурно и функционально очень разнородных компонентов живой и косной природы, он – не механическая их смесь, не сумма своих составляющих, а «сложная интегрированная биокосная система, действующая и развивающаяся по особым закономерностям, отличным от законов, управляющих действием и поведением его участников. Каждый компонент, входя в состав биогеоценоза в качестве его части, подчинён биогеоценозу как целому, скорректирован им в своих свойствах и работе с общей структурно-функциональной организацией системы и потому отражает в каждом конкретном биогеоценозе не только свою субстратную специфику, но и общие особенности биогеоценоза» (1968, с. 16–17). Горизонтальные структурные отдельности в биогеоценозе Н.В. Дылис называл «биогеоценозическими парцеллами», предложив для них сле-

дующее определение: «структурные части горизонтального расчленения биогеоценоза, отличающиеся друг от друга составом, структурой и свойствами своих компонентов, спецификой их связей и материально-энергетического обмена» (Дылис, 1969, с. 12). В пространстве парцеллы обособлены на всю вертикальную толщу биогеоценоза. В пределах биогеоценоза они могут быть представлены большим или меньшим количеством конкретных участков, разнообразных по величине и конфигурации (от нескольких квадратных метров до нескольких сотен квадратных метров). «Биогеоценотическая парцелла – понятие типологическое, объединяющее разрозненные части биогеоценоза, сходные между собой по всем выше отмеченным показателям структуры и обмена. Как и биогеоценоз в целом, парцелла – понятие комплексное и включает в себя на правах материальных участников обмена веществом и энергией растительность, животное население, микроорганизмы, почву, атмосферу» (там же, с. 12–13).

Такой подход, по мнению Н.В. Дылиса, отличает биогеоценотическую парцеллу от «ценоэлемента» М.И. Сахарова (1951), имевшего «фитоценотическую окраску». В.Н. Сукачев положительно принял это нововведение и считал парцеллу «особым типом биогеоценотической синузии». Для названия парцелл Н.В. Дылис предлагал использовать парцеллообразующие растения, памятуя при этом о многокомпонентности структуры парцеллы, «которая, как и биогеоценоз в целом, нуждается в характеристике и оценке всех участников её материально-энергетического обмена» (Дылис, 1969, с. 13).

Парцеллы разных типов не равноценны по своей биогеоценотической роли и своему происхождению. Есть «основные» парцеллы; в биогеоценозе они занимают наибольшие площади и объёмы и определяют как внешний облик и строй биогеоценоза, так и характер и направление материально-энергетического обмена всей биогеоценотической системы. У «дополняющих» парцелл небольшие площади, их участие в общем метаболизме биогеоценоза относительно невелико. «Коренные» парцеллы отражают естественное закономерное развитие структуры биогеоценоза, «производные» парцеллы возникают или под влиянием хозяйственной человека, или в связи со стихийно происходящими катастрофическими природными явлениями. Число парцелл в биогеоценозе, с одной стороны, определяется естественной ситуацией, а с другой – степенью нарушенности биогеоценоза.

Вот, например, как выглядит спектр типов парцелл в дубо-ельнике волосистоосоковом:

Парцеллы коренные основные: елово-волосистоосоковая (56% площади), елово-кисличная (23%).

Парцеллы коренные дополняющие: крупнопоротниковая оконная, дубово-снытевая, елово-щитовниковая, лещиново-щитовниковая оконная, снытевая оконная.

Парцеллы производные дополняющие: елово-пальчатоосоковая, дубово-осиново-медуничная, осиново-снытевая, берёзово-мертвопокровная, осиново-елово-медуничная.

Парцеллярная структура свойственна не только естественным лесам, но и лесным культурам; там она обычно менее сложна. Еще один пример – парцеллярная структура 80-летней посадки сосны, ставшей многоярусным сообществом после вселения ели и дуба и формирования густого подлеска из лещины, рябины и жимолости. По растительности отчётливо различимы следующие типы парцелл: сосново-елово-мертвопокровная, сосново-елово-костяничная, сосново-кисличная, сосново-лещиновая, сосново-волосистоосоковая, крупнопоротниковая в окнах древесного полога.

Парцеллы различаются освещенностью, разными количествами и химизмом поступающих осадков, водным режимом и химизмом верхних слоев почвы, растительностью, составом и соотношением различных групп наземных и подземных животных и т.д. По определению Л.О. Карпачевского, в широколиственно-еловых лесах почвы в еловых парцеллах обычно идентифицируются как слабодерново-среднеподзолистые, а в широколиственных парцеллах – как среднедерново-слабо- или среднеподзолистые. Т.С. Перель установила, что в еловых парцеллах, где процессы аккумуляции органического вещества на поверхности почвы преобладают над процессами минерализации органических остатков, наиболее обильны подстилочные формы беспозвоночных животных, тогда как в лиственных парцеллах (дубовых, липовых, осиновых) очень много дождевых червей (Дылис, 1969). Парцеллярность проявляется и в пространственном распределении подземных частей растений (Лозинов, 1980). Несмотря на внутреннюю дифференцированность, биогеоценоз сохраняет свою целостность, благодаря взаимосвязанности парцелл, из которых он состоит.

Границы парцелл следует проводить «по структурным особенностям их фитоэлементов: по числу, высоте и густоте ярусов, видовому составу растений, их формирующих, обилию, форме роста, возрасту и жизненности растений, наличию внеярусных синузий. Иногда парцеллы хорошо разграничиваются по составу и строению подстилки, особенно – свежему опаду (осенью), по границам снеговых пятен (весной), в некоторых случаях по границам элементов микрорельефа. Переходы между смежными участками разных парцелл могут быть как очень быстрыми и резкими (почти линейными) на всех высотных уров-



нях биогеоценоза, так и очень постепенными, как бы размытыми (в виде полос)» (Дылис, 1969, с. 14).

В.В. Мазинг (1973) обратил внимание на неодинаковое понимание термина «структура ценоза». Одни авторы видят в структуре синоним состава (видовая, популяционная, ценотипическая, биоморфологическая). Другие – синоним строения (наличие ярусов, синузий, микрогруппировок и др.). Третьи – совокупность связей между видами растений и животных. По мнению этого автора, структуру биогеоценоза целесообразно рассматривать как «общее понятие, включающее состав из подчинённых систем, их взаимное расположение (пространственную или морфологическую структуру) и различные взаимоотношения между ними (функциональную структуру), и всё это – в динамике, в изменении как в пространстве, так и во времени» (с. 150).

Ю.П. Бялович (1960, с. 45) предложил пользоваться понятием «биогеоценотический горизонт», дав ему следующее определение: «вертикально обособленная и по вертикали далее нерасчленённая структурная часть биогеоценоза. Сверху донизу биогеоценотический горизонт однороден по составу биогеоценологических компонентов, по взаимосвязи их, происходящим в нём превращениям веществ и энергии, и в этих отношениях он отличается от соседних биогеоценологических горизонтов, служащих ему кровлей и постелью».

Н.Л. Беручашвили (1972), основываясь на вертикальной структуре буковых лесов Кавказа, подразделил их на несколько групп:

1. Биогеоценозы с мощной (20–30 м), но сравнительно простой (4 наземных биогоризонта) вертикальной структурой, с большой фитомассой; под полог проникает 2–4% радиации.
2. Биогеоценозы с мощной (20–30 м) и средней по сложности структурой (6 биогоризонтов), с большой фитомассой; проницаемость – 6–8%.
3. Биогеоценозы средней мощности (10–20 м) и сложности структуры (6–7 биогоризонтов); проницаемость 8–15% и т.д.

В.И. Кузнецов и А.Ю. Целлариус (1975) предложили выделять в биогеоценозе «элементарные ячейки» – совокупности организмов, обладающих одинаковым комплексом качеств по ряду показателей: трофическая специализация, пространственные, временные, климатические и пр. границы жизнедеятельности, характер жизнедеятельности и т.д. Эта идея не получила поддержки.

В середине прошлого столетия появилось понятие «консорция», означающее совокупность особей того или иного вида растений в фитоценозе (центрального ядра) и связанных с них топически (по месту произрастания) или трофически (по цепи питания) организмов других видов (консортов). Структуру консорции эстонский геоботаник В.В.

Мазинг (1966) представил в виде схемы, в центре которой находится вид-детерминант, а на концентрических окружностях – консорты разных порядков, связанные не только с видом-детерминантом, но и друг с другом. Например, ядром консорции является древесная порода, а с ней связаны различные виды животных, которые живут на её деревьях, поедают и разносят её семена или пыльцу, паразиты, сапрофиты, эпифиты, грибы, микроорганизмы и т.д.

Ю.В. Синадский (1983) в монографии «Сосна, её вредители и болезни». назвал многие виды, поражающие деревья из рода Сосна; основным объектом исследования была сосна обыкновенная. Представители энтомофауны, причиняющие вред сосне, относятся к следующим группам: клещи – 10 видов, равнокрылые хоботные (тли, хермесы, кокциды и др.) – 52 вида, полужесткокрылые – 21 вид, трипсы – 11 видов, жесткокрылые – 348 видов, чешуекрылые – 78 видов, перепончатокрылые – 28 видов, двукрылые – 6 видов, прямокрылые – 12 видов, таракановые – 1 вид, термиты – 3 вида, нематоды – 81 вид и т.д. Они живут под корой и в древесине, повреждают корни, шишки, хвою, почки и семена. Жертвами становятся организмы любого возраста – от всходов до взрослых деревьев. Консортами сосны являются позвоночные животные – лоси, грызуны, некоторые виды птиц. Например, свежей хвоей питаются глухари и рябчики. Многие виды птиц поедают семена. Для некоторых видов сосны являются местами гнездования. Сосны поражаются большим числом видов грибных заболеваний. Грибы участвуют в разложении древесины. В составленном Ю.В. Синадским списке паразитарной и сапротрофной микрофлоры, бактерий, вирусов и высших цветковых паразитов, повреждающих сосны, около 500 видов. Напомню, что в монографии речь идёт только о «вредных» видах. Полный перечень видов, в той или иной мере связанных с сосной, значительно шире.

Изучение консортивных связей организмов – одна из основных задач биогеоценологии. Надо надеяться, что в будущем для каждого вида будет составлен полный перечень видов, которые с ним тем или иным образом связаны, зависят от него и, в свою очередь, оказывают на него воздействие.

## **Границы лесного биогеоценоза**

Как определить пространственные и временные границы биогеоценоза? Каждый полевой работник хорошо представляет себе обычную постепенность перехода между различными биогеоценозами. Резкие границы, как правило, имеют искусственное происхождение и чаще обусловлены хозяйственной деятельностью человека.

При разработке классификационных схем лесных биогеоценозов принято учитывать особенности рельефа. Еще Г.Ф. Морозов в «Учении о типах насаждений» говорил о том, что тип насаждений должен быть приурочен к типу рельефа. В.Н. Сукачёв не считал рельеф компонентом биогеоценоза, поскольку он не участвует в обменных процессах, но всегда обращал внимание на необходимость его обстоятельного изучения. «Исключительно важно описать геоморфологические условия местности... Это описание косвенным образом даёт представление о микроклиматических, геологических, почвенно-грунтовых условиях и условиях увлажнения. Геоморфологические условия необходимо связать с новейшей геологической историей местности, осветив по возможности генезис наблюдаемых форм рельефа» (Сукачёв, 1972б, с. 287). В «Руководстве к исследованию типов леса» он писал, что маршруты должны захватить «всё разнообразие условий местобитания и им свойственных сообществ; пересекая местность, всё время ведут тщательное изучение рельефа её и устанавливают геоморфологические типы. Всё это крайне важно для понимания жизни типов леса и закономерностей в их распределении, и как их история тесно связана с историей рельефа и обе эти истории неотделимы друг от друга» (1972а, с. 57). «Недостаточно установить формы рельефа, но необходимо также выяснить причины, их вызвавшие, затем происхождение, историю развития и вероятное будущее форм рельефа» (там же).

Но в какой степени мы должны учитывать неоднородность рельефа? На каком уровне должна осуществляться его дифференциация? В.В. Сысуев и П.А. Шарый (2000) предложили метод «формализованного выделения потенциальных типов условий местопроизрастания на основе численного морфологического анализа рельефа». Главными достоинствами этого метода, по мнению его авторов, являются объективность, физическая обоснованность анализа типов условий местопроизрастания, автоматизация вычислений, использование ГИС-технологий и методов дистанционного зондирования при лесоустройстве.

Анализ рельефа, по В.Н. Сукачёву, должен оказывать «первоначальную помощь» при выделении и разграничении биогеоценозов в природных условиях. «В пределах же однородного рельефа наиболее показательным признаком однородности биогеоценоза является однородность почвы и растительного покрова. Из этих двух показателей для выделения биогеоценозов особенно пригодна однородность растительного покрова благодаря её наглядности. Поэтому при разграничении биогеоценозов в природе целесообразно пользоваться именно фитоценозом (растительным сообществом). Границы каждого в отдельности биогеоценоза определяются, как правило, границами фитоценоза.

Это объясняется тем, что среди компонентов биогеоценоза фитоценозу обычно принадлежит наибольшая биогеоценозообразующая роль (Сукачёв, 1964, с. 35).

Но фитоценоз также, как правило, не имеет четко выраженных границ. В геоботанике долгое время существуют два направления. Сторонники одного из них считают, что в пространственной структуре растительности можно установить дискретные отдельности, сторонники другого убеждены в преобладании постепенных и многообразных переходов (континуума). Не все геоботаники занимали «крайние» позиции. Один из ведущих геоботаников середины прошлого столетия А.А. Ниценко (1948, с 494) говорил: «Я полагаю, что нельзя безоговорочно приписывать границам растительных ассоциаций (типам фитоценозов – Л.Р.) ни резкий, ни диффузный характер. Чаще всего наблюдается третий случай – мозаично-островной, причём границы отдельных участков и фрагментов в общем достаточно ясны, однако черты отличия соседних фитоценозов несколько сглажены. В зависимости от степени этой сглаженности граница может приближаться то к диффузному типу, то к резкому (однако и в этом случае сохраняя мелкоостровной характер сочетаний) Чисто диффузивный тип в собственном смысле этого слова, вероятно, редко встречается в природе. Даже если компоненты одного ценоза рассеяны в пределах другого равномерно и вне зависимости от условий обитания, они обыкновенно растут не отдельными экземплярами, а группами, представляя таким образом в какой-то степени, хотя бы и очень слабой, зачатки островных элементов. Нельзя говорить и о существовании безусловно резких границ, так как окраинное уклонение всегда имеет место, хотя бы и в очень небольшой мере»

В.И. Василевич (1967) задался вопросом – «как выразить количественно ту или иную границу фитоценоза и как провести эту границу, когда изменения растительности довольно постепенные?». Он пришёл к выводу, что «внутриценозное варьирование растительности составляет значительную долю от общего варьирования какого-либо участка. Следовательно, даже в тех случаях, когда фитоценозы можно разграничить достаточно легко, не следует рассматривать участок как состоящий из гомогенных фитоценозов, варьирование которых несущественно» (с. 93). Чтобы правильно провести границу между двумя фитоценозами, «необходимо исследовать полностью оба ценоза, выявить варьирование внутри их и сравнить с варьированием между ценозами» (там же). Автор предлагает пользоваться для этого трансектами, причём они должны захватывать не только границу, но и значительные части обоих фитоценозов.

Ситуация осложняется ещё и динамичностью фитоценозов. К.В.Киселёва, С.М. Разумовский и А.П. Расницын (1969) считают, что вполне резки лишь неподвижные границы между участками сукцессионно не связанных ассоциаций и что значительно чаще в природе приходится сталкиваться с подвижными границами. «Участки ассоциаций, непосредственно сменяющих друг друга во времени, обычно соседствуют и в пространстве, образуя сукцессионные комплексы» (с. 124). Поэтому границы представляют собой не линии, а переходные полосы, в которой доминанты смежных ассоциаций образуют неразделимую смесь.

По-видимому, в проблеме определения границ фитоценозов консенсус может быть достигнут только признанием того, что несмотря на большую изменчивость растительного покрова, в нем есть относительно гомогенные участки, в пределах которых растительность устойчиво сохраняет основные показатели состава и структуры, и именно такие участки могут быть типизированы в качестве «реперных точек» при дифференциации лесного покрова.

Трудно определимы границы другого компонента биогеоценоза – эдафотопы (почвенно-грунтовых условий). Предполагается, что они соответствуют очертаниям фитоценоза, который в данном случае выступает как индикатор. Но, во-первых, как только что было замечено, истинные территориальные границы зачастую – «вещь в себе», а во-вторых, не всегда растительность надежно индицирует условия обитания. Некоторые лесообразующие породы настолько сильно изменяют среду, что различия местообитаний в значительной степени нивелируются. Например, и на суглинистых почвах моренных водораздельных равнин, и на песчаных почвах речных надпойменных террас растут липняки, очень схожие по составу и структуре растительности. Между тем, это совершенно разные биогеоценозы, различного происхождения. В первом случае исходными были еловые леса, во втором – сосняки. Сходство объясняется тем, что липа является мощным лесообразователем (эдификатором), столь сильно меняющим среду, что реально существующие различия в почвенно-грунтовых условиях (весьма различные и физические, и химические свойства) как бы затушевываются и становятся не очевидными. Даже на внешне однородном участке почвенный покров может быть неоднородным. Обычно для характеристики почвы исследуемого биогеоценоза выкапывается почвенный разрез, который тщательно описывается. Для выбора «типичного» места предварительно делается серия так называемых прикопок в разных точках участка. Они зачастую и обнаруживают боль-

шую пестроту почвенного покрова, особенно характерную для флювиогляциальных равнин.

О пестроте почвенного покрова в лесных биогеоценозах речь шла неоднократно (Карпачевский, 1977; и др.). При характеристике объекта предлагается ориентироваться на преобладающую почвенную разность. Например, в условиях южной тайги в березняке неморально-разнотравном именно такой разностью являются почва дерново-слабоподзолистая, в березняке кислично-черничном – слабодерново-среднеподзолистая, в березняке черничном – средне- и сильноподзолистая (Кошельков и др., 1978).

В.М. Фридланд (1972) предложил понятие «элементарный почвенный ареал» (ЭПА), обозначающее почвенное образование, в пределах которого изменение свойств почвы имеет лишь количественный характер. Территориально ЭПА соответствует биогеоценозу. Л.О. Карпачевский (1977) также говорит об «адекватном соответствии» почвы и растительности в биогеоценозе. Но и здесь та же проблема – по каким критериям проводить границы ареала. Еще сложнее определить (и обосновать) границы других компонентов биогеоценоза – климата и животного мира.

Но территориальная дифференциация природных объектов все-таки нужна, и я хочу процитировать рассуждения Э.Неефа (1974, с. 34) в отношении ландшафтов: «Все географические границы располагаются в континууме. Они не отделяют друг от друга независимые части земной поверхности, а являются линиями или полосами изменчивого вида». «Понятие «ландшафт» нельзя передать посредством такого признака, как граница ландшафта. Географическая реальность, географический континуум этого не допускают. Ландшафт, как объект, отграниченный от окружающей природы, не существует. Поэтому тщетны и бесперспективны все усилия «правильно» провести границы ландшафта. Границы – это линии упорядочения, проецируемые в географическую действительность нашей мыслью. Они необходимы для географической практики, но непригодны в качестве признака для географического определения ландшафта» (там же, с. 46).

Эти слова в полной мере можно отнести и биогеоценозу; его границы также проецируются нашей мыслью.

Мы должны уметь расчленять земную поверхность на биогеоценозы – это необходимо и в научном, и в прикладном отношениях, хотя бы уже потому, что без этого невозможны их классификация и идентификация. Каждый биогеоценоз должен быть отнесен к тому или иному типу, подобно тому как любой организм (растение, животное, гриб, микроорганизм) имеет видовое название. Пусть эти границы будут

условными, но для того, чтобы не было путаницы, должны быть сформулированы и приняты правила установления этих границ. Это – принцип любой классификации.

Очевидно, что показателей, используемых для разграничения биогеоценозов, не должно быть много, но вместе с тем надо, чтобы они могли обеспечить достаточное полное представление об объектах исследования. Их природная вариабильность должна быть визуально различима и без сложных инструментальных работ. Методика должна быть доступна для каждого полевого исследователя. Выбранные показатели характеризуют условия обитания и растительность и должны учитывать ландшафтные особенности района исследований. В качестве примера приведу показатели, которые мы использовали при изучении лесов центральной части Русской равнины:

- генетический тип рельефа,
- форма мезорельефа,
- генетический тип почвы,
- гранулометрический состав почвы и подстилающей породы,
- преобладающий тип водного режима,
- уровень внутрпочвенных вод,
- наличие и степень оглеения,
- наличие карбонатности.
- господствующая лесообразующая порода,
- основная сопутствующая порода,
- возрастная стадия древостоя,
- основная порода подлеска (при сомкнутости не менее 0,2),
- основные виды-доминанты или эколого-фитоценотические группы видов кустарничково-травяного покрова,
- сопутствующие виды-доминанты или эколого-фитоценотические группы видов кустарничково-травяного покрова,
- основные виды-доминанты или эколого-фитоценотические группы видов живого напочвенного покрова,
- сопутствующие виды-доминанты или эколого-фитоценотические группы видов кустарничково-травяного покрова.

Рельеф, как уже отмечалось, не является компонентом биогеоценоза, но он определяет его многие черты, а зачастую и контуры. При оценке почвы как лесорастительного фактора В.Н. Сукачёв первостепенное значение придавал влажности и минеральному составу. Первый показатель может быть определён визуально – и непосредственно по состоянию почвы, и по характеру растительности, выполняющей функции фитоиндикатора. Глубина залегания внутрпочвенных вод фик-

сируется в почвенном разрезе или при бурении (это возможно, если уровень этих вод располагается не глубже 2–3-х метров от поверхности почвы). Что же касается минерального состава, то для этого необходим лабораторный физический и химический анализ почвенных образцов, что далеко не всегда осуществимо при полевой работе. Мы предлагаем учитывать гранулометрический состав почвенных горизонтов, что возможно определять, как и влажность, визуально. Без особого труда выявляется карбонатность почв и материнских пород.

Из признаков растительности биогеоценозов мы отдаём предпочтение видам-эдификаторам и видам-доминантам, во-первых, потому что они наиболее физиономичны и узнаваемы, что упрощает типизацию и идентификацию ценозов, а во-вторых, потому, что они играют ведущую роль в формировании их структурно-функциональной структуры и в обменных процессах. Разумеется, это не означает невнимания к лесной флоре в целом. В.Н. Сукачёв указывал на необходимость самого тщательного изучения флористического состава сообществ.

Каждый из названных выше показателей представляет собой градиент с определённой амплитудой, которую условно можно разделить на «отрезки», достаточно чётко отличающиеся друг от друга, хотя, конечно, в природных условиях резких пространственных границ между ними, как правило, нет. Например, основными градациями генетического типа рельефа в пределах центра Русской равнины мы считаем:

- моренные равнины,
- флювиогляциальные равнины,
- зандровые равнины,
- склоны речной долины,
- речные террасы,
- овраги,
- балки.

Дополнительными показателями являются формы мезорельефа:

- всхолмления,
- выравненные территории,
- понижения,
- крутые склоны (более 15°),
- склоны средней крутизны (5–15°),
- пологие склоны (менее 5°),
- шлейфовые части склонов,
- приручьевые ложбины,
- замкнутые ложбины.

Таким же образом подразделяются и все остальные показатели. Сокупность признаков каждого показателя даёт краткую, но достаточно



разностороннюю характеристику биогеоценоза в момент его обследования и позволяет определить его пространственные границы (Рысин, Савельева, 2007).

В последнее время нередко используется термин «экотон», означающий переходную полосу между экосистемами (биогеоценозами) разных типов. Экотон сочетает свойства сопредельных систем.

Особого обсуждения требует вопрос о временных границах лесного биогеоценоза. Лес находится в постоянной динамике, особенно, если он является производным. Меняются его состав, структура, характер обменных процессов и т.д. Градациями этих изменений могут служить возрастные стадии древостоя; соответственно можно говорить о возрастных рядах биогеоценозов. Эта тема будет подробнее рассмотрена в главе «Динамика лесных биогеоценозов».

### Литература

- Антология экологии. Тольятти: 2004. 354 с.
- Берг Л.С. Физико-географические (ландшафтные) зоны СССР. Л.: Изд-во ЛГУ. 1936. 427 с.
- Берг Л.С. Фации, географические аспекты и географические зоны // Изв. Русского географ. об-ва. 1945. Т. 77. № 3. С. 5-18.
- Бергаланфи Л. фон. История и статус общей теории систем. – Системные исследования. М.: Наука. 1973. С. 20-37.
- Беручашвили Н.А. О вертикальном строении биогеоценозов горных лесов с преобладанием бука // Лесоведение. 1972. № 2. С. 17-28.
- Буш К.К., Иевинь И.К. Применение системного анализа в лесоведении // Лесоведение. 1975. № 1. С. 3-11.
- Бяллович Ю.П. Биогеоценологические горизонты // Тр. МОИП. Отд. биол. секция ботан. 1960. Т. 3. С. 43-60.
- Василевич В.И. К методике анализа границ фитоценозов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72. Вып. 3. С. 85-93.
- Василевич В.И. Фитоценологические объекты как системы. – Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука. 1977. С. 5-14.
- Гиляров М.С. К 100-летию со дня рождения академика В.Н. Сукачёва. – Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука. 1980. С. 3-7.
- Дылис Н.В. Развитие учения об экосистемах за рубежом // Лесоведение. 1967. № 3. С. 66-75.
- Дылис Н.В. Основы биогеоценологии. М.: Изд-во МГУ. 1968. 152 с.
- Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука. 1969. 55 с.
- Дыренков С.А. Лесоводство с позиций системного анализа // Лесоведение. 1975. № 6. С. 3-9.
- Карпачевский Л.О. Пестрота почвенного покрова в лесных биогеоценозах. М.: изд-во МГУ. 1977. 312 с.

- Киселёва К.В., Разумовский С.М., Расницын А.П. Границы растительных сообществ и динамика растительности //Журн. общей биол. 1969. Т. 30. № 2. С.123-131.
- Кошельков С.П., Соколов А.А., Марченко О.В. Структура почвенного покрова в березняках южной тайги //Лесоведение. 1978. № 2. С. 60-66.
- Кузнецов В.И., Целлариус А.Я. К вопросу о некоторых структурных элементах биогеоценоза. – Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. 1975. С. 160-165.
- Лозинов Г.Л. Особенности пространственного распределения подземных частей растений в лесных биогеоценозах Подмосковья //Лесоведение. 1980. № 1. С. 58-63.
- Лопатин В.Д. О методике полевого изучения биогеоценоза и анализа полученных материалов //Экология, 1988. № 1. С. 23-28.
- Мазинг В.В. Консорции как элемент структуры биоценозов // Тр. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 27. С. 117-127.
- Мазинг В.В. Что такое структура биогеоценоза. – Проблемы биогеоценологии. М.: Наука. 1973. С. 148-157.
- Морозов Г.Ф. Учение о лесе. М.-Л.: Госиздат. 1928.
- Наливкин Д.В. Учение о фациях. Условия образования осадков. изд. 2-е. – Изд. геол. разв. Л.-М.: 1933.
- Нееф Э. Теоретические основы ландшафтоведения. М.: Прогресс. 1974. 334 с.
- Ниценко А.А. К вопросу о границах растительных ассоциаций в природе //Ботан. журн. 1948. Т. 33. № 5. С. 487-494.
- Норин Б.Н. Растительное сообщество как система //Ботан. журн. 1980. Т. 65. № 4. С. 478-484.
- Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука. 1964. 574 с.
- Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука. 1966. 334 с.
- Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука. 1974. 403 с.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. Кадастры типов леса и типов лесных биогеоценозов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2007. 144 с.
- Сахаров М.И. Элементы лесных биогеоценозов //ДАН АН СССР. 1950. Т. 71. № 3. С. 556-560.
- Синадский Ю.В. Сосна, её вредители и болезни. М.: Наука. 1983. 340 с.
- Солнцев Н.А. Природный географический ландшафт и некоторые его общие закономерности. – Труды Второго Всесоюзного географического съезда. Ч. 1. М.: 1948. С. 258-269.
- Солнцев Н.А. О морфологии природного географического ландшафта // Вопросы географии. 1949. Вып. 16. С. 61-86.
- Сукачев В.Н. Идея развития в фитоценологии //Сов. ботан. 1942. № 5. С. 5-17.
- Сукачев В.Н. О принципах генетической классификации в биогеоценологии // Журн. общ. биол. 1944. Т. 5. № 4. С. 213-227.
- Сукачев В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии. – Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука. 1964. С. 5-49.
- Сукачев В.Н. О соотношении понятий «географический ландшафт» и «биогеоценоз». – Вопросы географии. М.: Гос. изд-во географ. литер. 1949. Вып. 16. С. 45-60.

- Сукачѳв В.Н. Руководство к исследованию типов леса. – Сукачѳв В.Н. Избранные труды. Л.: Наука. 1972а. Т. 1. С.15-141.
- Сукачѳв В.Н. Общие принципы и программа изучения типов леса. Сукачѳв В.Н. Избранные труды. Л.: Наука. 1972б. Т. 1. С.259-310.
- Сысуев В.В., Шарый П.А. Выделение типов условий местопроизрастания для лесоустройства по участковому методу // Лесоведение. 2000. № 5. С. 10-19.
- Тимофеев-Рессовский Н.В. О некоторых принципах классификации биохорологических единиц // Тр. Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР. 1961. Вып. 27. С. 23-28.
- Уткин А.И. Рабочее совещание по вопросам использования математических методов и ЭВМ в лесной типологии // Лесоведение. 1975. № 6. С. 80-84.
- Фридланд В.М. Структура почвенного покрова. М.: Наука. 1972. 423 с.
- Цветков В.Ф. Лесной биогеоценоз. Архангельск: 2004. 267 с.

## Глава 2. РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Основную часть растительной массы в лесных биогеоценозах составляют растения-автотрофы, создающие в процессе фотосинтетической деятельности органические вещества, которые служат питанием значительной части гетеротрофов. Растения образуют растительное сообщество. «Фитоценозом, или растительным сообществом, надо называть всякую совокупность как высших, так и низших растений, обитающих на данном однородном участке земной поверхности, с только им свойственными взаимоотношениями как между собой, так и условиями местообитания, и поэтому создающими свою особую среду, фитосреду» (Сукачев, 1956, с. 296). Это определение Т.А. Работнов считал «одним из лучших». Сам Т.А. Работнов (1992, с. 10) предложил более развернутую формулировку: «Фитоценоз – условно выделенная из биоценоза открытая биогическая система, представляющая существенную часть (в материальном и энергетическом отношении) более сложной биокосной системы биогеоценоза, состоящая из растений, исключительно или в основном автотрофных (фототрофов), находящихся в сложных взаимоотношениях друг с другом, с другими компонентами биоценоза и со средой, осуществляя фиксацию солнечной энергии и при участии связанных с автотрофами организмов её трансформацию и биологический круговорот веществ, а также фиксацию атмосферного азота и обладающая определённым составом и более или менее гомогенным или гомогенно мозаичным сложением в пределах занимаемого ею пространства». Есть немало других определений фитоценоза, которые в той или иной степени отличаются друг от друга, но суть их остаётся прежней – это совокупность растений, произрастающих в пределах относительно однородного участка территории и взаимодействующих друг с другом и со средой обитания.

В «Программе и методике биогеоценологических исследований» (1966) подчеркивается «особенно важная роль» фитоценоза в системе биогеоценоза. Однако биогеоценоз не может существовать, будучи лишен любого другого компонента – почвы, атмосферы, животного мира и др. Фитоценоз является внешним выражением биогеоценоза, его «лицом». По существу, изучение биогеоценоза начинается с фитоценоза.

Авторы соответствующей главы в «Основах лесной биогеоценологии» (Дылис и др., 1964) определяют «биогеоценологическую работу» фитоценоза следующим образом:

1. Поглощение из других компонентов биогеоценозов разнообразных веществ и энергии и синтез их в органические вещества;
2. Выделение в окружающую среду продуктов своей жизнедеятельности ( $O_2$ ,  $CO_2$ ,  $H_2O$  и др.) и части ранее поглощенной энергии;
3. Возврат части ранее поглощенных веществ и энергии в виде отпада (отмирания целых деревьев) и опада (периодическое отмирание отдельных органов растений);
4. Трансформация свойств и состояний других компонентов биогеоценозов.

Этот перечень можно продолжить, поскольку трудно назвать какой-либо процесс или консортивную связь в лесном биогеоценозе, в которых прямо или косвенно не «задействованы» его растения. Однако вряд ли можно согласиться с утверждением авторов главы относительно того, что «ежегодно нарастающая аккумуляция вещества и энергии в живой массе древесных растений составляет одну из важнейших биогеоценологических особенностей лесных фитоценозов» (с. 94). Запасы аккумулированной фитомассы с возрастом древостоев могут не только увеличиваться, но и сокращаться. Во-первых, это может быть следствием деградации фитоценоза под влиянием деятельности человека, во-вторых, причиной может стать эндоэкогенез сообщества – распад эдификаторной части древостоя и смена поколений, замена одной породы другой и т.д.

Выделение фитоценоза в природе столь же субъективно, как и определение границ биогеоценоза; об этом шла речь в первой главе. А.П. Шенников вслед за Б.А. Быковым (1957) говорит о четырёх типах границ; они могут быть резкими, мозаичными, каёмчатыми и диффузивными.

### **Флористический состав фитоценоза**

При описании фитоценоза в первую очередь обращается внимание на виды автотрофных растений, поскольку именно они создают первичную продукцию и являются одним из главных звеньев в обменных процессах. Следующий важный показатель – доленое участие вида в фитоценозе (чаще для этого используется шкала Друде в разных модификациях).

В соответствии с различным значением видов в фитоценозе выделяют так называемые «*фитоценоотипы*». Классификаций фитоцено-

типов несколько. Например, Л.Г. Раменский (1938) предложил различать три группы: виоленты, пациенты и эксплеренты. Виоленты захватывают территорию и удерживают её за собой, подавляя соперников. В классификации В.Н. Сукачёва это виды-эдификаторы, строители сообщества (остальные виды – ассектаторы). Пациенты существуют благодаря не своей энергии жизнедеятельности и роста, а своей выносливости к экстремальным условиям, постоянным или временным. Эксплеренты имеют очень низкую конкурентную мощь, но зато они способны быстро заселять освобождающуюся территорию, заполняя промежутки между более сильными растениями. Т.А. Работнов (1983) по поводу этого деления замечает, что ценотическое значение растений может меняться в зависимости от условий обитания и что некоторые виды ведут себя в одних фитоценозах как виоленты, а в других – как пациенты. Кроме того, это значение изменяется в ходе жизненного цикла растений. Работнов считал более правильным говорить о типах «стратегии жизни», имея в виду «совокупность приспособлений, обеспечивающих виду возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное положение в соответствующих биоценозах» (Работнов, 1975).

Вид может быть эдификатором по разным причинам. Например, сосна обыкновенная является *эдификатором стабильным* в тех местообитаниях, где другие древесные породы расти не могут – на бедных сухих песках (сосняки лишайниковые) или на сфагновых болотах (сосняки сфагновые). В то же время сосна формирует высокопродуктивные древостои на богатых суглинистых почвах водораздельных территорий, но там она – *эдификатор временный*, занявший свободную территорию. В таких местообитаниях почти обязательно образуют второй ярус ель или широколиственные породы, которые заменят сосновый ярус по мере его распада; у сосны нет резерва – жизнеспособного подростка. В противоположность сосне ель на таких почвах является стабильным эдификатором в силу своей высокой конкурентной способности. Отличием таких видов является их «биологическая оснащённость» (Salisbury, 1927); одним из её признаков у ели И.В. Катрушенко и К.В. Старостина (1987) считают фотосинтетические свойства ассимиляционного аппарата – наличие теневой и световой хвои. Теневая хвоя более экономично использует световую энергию, которая под пологом леса обычно бывает в минимуме. Другим механизмом адаптации ели авторы называют различную активность работы её ассимиляционного аппарата на протяжении жизни дерева.

В травяном покрове один и тот же вид также может в разных биогеоценозах принадлежать к различным фитоценотипам. Например, лу-

говик дернистый на безлесных территориях является эдификатором, формируя основу лугового сообщества. В разреженных листовых лесах, подвергавшихся интенсивному выпасу, он становится доминантом – ведущим видом травяного покрова (дубняки, березняки и осинники луговиковые). Но этот же вид часто встречается и в других типах лесных биогеоценозов – при небольшом обилии и при минимальной ценотической значимости. Луговик дернистый обычен для влажных микроучастков, но в то же время он способен выдерживать наиболее сильное обезвоживание (Смирнова, 1970) – в этом один из «секретов» его высокой конкурентной способности.

### **Жизненные формы и экологические типы**

Каждый вид растений имеет определённый комплекс морфологических признаков и экологических особенностей. *Экобиоморфа, или жизненная форма*, объединяет «виды, сходные по форме и способу приспособления к среде» (Шенников, 1964, с. 240). История формирования концепции жизненных форм растений подробно изложена И.Г. Серебряковым (1962). По-прежнему популярной остаётся классификация жизненных форм по Раункиеру, основывающаяся на положении почек или верхушечных побегов по отношению к поверхности почвы в течение неблагоприятного для вегетации времени года:

1. Фанерофиты – древесные растения с почками или верхушками побегов, расположенными высоко над поверхностью почвы:
  - Мегафанерофиты – крупные деревья (высотой более 30 м).
  - Мезофанерофиты – деревья средних размеров (8–30 м).
  - Микрофанерофиты – крупные кустарники (2–8 м).
  - Нанофанерофиты – низкие кустарники (менее 2 м).
2. Хамефиты – растения с почками или верхушками побегов, расположенными над поверхностью почвы (не выше 50 см).
3. Гемикриптофиты – растения, у которых почки возобновления расположены непосредственно у поверхности почвы.
4. Криптофиты – растения, у которых почки возобновления расположены непосредственно под поверхностью почвы (геофиты), под водой (гидрофиты) или в заболоченном субстрате (гелофиты).
5. Терофиты – растения-однолетники, переносящие неблагоприятные условия в состоянии семян или спор.

По отношению к факторам среды обитания растения делятся на *экологические типы*, объединяющие виды, сходные по экологическим потребностям.

По отношению к влаге:

1. Ксерофиты – растения сухих местообитаний, способные переживать продолжительные периоды сухости (сосна обыкновенная).
2. Ксеромезофиты – растения, промежуточные между ксерофитами и мезофитами (дуб черешчатый).
3. Мезофиты – растения, приспособленные к обитанию в умеренных условиях увлажнения (липа сердцелистная, клён остролистный, лиственницы).
4. Гигромезофиты – растения, промежуточные между мезофитами и гигрофитами (осина, берёза пушистая).
5. Гигрофиты – растения местообитаний с постоянно высокой влажностью воздуха и почвы (ольха чёрная, черёмуха)..
6. Психрофиты – растения влажных и холодных почв.
7. Суккуленты – растения с сильно развитой водозапасающей тканью, способные переживать неблагоприятный сухой период за счет накопленных запасов влаги.

По отношению к богатству почвы питательными веществами:

1. Олиготрофы – растения бедных почв.
2. Олигомезотрофы – растения, занимающие промежуточное положение между олиготрофами и мезотрофами.
3. Мезотрофы – растения, умеренно требовательные к наличию в почве питательных веществ.
4. Эвмезотрофы – растения, занимающие промежуточное положение между мезотрофами и эвтрофами.
5. Эвтрофы – растения, хорошо растущие только на почвах, богатых элементами питания.

По отношению в световому режиму:

1. Гелиофиты – виды, светолюбивые, не выносящие длительного затенения.
2. Семигелиофиты – виды, способные существовать при умеренном затенении.
3. Сциофиты – виды, не выносящие высокой освещенности.

Выделяют и другие экологические группы; в их числе:

- Псаммофиты – растения, обитающие на песках;
- Петрофиты – растения, обитающие на скалах;
- Оксилофиты – растения, обитающие в болотах;
- Нитрофилы – растения, нуждающиеся в повышенном содержании азота т.д.

Поскольку многие виды имеют индикационную ценность, то анализ спектра экологических типов фитоценоза способен дать очень обстоятельную информацию о биогеоценозе в целом.



Дополнительные сведения о фитоценозе представляет спектр *географических элементов*. Общепринятой схемы этого спектра нет. В «Конспекте лесной флоры средней полосы Русской равнины» (Рысин, 2009) виды по их долготному распространению разделены на следующие группы: циркумполярный, евро-североамериканский, европейский, восточноевропейский, европейско-западносибирский, евросибирский, евроазиатский; по широтному направлению – плюризональный, гипоарктобореальный, бореальный, бореально-неморальный, неморальный, лесостепной, степной.

Широкую известность получила разработанная Т.А. Работновым концепция *ценологических популяций*. Ценопопуляция – это совокупность особей вида в пределах фитоценоза – от всходов до сенильных растений. Свойства ценопопуляций определяются числом особей и их возрастным и жизненным состоянием. А.А. Уранов предложил говорить о возрастном спектре ценопопуляции, имея в виду количественное соотношение разных возрастных групп. На основании этого соотношения определяется тип ценопопуляции – инвазионный (преобладают особи младших групп, что означает первые стадии внедрения вида в фитоценоз), нормальный (вид представлен всеми возрастными группами, успешно размножается генеративным или вегетативным путем, что свидетельствует о его прочном положении в фитоценозе) и регрессивный (новые особи не появляются, что является признаком неизбежного выпадения вида из состава фитоценоза). Анализу возрастных спектров ценопопуляций различных видов были посвящены десятки успешно защищённых диссертаций.

Еще одно важнейшее направление, пока, к сожалению, слабо развиваемое, – изучение стратегии поведения организмов на разных этапах онтогенеза в нормальных для них условиях обитания и при различных вариантах отклонения от «нормы». Такие исследования очень важны для понимания существующей структуры ценозов и динамических процессов, особенно – антропогенных, когда организм зачастую оказывается в стрессовой ситуации. Очень много значит способность вида к поливариантному развитию.

И.Ф. Шаяхметов и др. (2005) исследовали поливариантность онтогенеза подроста липы, ильма, дуба и клёна остролистного в широколиственных лесах нескольких типов на территории Уфимского плато. Выявлено, что у липы не более 10% подроста имеет онтогенез нормального типа. Остальная часть подроста (а в ряде случаев – все 100%) развивается по типу образования ксилоризома – стволик полегает, образуется многолетнее одревесневшее корневище, способ-

ное функционировать десятки лет. У ильма по такому же типу развивается от 70 до 95% подростка, у клёна – от 50 до 75%, у дуба – около 30%. Кроме того 20–35% подростка дуба развивается по типу ксилоподия – многолетнего стволового образования с массой спящих почек. Поливариантность онтогенеза широколиственных пород увеличивает их конкурентную способность и позволяет им существовать и в экстремальных условиях.

### Структура лесного фитоценоза

Лесной фитоценоз имеет определенную **структуру – вертикальную (ярусность), горизонтальную (сложение) и возрастную**. Место вида в том или ином ярусе определяется его биоморфологическими свойствами. «Ни в одном из типов растительности не выражена ярусность так резко, как в лесу. У нас чаще принимается в лесу пять ярусов, а именно: первый ярус – деревья, образующие верхний полог, второй ярус – деревья, образующие второй полог под первым, третий ярус – подлесок, кустарники, четвертый ярус – травяной покров и пятый ярус – моховой и лишайниковый покров (напочвенный покров)» (Сукачёв, 1972, С.68). Это – общая схема, потому что древостой может быть и трехъярусным, а в подлеске и травяном покрове могут быть выделены подъярусы.

Ярус, по В.Н. Сукачёву, это, с одной стороны, экологическое понятие, объединяющее растения одной формы роста и сходной экологии, а с другой – понятие фитоценологическое, так как между растениями внутри яруса возникают свои особые взаимодействия, отличные от взаимодействий в других ярусах и между ярусами. Вероятно, можно согласиться со второй половиной этого определения, но не с первой. В первом ярусе древостоя могут совместно расти сосна и ель, сосна и берёза, сосна и липа, и т.д. Их объединяет одна и та же форма роста (это деревья первой величины), но в экологическом отношении эти породы далеки друг от друга. Ещё более сложным, уже и по форме роста, и по экологическим потребностям может быть ярус кустарничков и трав, особенно в биогеоценозах с ярко выраженным нанорельефом поверхности и неоднородным почвенным покровом; в этом случае в один и тот же ярус могут входить виды различных экобиоморф. Ярусы характеризуются высотой, сомкнутостью (проективным покрытием), составом.

Ярусное строение растительного сообщества со временем может меняться. В связи с этим Я.Я. Васильев (1935) предложил различать ярусы:

- конституционные – обязательно присущие лесу определенного типа;
- демутационные – временные (например, ярус молодой ели в березняке);
- дигрессивные (возникают вследствие нарушения леса – пожарами и др.);
- регенеративные – восстановительные (например, подрост ели в ельнике).

Такой подход к вертикальной ярусности позволяет выяснить прошлое и прогнозировать будущее фитоценоза.

Ярусная структура растительности определяет стратификацию лесного биогеоценоза в целом, поскольку у каждого яруса не только определенный флористический состав, но и особый фитоклимат, и животный мир, и мико- и микробонаселение.

Синонимом яруса является «фитоценогический горизонт». Впрочем, А.И. Уткин с соавторами (1969) не считал его целостным образованием, а подразделил на «горизонт фотосинтеза с активным балансом» и «горизонт фотосинтеза с пассивным балансом». С этой точкой зрения не согласился В.Г. Карпов (1973); по его мнению границы между горизонтами с активным и пассивным фотосинтезом меняются в зависимости от режима солнечной радиации в ясные и облачные дни, а выделение их в древостоях светолюбивых пород и в нижних ярусах затруднительно из-за недостаточной дифференциации на световые и теневые морфологические структуры. Поддерживая эту точку зрения, Т.А. Работнов (1983) добавляет: «Маловероятно, чтобы растение сохраняло длительное время листья с пассивным балансом листьев. Сохранение листьев означает, что они нужны растению, возможно, лишь для фотосинтеза в определённое время. Поэтому целесообразнее говорить о горизонте ослабленного, а не пассивного фотосинтеза» (с. 158).

О.Н. Солнцева (1982) обращает внимание на связь вертикальной структуры травяного покрова с парцеллярным сложением биогеоценоза. В разных парцеллах расположение максимума листовой массы может быть на различных уровнях. На примере нескольких типов лесных биогеоценозов она выделила следующие варианты вертикальной структуры травостоя:

1. Травяной покров с доминированием бореальных видов, характерный для ельников и для еловых парцелл других типов леса; максимум листовой массы расположен в приземном слое.

2. Травяной покров с доминированием видов неморального комплекса – широколиственных, лесных мезофитов, распространённых в широколиственных лесах и волосистоосоковых парцеллах ельников.

3. Травяной покров с доминированием лесного мезофильного крупнотравья, характерный для больших парцелл в окнах.

Ярусность в распределении органов растений прослеживается и в почве лесных биогеоценозов. Корни древесных пород делятся на три основные категории: проводящие (скелетные), всасывающие и ростовые. Многолетние проводящие корни образуют скелет корневой системы. Распределение корней в биогеоценозах разных типов, с одной стороны, имеет ряд общих черт, а с другой – зависит как от почвенных условий, так и от характера растительности. О.В. Шахова (1976) сравнивала насыщенность корнями дерново-слабоподзолистой супесчаной почвы в сосняке и березняке кислично-черничном. В обоих случаях около 65% корней древесных пород располагалось на глубине 0–10 см. В верхнем 5-сантиметровом слое почвы содержится 80–83% корней трав и кустарничков. В березняке масса корней в три раза больше по сравнению с сосняком, соотношение надземной и подземной фитомассы составляет, соответственно, 1 : 5,5 и 1 : 9. Впрочем следует заметить, что максимальная глубина взятия образцов была 40 см и что, поскольку образцы брались буром, не затрагивались толстые корни деревьев и кустарников.

Корни древесных пород на рыхлых песчаных почвах могут проникать очень глубоко (Тольский, 1905; Шиманюк, 1950; Оловяннаякова, 1962; и др.). Наблюдения на юге Московской области в сосновых культурах показали, что если у большинства деревьев вертикальные корни не проникают глубже 40–60 см, то у отдельных деревьев они уходят на глубину нескольких метров. Такие деревья успешнее растут, выделяясь своей высотой на общем фоне, и устойчивы в засушливые периоды (Абатуров и др., 1976).

На обязательность исследования подземной структуры фитоценоза обращается внимание в «Программе и методике биологических исследований» (1966). Оно должно проводиться одновременно с изучением надземной части фитоценоза (Дылис и др., 1964); при этом имеются в виду определение 1) глубины проникновения в почву подземных частей растений, особенно, доминантов, 2) размещения массы корневищ и корней по горизонтам для характеристики подземной ярусности, 3) пространственного варьирования состава корней и корнеленности в связи с мозаичностью сообществ, 4) динамики структуры корневых систем в связи с процессами нарастания и отмирания их в годичном и сезонном циклах. Безусловно, эта информация интересна и важна, но, во-первых, такой объём работы потребует больших затрат времени и физических сил, а во-вторых, если следовать этой программе – все в лесу будет перекопано. Поэтому нельзя говорить об обязательности выполнения всех перечисленных выше пунктов.

Не менее сложной может быть *горизонтальная структура* фитоценоза. Нередко используемым, хотя и недостаточно чётким, понятием, является «синузия». Среди многих определений Т.А. Работнов (1992, с. 187) считает лучшей формулировку В.Н. Сукачёва и А.П. Шенникова: «структурные части фитоценоза, ограниченные в пространстве или во времени (занимающие определённую экологическую нишу), отличающиеся одна от другой в морфологическом, флористическом, экологическом и в фитоценотическом отношении». Синузии могут быть пространственными и временными – сезонными, флуктуационными, демутационными (Работнов, 1992). А.П.Шенников (1964) говорит о «ярусности во времени», понимая под этим неодновременное развитие разных растений в течение вегетационного периода, но у этого явления есть и ещё одно название – «сезонная смена аспектов».

Формой горизонтальной структуры может быть мозаичность фитоценоза – закономерное чередование микрогруппировок растений, формирование которых может быть обусловлено или неоднородностью микрорельефа (чередованием повышений и понижений), или неоднородным сложением древесного яруса (например, чередование групп ели и липы). Мозаичность может также иметь зоогенное и антропогенное происхождение. Горизонтальная структура растительного сообщества есть внешнее выражение парцеллярной структуры биогеоценоза.

Очень важным показателем лесного фитоценоза является *возрастная структура* древостоя. Одновозрастность деревьев главной лесобразующей породы говорит о том, что этот лес сформировался или на вырубке, или на гари, или на участке бывшего сельскохозяйственного пользования. Напротив, разновозрастность является признаком длительного естественного развития леса. Постепенно выпадают старые или больные деревья; в появляющихся окнах начинают успешно расти более молодые особи, до этого находившиеся на «голодном пайке» из-за недостатка света, почвенной влаги и питания.

На территории Европейской части России подавляющее большинство лесов сформировалось на бывших пахотных землях, в Сибири и на Дальнем Востоке – на гарях. Однако нужно иметь в виду, что если пожары были неоднократными, то древостой тоже может быть разновозрастным. В.А.Глаголев (1976), характеризуя лиственничные леса Среднего Сихотэ-Алиня, неоднократно пройденные пожарами, определяет их возрастную структуру как ступенчато-разновозрастную (при достаточно длительных межпожарных промежутках) и условно-разновозрастную и циклично-разновозрастную (если эти промежутки были короткими).

## Фитомасса

Изучение распределения органического вещества в разных структурных частях фитоценоза, его химического состава, динамики во времени позволяет понять обменные процессы, происходящие в биогеоценозе, поскольку растительная масса – основной аккумулятор этого вещества в живых растениях и «поставщик» его в окружающую среду после их отмирания. Опубликовано большое число работ, анализирующих и сопоставляющих распределение фитомассы в фитоценозах разных типов. Подробнее об этом – в главе «Обменные процессы в лесных биогеоценозах».

### Взаимоотношения растений в фитоценозе

В.Н. Сукачёв (1956) различал три основные формы влияния растений друг на друга при совместном произрастании: контактные, трансбиотические и трансбиотические. **Контактные** взаимоотношения происходят со срастанием и без срастания организмов. Возможно срастание корнями особей одного вида, очень редко подобным образом срастаются корни растений разных видов.

**Трансбиотические** взаимодействия, осуществляемые через изменение фитосреды, наблюдаются повсеместно и притом в очень разных формах. Особенно значительна роль древесных пород-эдификаторов, а также растений нижних ярусов, выполняющих функции доминантов. Каждый тип фитоценоза или биогеоценоза характеризуется своей специфичной системой взаимных отношений между компонентами, которая в основном и ответственна за саморегуляцию его видового состава и восстановление в случае разрушения (Карпов, Патриевская, 1970)

### *Изменение светового режима*

Лесоводы-практики еще в позапрошлом столетии обратили внимание на то, что развитие подроста под пологом древостоя сильно заторможено по сравнению с развитием сеянцев на открытом месте; само собой напрашивалось объяснение – недостаток света в лесу. Поскольку сеянцы разных пород неодинаково реагировали на одну и ту же степень освещения, древесные породы стали делиться на светолюбивые и теневыносливые. Впоследствии это деление было распространено на все виды растений и несколько расширено: светолюбивые (гелиофиты), теневыносливые (семигелиофиты) и тенелюбивые (сциофиты).

Наряду с разным отношением к степени освещенности было установлено уменьшение теневыносливости подроста древесных пород с возрастом. Например, у сосны в первые два года жизни теневыносливость значительно выше, чем у подроста старшего возраста, у ели подрост особенно теневынослив в первые 3–6 лет (Серебряков, 1962; Парфенов, 1964). П.В. Алексеев (1958) и А.Ф. Афанасьева (1962) продлевают этот срок до 8–9 лет. Общеизвестный факт – с повышением почвенного плодородия теневыносливость повышается.

Сеянцы, растущие при затенении, снижают темпы прироста органической массы. Это наиболее ярко выражено у светолюбивых пород; у теневыносливых пород прирост органической массы снижается только при очень сильном затенении. Наряду с уменьшением прироста органической массы при недостатке света меняется её распределение по органам растений. Прежде всего очень сильно сокращается относительный вес корней за счёт веса надземных органов (Крамер, Козловский, 1963; и др.). Противоречивы сведения относительно изменения площади листьев; одни авторы отмечали увеличение площади (веса) листьев по сравнению с общим весом, другие наблюдали противоположную реакцию. По всей вероятности, первое характерно для теневыносливых растений, второе – для светолюбивых. Несомненно, что значение имеет и степень затенения.

При хроническом недостатке света меняются морфологические и физиологические особенности ассимиляционных органов; в случае резкого изменения светового режима (например, при вырубке древостоя) подрост, выросший в тени, вынужден приспособляться к изменившимся условиям. Д.А. Комиссаров и Л.П. Штейнвольф (1967), исследуя интенсивность фотосинтеза подростка ели в разных экологических условиях, пришли к выводу о целесообразности различать три категории подростка: быстрого (с годовым приростом центрального побега не менее 5 см), среднего (2,5–5 см) и медленного (менее 2,5 см) роста. Деревца первой группы отличаются от прочих более мощной корневой системой, более крупной хвоей, повышенным содержанием углеводов, более интенсивно идущим фотосинтезом. После резкого осветления они обладали большей устойчивостью, сохраняли хвою, причем она продолжала функционировать. У подростка третьей группы хвоя уже в первый год отмирала и заменялась типичной «световой» хвоей, приспособленной к более сильному освещению. В хвое повышалось содержание углеводов, возрастала интенсивность дыхания и фотосинтеза.

С конца апреля до июня включительно в подмосковных лесах появляются всходы дуба; к середине лета они имеют вполне сформиро-

вавшиеся наземные побеги высотой 10–15 см и главные корни длиной до 60 см (Серебряков, 1962). Уже в первый год жизни у молодых дубков возможен второй прирост (Иванов побег), но для этого необходимы достаточно благоприятные условия существования, в том числе и условия освещения. Зависимость дубков от местообитания становится значительно более выраженной на следующий год, когда резервы питательных веществ в семени (желуде) оказываются полностью использованными. При сильном затенении годичный прирост замедляется, спустя два-три года начинают отмирать верхушечные почки сначала у главного побега, затем – у боковых. В возрасте 12–15 лет дубки не вырастают выше 40–60 см. Эта форма роста получила название «торчков». В таком состоянии они могут сохраняться 15–20 лет и более. Если устанавливается благоприятный световой режим, годичный прирост в высоту увеличивается с 3–5 до 30–40 см. П.Е. Сороговец (1954, 1957) в качестве оптимума для подростка дуба называет освещенность 31–48%. Зависимость подростка древесных пород от светового режима показана в многочисленных публикациях.

Впрочем, затенение материнским пологом может иметь для возобновления и положительное значение. По наблюдениям Е.С. Петренко (1957), на южной окраине ареала сосны обыкновенной – в ленточных борах Прииртышья этот полог снижает высокий нагрев поверхности почвы, подрост сохраняется в конусах полуденной тени деревьев.

### *Корневая конкуренция*

Ещё в 1899 г. Г.Ф. Морозов высказал предположение, что причиной гибели подростка в лесу в некоторых случаях может быть нехватка в почве влаги, вызванная её иссушением корнями деревьев. Спустя пять лет К.Фрике (Fricke, 1904) опубликовал результаты опытов (окопка площадок с подростом древесных пород), доказывающих существование в природе корневой конкуренции. Несколькими годами позднее Г.Ф. Морозов и С.Д. Охлябин (1911), используя ту же методику, показали, что в сухих борах степной зоны материнские деревья значительно иссушают почву и тем самым подавляют развитие подростка.

В середине прошлого столетия интерес к этому направлению исследований воскресил В.Г. Карпов (1950, 1955а, 1955б, 1958, 1959, 1962 и др.), Например, используя в своих опытах радиоактивный фосфор ( $P^{32}$ ), он имел возможность наблюдать, как конкуренция со стороны корней берёзы сильно тормозила и ограничивала поступление питательных веществ в двухлетние сеянцы ели. Прямым следствием такого торможения было слабое развитие корневых систем при неболь-



шом количестве физиологически активных сосущих и ростовых окончаний.

Очень скоро появилось большое число публикаций, которые существенно дополнили результаты, полученные В.Г. Карповым. Чаще объектом исследований становились сосновые леса (Банникова, 1967; Вишпер, 1965; Пьявченко, 1960; Рысин, 1969, 1970; Суна, 1958, 1967; Саляев, 1961) и еловые (Игаунис, 1960), реже – леса других формаций (Лашинский, 1968; и др.).

Наши опыты с подростом древесных пород (Рысин, Шмальгаузен, 1964) в сложных сосняках показали, что основной причиной гибели сеянцев сосны было сильное затенение. Впрочем и корневая конкуренция имеет определенное значение. На площадках, где она была устранена, к концу четвертого года наблюдений выжило 37% первоначального количества всходов, а там, где она сохранялась – только 9%. В первом случае средняя высота сеянцев была  $12,3 \pm 0,3$  см, во втором –  $6,0 \pm 0,4$  см. В опытах со значительно более теневыносливой елью проявились те же закономерности. На участках с окопкой сохранность сеянцев была больше в 2,5 раза; при этом они были и выше ( $7,4 \pm 0,2$  см и  $4,6 \pm 0,1$  см – в сосняке с липой и  $11,4 \pm 0,3$  см и  $4,1 \pm 0,1$  см – в сосняке с дубом). Нужно, однако, заметить, что на опытных площадках удалялся травяной покров (для «чистоты» опыта). Опыты с посевом сосны и ели в листовенных биогеоценозах заканчивались неудачей, потому что почти все семена еще до их прорастания растаскивались мышевидными грызунами. В опытах с посевами дуба сеянцы на окопанных площадках были несколько выше, но и в этом случае главную роль в подавленном состоянии подроста играло сильное затенение. В липняке, дубняке и осиннике, где посевы были проведены по той же схеме, наблюдения уже на следующий год пришлось прекратить – мышевидные грызуны так усиленно объедали молодые побеги, что замеры теряли всякий смысл.

О дифференцированном и в то же время взаимосвязанном действии разных факторов среды говорит И.В. Карманова (1970) – реакция подроста древесных пород на обрезку корней в значительной степени определяется условиями освещения. Например, сосна тем активнее реагирует на окопку, чем больше освещенность. Если же освещенность под пологом леса составляет не более 5–6%, то положительная роль окопки будет ничтожной – лишь несколько замедлится темп отпада.

З.Е. Тихонова (1958), проводившая наблюдения в сосняке лишайниковом, пришла к выводу, что в биогеоценозах этого типа гибель основного подроста под пологом материнского древостоя в значительной степени обусловлена иссушением почвы корнями деревьев. Окопка и последовавшее за этим снятие корневой конкуренции со стороны

древостоя повысили почвенную влажность и способствовали лучшему развитию молодых сосенок.

Мы осуществили аналогичный опыт в трёх типах простых сосняков на юге Подмосквья. Во всех случаях освещенность под пологом леса была относительно высокой (15–20%), в связи с чем здесь имелось довольно многочисленное возобновление сосны, но, в основном, не старше 15 лет. Эксперимент с окопкой показал, что снятие корневой конкуренции со стороны материнских деревьев стимулировало рост соснового подроста, что стало заметным уже на следующий год после начала опыта. Спустя три года на окопанных площадках годичный прирост 3–5-летнего подроста составил  $4,9 \pm 0,2$  см (на контроле –  $1,2 \pm 0,1$  см), 6–10-летнего подроста –  $9,2 \pm 0,5$  см (на контроле –  $3,4 \pm 0,3$  см), 11–15-летнего подроста –  $14,1 \pm 0,3$  (на контроле –  $6,6 \pm 0,3$  см).

Одним из наиболее южных форпостов сосны является Урдинский лесной массив, расположенный на Нарынских песках Волжско-Уральского междуречья (Западный Казахстан). Сосна растёт в котловинах среди песчаных бугров. Исследования А.М. Якшиной и А.Г. Гаеля (1955) показали, что в этих условиях самосев сосны рано начинает испытывать сильное угнетение вследствие того, что корни взрослых деревьев весьма интенсивно перехватывают влагу и питательные вещества. Напротив, подрост, оказавшийся вне сферы влияния корневых систем материнских деревьев, растёт весьма успешно, достигая к 10 годам 3–5 м высоты.

В условиях значительной сухости находятся сосновые леса Северного Казахстана. По наблюдениям Л.Н. Грибанова (1958), в ленточных борах с почвами бедными и периодически сухими сосна развивает мощную корневую систему, залегающую на полуметровой глубине. Это позволяет деревьям перехватывать значительную часть поступающих в почву атмосферных осадков. Появляющийся самосев вначале лучше сохраняется в конусах тени взрослых деревьев, но позднее начинает испытывать все большее угнетение вследствие напряженной корневой конкуренции за влагу и питание и постепенно отмирает. На площадках, где сосновый подрост был изолирован от влияния корней материнских деревьев, отпад его уменьшился в пять раз, а прирост по высоте увеличился вдвое.

К выводу об улучшении условий питания после устранения корневой конкуренции пришла Т.И. Судницына (1965), проводившая исследования в сосновых культурах. На изолированных площадках в три раза повысилось содержание аммиака (поглощённого и водорастворимого). У растений усиливается рост, увеличиваются содержание (в хвое сосны – в два раза, у ели – в два-три раза) и вынос азота хвоей и листьями.

И.В. Катрушенко (1970) экспериментально показал, что устранение корневой конкуренции со стороны древесных пород изменяет анатомо-морфологические особенности хвои елового подроста – снижается концентрация хлорофилла, усиливается развитие смоляных ходов, увеличиваются вес хвоинки и количество устьиц. По мнению П.П. Трескина (1970), механизмы угнетения елового подроста взрослыми деревьями определяются не только средообразующими свойствами древесных пород-эдификаторов, но и условиями «первичной физической среды». Например, в еловых биогеоценозах кислично-черничного типа с относительно бедными почвами сеянцы ели вполне остро реагируют на устранение конкуренции корней, а в березняке вейниково-сфагновом изоляция корней не дает такого эффекта. В наших опытах, проведенных в сосняках разных типов, мы пришли к несколько иному выводу – снятие корневой конкуренции дает наибольший результат, когда в минимуме находятся или влага, или питательные вещества и притом, если не действует какой-либо еще более значимый ограничивающий фактор, например, недостаток освещения.

Корневая конкуренция со стороны деревьев и кустарников оказывает существенное влияние и на травяной покров. Эта тема заняла видное место в изучении факторов, регулирующих состав и численность ценопопуляций кустарничков и трав в еловых лесах южной тайги; эти исследования проводились группой сотрудников Ботанического института АН СССР под руководством В.Г. Карпова на территории Центрально-Лесного государственного заповедника (Факторы регуляции..., 1983). Помимо окопки отдельных площадок проводились опыты с внесением в почву азотных удобрений и извести. Одним из объектов наблюдений был ельник сфагново-черничный. Были зафиксированы «поразительные изменения в составе доминирующих видов и в структуре нижних ярусов, когда снимаются конкурентные ограничения эдифицирующей синузии ели в подземной части сообщества» (с. 221). На площадках разрослись папоротники, появились виды неморального комплекса и пионерные виды. В моховом покрове кукушкин лён стал активно вытеснять сфагновые и зеленые мхи. Из этого сделан вывод, что преобладание олиготрофов в кустарничково-травяном покрове ельника сфагново-черничного определяется не только критическими условиями среды, но, главным образом, конкурентными отношениями с елью в условиях недостаточной аэрации и сильного дефицита элементов минерального питания в почве, в основном – подвижных форм азота. Ель препятствует появлению в составе яруса видов с высокой требовательностью к азотному питанию. В случае устранения корневой конкуренции и внесения в почву нитратных азотных удобрений обеспечивалось устойчивое вос-

производство неморальных видов – овсяницы высокой (*Festuca altissima*), медуницы неясной (*Pulmonaria obscura*), бора развесистого (*Milium effusum*), сныти (*Aegopodium podagraria*).

Ю.В. Титов (1970) на примере трёх типов ельников – липнякового, кислично-черничного и чернично-сфагнового показал, как влияют корни ели на водный режим и биологическую активность подзолистых почв. Эксперименты с окопкой площадок выявили значительное повышение запасов влаги и улучшение условий подтока воды к корням в верхнем слое почвы.

В условиях Подмосковья (подзона хвойно-широколиственных лесов) И.А. Банникова (1967) провела опыты с траншейной обрезкой корней в сложном сосняке и в трех лиственных биогеоценозах – липняке, дубняке и осиннике. Уже спустя два года после начала наблюдений растения на опытных площадках значительно увеличили высоту, размеры и количество листьев, число генеративных побегов; стала более интенсивной окраска листьев и т.д. Вот как отреагировали некоторые виды растений на изменение условий обитания:

Осока волосистая (*Carex pilosa*) – ширина листовой пластинки увеличилась с 0,6–0,7 см до 1,1–1,3 см, длина – с 35 до 55 см. Резко активизировалось вегетативное размножение.

Лютик кашубский (*Ranunculus cassubicus*) – увеличение размера листьев от 4,4 × 3,5 см и 6,5 × 4,5 см до 12,5 × 7,5 см и 16,5 × 9,5 см.

Медуница неясная (*Pulmonaria obscura*) – увеличение размера листьев от 7,5 × 5,0 см до 15,5 × 7,0 см. Количество листьев одной особи увеличилось от 3–4 до 15–20 в дубняке и 20–40 в липняке. Высота побега увеличилась 9–12 до 15–25 см.

Вейник тростниковый (*Calamagrostis arundinacea*) – увеличение численности побегов в дернине с 20–30 до 120–160, а диаметра дернины с 25–35 см до 65–95 см. Возросло число генеративных побегов, а их высота увеличилась с 40–50 см до 130–180 см.

Район, где проводились наблюдения, не является засушливым, но в маловлажные годы растительность сосновых лесов может испытывать недостаток влаги, и снятие корневой конкуренции помогает растениям пережить неблагоприятные погодные условия. Безусловное значение имеет перехват корнями древесных и кустарниковых пород элементов питания, что подтвердил эксперимент с внесением различных удобрений. На опытных площадках было отмечено увеличение нитратов в стеблях растений разных видов, что свидетельствует об улучшении азотного питания.

В.Г. Карпов и Г.Ф. Патриевская (1970) высказали мнение, что «отсев» особей идет особенно интенсивно на ранних этапах их онтоге-

неза – при прорастании семян и развития проростков, но вряд ли это можно считать общим правилом. Конечно, в засушливых условиях с дефицитом влаги недостаточная влажность почвы, усугубляемая дополнительным иссушением верхнего слоя почвы корнями растений, может мешать прорастанию семян. Однако, если влаги достаточно, то семена будут прорастать. Запаса питательных веществ в семени хватает для того, чтобы появился всход. Что же касается проростков, начинающих развивать собственные корневые системы, то они могут действительно становиться «жертвами» давления со стороны взрослых растений. Термин «конкуренция» в этом случае явно не подходит. Ведь нельзя же в буквальном смысле говорить о борьбе за существование между деревьями многометровой высоты с развитыми мощными корневыми системами, с одной стороны, и крошечными всходами – с другой. По мере развития молодых растений и увеличения их потребностей во влаге и питании эта зависимость будет нарастать.

Общий вывод, по-видимому, должен быть следующим: корневая «конкуренция» со стороны древесных и кустарниковых пород является одним из факторов влияния на растительность нижних ярусов, но имеет существенное значение только в том случае, когда какой-нибудь фактор или группа факторов почвенного плодородия по отношению к данному растению находится в минимуме. Это может быть бедность почвы элементами питания, что нередко проявляется в северных лесах, или недостаточная увлажненность, что обычно в лесах южных зон. Эта зависимость очевидна и в тех лесах, где почвы достаточно плодородны, но там она не имеет решающего значения.

### *Биохимическое воздействие (аллелопатия)*

В 1937 г. Г.Молиш опубликовал книгу с изложением результатов своих наблюдений за воздействием этилена ( $\text{CH}_2=\text{CH}_2$ ), выделяющегося из яблок, на растения, находящиеся рядом с ними под стеклянным колпаком. Книга была названа «Влияние одного растения на другое – Аллелопатия». Но стимулом для развития исследования в этой области послужила книга Г.Грюммера (Grymmer) «Взаимное влияние высших растений – аллелопатия», переведённая на русский язык и изданная в 1957 г. После этого появились многие десятки статей, авторы которых сообщали о полученных результатах, производивших иногда ошелмляющее впечатление. Спустя некоторое время своего рода центром этих исследований стал Киев; там периодически проводились конференции, публиковались сборники статей и монографии.

А.М. Гродзинский (1965) определяет аллелопатию как круговорот физиологически активных веществ в биогеоценозе. Начальный этап этого круговорота – образование веществ в растениях, конечный – их поглощение и действие на другие растения. «По пути от растения-донора выделения могут частично подвергаться различным превращениям под влиянием абиогенных факторов (свет, кислород и др.) или гетеротрофных организмов с образованием новых активных продуктов или полностью минерализоваться и, наконец, часть органических выделений может достигать соседнего растения» (с. 7). Со своей стороны замечу, что при такой интерпретации процесса вряд ли можно квалифицировать его как «круговорот», поскольку он не «замкнут». Выделения растений было предложено разделять на прижизненные и посмертные. Первые, в свою очередь, делятся на активные (обусловлены нормальной жизнедеятельностью растений) и пассивные (вымываются из листьев осадками и т.д.). В литературе нередко используется термин «фитонциды» А.М. Гродзинский применяет его только для обозначения выделений поврежденных тканей (например, из растёртых листьев). Н.Ф. Реймерс (1990) даёт этому термину другое определение: химически активные продукты выделения растений, в большинстве случаев, газообразные, подавляюще или губительно действующие на *микроорганизмы* (выделено Реймерсом – Л.П.)

Биохимическое воздействие одних растений на другие осуществляется не непосредственно, а через среду. Продукты жизнедеятельности организмов (метаболиты) попадают в воздух, в воду, в почву. Веществами, способными вызвать аллелопатическое действие, могут быть: 1) летучие метаболиты, 2) выделения, смываемые с поверхности листьев и других надземных органов, 3) вещества, вымываемые из опада, 4) продукты метаболизма сапротрофов, использующих опад.

А.М. Гродзинский (1965) подтверждает высказанное ранее мнение ряда авторов о наличии в семенах и плодах многих видов растений – «тормозителей прорастания». Оно не связано с систематическим положением вида, а является физиологическим и экологическим приспособлением и зависит от условий обычного произрастания растений и способа расселения семян. Биологическое назначение тормозителей прорастания – в удержании семян в состоянии покоя (до тех пор, пока не наступят благоприятные условия для прорастания) и в торможении роста соседних растений.

Выделения из листьев и других надземных органов могут быть как газообразными, так и твёрдыми; на поверхность почвы их смывают осадки. Выделение летучих веществ усиливается в жаркую погоду.

Многими авторами исследовалась роль корневых выделений. Предполагается, что физиологическое действие таких выделений проявляется, в первую очередь, через изменение метаболизма корневых систем акцепторных растений, в ускорении или замедлении поглощения воды и питательных веществ, а, следовательно, и ростовых процессов. Другая форма воздействия – через изменение микрофлоры почвы (Гродзинский, 1965).

Изучение состава и динамики корневых выделений сосны обыкновенной провели Л.Н. Каверзина, С.Г. Прокушкин и Н.Н. Дегерменджи (1981). В фазе роста побегов саженцев сосны в их выделениях было обнаружено 16 аминокислот с преобладанием г-аминоасляной кислоты (ГАМК), метионина, лейцина и лизина. ГАМК является транспортной формой азота у хвойных. Наряду с аминокислотами обнаружены четыре углевода – галактоза, фруктоза, сахароза и глюкоза. С годами выделяемые вещества накапливаются в почве вырубков, заросших злаками, в такой степени, что деградирует и сам злаковый покров, после чего создаются условия для возобновления хвойных пород. П.А. Мороз и Г.Г. Баранецкий (1983) пришли к выводу, что листовым опад и корни липы стимулируют прорастание семян древесных пород и рост сеянцев.

В опытах с водными вытяжками из лишайников (*Cladonia arbuscula*, *Cetraria islandica*) выявлено их тормозящее действие на прорастание семян ели, сосны и ряда травянистых растений; предполагается, что этот ингибирующий эффект проявляется и в природных условиях (Вайнштейн, Толпышева, 1975). Т.И. Толпышева (1985) считает, что поступление в почву метаболитов лишайников может отражаться на многих процессах; в лишайниковых борах влияние лишайников на другие виды организмов может быть столь значительным, что они приобретают значение эдификатора.

По мнению А.М. Гродзинского (1965, с. 140), «аллелопатия пронизывает все формы взаимодействия растений. Хотя абиотические экологические условия играют первенствующую роль в жизни растений и их сообществ, аллелопатия накладывает исключительно сильный отпечаток на действие неживых факторов среды. Можно сказать, что влияние экологических условий нередко реализуется через аллелопатию».

Однако, эта точка зрения не упрочилась. Т.А. Работнов (1983, с. 76-77) писал: «До сих пор не достаточно ясно функциональное значение метаболитов растений, за исключением веществ, поступающих в окружающую среду при фотосинтезе, транспирации и дыхании. Можно предположить, что в выделениях растений содержатся следующие компоненты: 1) балластные метаболиты, от которых растениям необходи-

мо освободиться; 2) привлекающие полезных и отпугивающие вредных для растений консортов (аттрактанты, репеленты); 3) обеспечивающие возможность более успешного существования растений в условиях высоких температур воздуха, недостаточного обеспечения влагой и др.; 4) необходимые растениям, поглощённые ими из почвы или полученные от симбионтов, которые в данный момент растение не способно использовать для синтеза более сложных соединений; 5) образующиеся при поражении паразитами и вредителями».

После массового увлечения в 60–70-х годах прошлого века проблемой биохимических взаимоотношений между растениями интерес к этой теме резко снизился. Объяснение этому может быть двояким – или проблема в основном решена, или это направление оказалось непродуктивным. Очевидно, биохимические взаимовлияния между растениями в природе существуют, но они не имеют того всеобъемлющего значения, которое им приписывали некоторые авторы.

**Трансбиотические** воздействия одних видов на другие осуществляются через посредство других организмов, в результате влияния их консортов. Среди консортов могут быть организмы, благоприятно действующие на растения (например, клубеньковые бактерии, аккумулирующие атмосферный азот), и консорты, ухудшающие жизненное состояние растений (фитофаги, паразиты).

Наряду с традиционными методами изучения взаимоотношения растений используются и математические методы, в частности, посредством моделирования. У такого похода есть и плюсы, и минусы. Как заметили И.В. Карманова и Ю.П. Иванилов (1970), «при понимании биологического механизма теоретически возможно составить зависимость, отражающую весьма сложные явления, однако точный учёт их количества будет невозможен из-за большого числа параметров и слишком сложных зависимостей между ними» (с. 150). Анализ взаимоотношений между растениями авторы относят к числу проблем большой сложности, поскольку необходимо учитывать как изменение самих растений, так и изменение среды, происходящее при их совместном произрастании. Математические модели всегда проще описываемых ими явлений; они описывают только их основные свойства.

### **Взаимоотношения древесных пород**

Нередко встречающиеся леса с простыми или почти простыми древостоями обычно имеют послепожарное или антропогенное происхож-



дение, и как правило, эта ситуация надолго не сохраняется – под пологом лесообразующей породы появляются другие древесные породы, постепенно вторгающиеся в первый ярус. Устойчивые спелые простые древостои встречаются, если в таких природных условиях другие древесные породы вообще не могут расти или они не конкурентно способны. Примером первого варианта могут быть сфагновые сосняки, второго – буковые леса, в которых нет не только других древесных пород, но и растений нижних ярусов, за что эти леса получили название «мертвопокровных» (Долуханов, Урушадзе, 1968). Значительно большие площади занимают леса со сложными древостоями с несколькими древесными породами, которым далеко не обязательно предназначено подчиненное положение. Очень часто они вступают в напряжённые конкурентные отношения с господствующей породой и могут оказаться победителями. В «Учении о лесе» Г.Ф. Морозова (1949) есть раздел, в котором рассматриваются взаимоотношения разных пород. К настоящему времени накоплен колоссальный материал в этой области, в том числе и экспериментальный, частично меняющий прежние представления. Впрочем, многие вопросы не получили до сих пор общепринятого решения.

### *Сосна и ель*

Взаимоотношения этих пород обсуждаются в лесоводственной литературе с конца XIX века. Могут ли при определённых условиях эти породы расти совместно или сосна вследствие своего светолюбия будет обязательно вытеснена елью? Некоторые авторы считают, что в определенных условиях местообитания эти породы могут сосуществовать. «Факт, что существуют постоянные переходы от сосновых формаций к еловым..., встречаясь всюду, доказывает прочность формаций, различно комбинированных из пород – сосны и ели, доказывает устойчивость этого явления» (Морозов, 1949, с. 363). Он допускал реальность трёх вариантов:

1. Ель вытесняет сосну там, где условия местопроизрастания в полной мере соответствуют её; она побеждает в соперничестве,
2. Ель остается в «подлеске» на борových почвах из-за недостатка питания.
3. Ель и сосна существуют совместно в одном ярусе на почвах среднего плодородия, находясь в состоянии подвижного равновесия, успешно возобновляясь и не вытесняя друг друга.

И.С. Мелехов (1980) считал, что эти положения Г.Ф. Морозова «в дальнейшем получили полное признание». Но были и другие мнения.

Например, изучая леса Вепсовской возвышенности, С.А. Дыренков (1968) пришел к выводу, что совместное произрастание этих пород является временным; оно во многом определяется давностью пожаров. Зачастую промежуток между пожарами меньше периода, необходимого для полного вытеснения сосны елью; поэтому формируются и преобладают относительно-разновозрастные еловые древостои с участием сосны. При длительном отсутствии пожаров в условиях экологического оптимума сосны и ели (кисличники, черничники) эндодинамическая смена сосны елью неизбежна даже при начальном формировании чистого сосняка; для этого потребуется 300–350 лет. По мнению этого автора, ельники могут восстановиться и в других группах типов местообитаний – в брусничниках, травяных, хвощово-осоково-сфагновых; «сосновыми» являются лишайниковые и сфагновые местообитания. Эту точку зрения подтверждают и наши наблюдения в центральных областях Европейской России.

### *Ель и дуб*

И в этом случае высказывались разные мнения. С.И. Коржинский (1888) и ряд других геоботаников, исходя из эколого-биологических особенностей этих пород, считали, что, поселившись в дубовом лесу, ель со временем вытеснит светолюбивый дуб. В качестве доказательства Коржинский ссылался на отсутствие в дубовых лесах подроста дуба. «Эта смена есть неизбежное следствие жизненных свойств обеих пород (дуба и ели), и для объяснения такого явления нет ни малейшей надобности прибегать к гипотезам об изменении климата. Вопрос и сейчас не имеет однозначного решения, прежде всего, потому, что наблюдения проводились в разных лесорастительных условиях. Например, Н.В. Дылис с соавторами (1975) подробно описал вторжение ели в дубовый биогеоценоз в Подмоскowie. Появление елового подроста, а затем – формирование полога из молодых елей существенно меняет все компоненты биогеоценоза. За 30 лет наблюдений резко сократилось количество подроста дуба. В парцеллах, где ель упрочила свое положение, значительно уменьшились сомкнутость подлеска и проективное покрытие травяного покрова, он стал флористически беднее, величина фитомассы сократилась, снизилась жизненность растений. Место осои волосистой и её спутников заняли другие виды. Изменился световой режим (освещенность уменьшилась с 21–22% до 10–16% и даже 3–4%) при открытом небе и с 50% до 10–25% – при сплошной облачности). На 10 см сократилась мощность снегового покрова, а запасы воды в нём – на 15–20 мм. Влажность почвы в парцеллах с

дубом и елью была на 10–20% ниже по сравнению с дубовыми парцеллами, поскольку снизилось поступление дождевых осадков (их удерживает еловый полог, а кроме того увеличился расход почвенной влаги на транспирацию). В 1,5–2 раза и более увеличилась масса подстилки, изменился её качественный состав за счёт появления опада хвои, замедлилось её разложение. Почва в парцеллах с елью стала более кислой, втрое снизилось количество поглощенных кальция и магния, усилилась оподзоленность. В 3–5 раза и более уменьшились численность и биомасса дождевых червей (в густых группах елового молодняка – в 11 раз по массе и в 13 раз по численности), причем место ранее доминирующего *Nicodrilus caliginosus* занял *N. roseus*; исчезают питающиеся листовым опадом *Lumbricus terrestris* и *L. castaneus*. Резко сократилась численность легочных моллюсков. Очевидна тенденция к смене старой дубравы молодым еловым лесом. Появление дубравы в первой половине XIX столетия было связано с человеком, причём её формированию предшествовала кратковременная сероольховая стадия, но сейчас ель возвращается на утраченные позиции.

К другому выводу пришёл И.А. Яруткин (1968), изучавший взаимоотношения ели и дуба на правобережье Средней Волги. Появляется большое количество всходов ели, но в подрост они не превращаются за исключением тех случаев, где в лесу растёт осина. По мнению автора, нормальному развитию всходов ели препятствует мощный опад дубовых листьев, плотно закрывающий почву и вскоре пересыхающий; в изреженных лесах препятствием является хорошо развитый травяной покров. Однако нужно иметь в виду, что объектом наблюдений автора были культуры, а природная зона – широколиственной. В этих условиях устойчивость дуба вполне объяснима.

И.С. Мелехов (1980) считал, что в природе возможны как смена дуба елью, так и смена ели дубом, Очень многое зависит от географических условий. При продвижении к северу условия местопроизрастания становятся более суровыми, что ослабляет позиции дуба; в южном направлении дуб во все большей мере получает преимущество над елью. В подзоне хвойно-широколиственных лесов обе породы могут расти совместно.

По мнению Д.Д. Лавриненко (1965), даже в пределах одной природной зоны взаимоотношения дуба и ели могут складываться по-разному – в зависимости от конкретных условий обитания, поскольку в разных экотопах конкурентная способность этих пород меняется; дуб получает преимущество на свежих почвах, в то время как сырые почвы для него неблагоприятны.

## Ель и береза

Для такого сочетания пород разногласий в объяснении их взаимоотношений нет. Береза как порода-пионер быстро заселяет вырубки и гари, а также места обширных ветровалов. Под её полог подселяется ель при условии, что рядом есть деревья – источники семян, и спустя два-три десятилетия в березняке появляется более или менее многочисленный подрост ели, который затем формирует полог, а ещё спустя несколько десятилетий ель будет вращать в ярус березы. Г.Ф. Морозов этот процесс характеризовал как «одностороннее направление». Хочу еще раз подчеркнуть – смена произойдет, если неподалеку есть успешно плодоносящие ели; в противном случае, березняк может стать длительно-производным, а то и устойчиво-производным.

Приведённые примеры говорят о многообразии вариантов; поэтому в каждом конкретном случае решение вопроса о взаимоотношениях пород должно исходить из реальных условий. Удобными объектами для такого рода исследований являются культуры разного состава.

### Взаимовлияние ярусов

Каждый ярус фитоценоза выполняет определенные функции, касающиеся биогеоценоза в целом. Разумеется, наиболее велико влияние древесного яруса, оказывающего существенное воздействие и на световой, и на тепловой, и на водный режимы подпологового пространства. От его породного состава и сомкнутости в значительной степени зависит развитие ниже расположенных ярусов.

Воздействие подлеска и травяного яруса на возобновительный процесс и на живой напочвенный покров осуществляется, в первую очередь, через изменение светового режима и тем значительнее, чем эти ярусы лучше развиты. Однако, уменьшение освещенности – не единственный фактор. В черневых травяных лесах хребта Салаир, по мнению Н.Н. Лашинского и др. (1991), основной причиной гибели возобновления пихты является её выпревание под гниющими частями растений. Ещё одна причина – механические повреждения, наносимые опадающими стеблями и листьями крупнотравия. Влияние травяного покрова ослабевает там, где разрастается вейник тупоколосковый (*Calamagrostis obtusata*); на таких участках появляется благонадёжный подрост пихты. В конечном счёте условия более благоприятны для возобновления осины, нежели для пихты; в результате осина, растущая

вместе с пихтой, не устраняется полностью из состава древостоев, и они сохраняют смешанный характер.

Моховой покров развивается в некоторых типах хвойных лесов; в лиственных лесах мхи или «забывает» опад, или они не выдерживают конкуренции с травянистыми растениями и кустарничками. В достаточно благоприятных условиях мхи становятся доминантами, в связи с чем принято выделять леса зеленомошные, долгомошные и сфагновые. Условиями формирования зеленомошной синузии, по мнению М.П. Ахминовой (1970), являются низкая освещенность под пологом леса (2–3%), препятствующая развитию травяного покрова, неустойчивый режим увлажнения подстилки (чередование переувлажнения и временного пересыхания), низкое содержание питательных веществ в почве. Нехватка влаги и питания препятствует формированию сомкнутого кустарничко-травяного яруса, и это позволяет существовать зеленым мхам. В основном, они очень теневыносливы, и им хватает того количества световой энергии (1–2%), которое достигает поверхности почвы. Как правило, мхи не имеют высокого обилия или вообще отсутствуют не из-за недостатка влаги или питательных веществ – для этого есть другие причины. Ахминова отметила определенную коррелятивную зависимость – чем сложнее структура сообщества и выше плотность ценопопуляций видов кустарничково-травяного яруса, тем менее развит моховой покров. В опыте с устранением корневой конкуренции, в результате чего создаются благоприятные условия для разрастания кустарничков и трав, латки зелёных мхов разрушаются, а их жизненное состояние ухудшается.

М.П. Ахминовой (1975) был проведен опыт с устранением корневой конкуренции в ельнике сфагново-черничном. В результате началось разрастание мхов. Появилось большое число ювенильных особей, у сфагновых мхов стало более интенсивным ветвление, у кукушкина льна увеличился прирост взрослых растений, причём этот вид стал вытеснять сфагны. Очевидно, что ель, будучи эдификатором, регулирует взаимоотношения растений, активно действуя не только в наземной части биогеоценозов, но и в подземной сфере.

По наблюдениям Х.К. Ребане (1983), моховой покров благоприятно влияет на прорастание семян ели, причём в разных типах леса доминирующие виды мхов различны: в кисличном типе – это *Eurhynchium angustirete* и *Brachythecium curtum*; в черничном типе – *Hylocomium splendens*, *Brachythecium curtum*, *Pleurozium schreberi*; в лабазниковом типе – *Plagiochila asplenioides*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*; в кислично-брусничном – *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Brachythecium curtum* и т.д. К аналогичному вы-

воду о положительном влиянии зелёных мхов на возобновление сосны и ели пришла Т.В. Малышева (1983).

В лесном сообществе практически всегда есть лишайники, но роль их неодинакова. Они могут быть совершенно незаметны для специалиста, а могут создавать сплошной и мощный покров, уступающий по своему ценотическому значению только древостою. Поэтому можно говорить о присутствии лишайнобиоты в биогеоценозе, но далеко не всегда она становится его структурным компонентом. Разные виды лишайников имеют неодинаковые амплитуды распространения, различные типы леса неодинаково заселяются лишайниками. По наблюдениям Е.Э. Мучник (2006), среди лесостепных дубрав самым большим разнообразием лишайнобиоты характеризуются нагорные дубравы. Отчасти это связано с большим разнообразием условий обитания – экологических ниш, более длительной историей существования и лучшей сохранностью лесов. Именно здесь наиболее полно представлен спектр географических элементов, вплоть до арктовысокогорного и субокеанического. В пойменных дубравах разнообразие лишайнобиоты меньше. Большое значение имеет и породный состав древостоев: на дубе поселяется 121 вид лишайников, на клёнах (остролистном, татарском, полевом) – 75 видов, на осине – 71 вид, на ясене – 63 вида, на липе – 49 видов, на берёзах (повислая и пушистая) – 44 вида, на вязах – 42 вида. Лишайники принимают участие в обменных процессах, выполняя как продуктивные функции (продукция биомассы), так и деструктивные (участие в разложении древесины и разрушении минеральных субстратов), а также служат питанием и убежищем для некоторых видов животных.

Лишайники исключительно чутко реагируют на техногенное загрязнение среды и могут служить индикаторами её состояния (Бязров, 2002; и др.). Напочвенные лишайники не выносят рекреационного воздействия (в первую очередь, вытаптывания) на лес и быстро выпадают.

Нарушение структуры фитоценоза меняет все прочие компоненты биогеоценоза.

### **Взаимодействие фитоценоза с другими компонентами биогеоценоза**

Как уже отмечалось, фитоценоз прямо и косвенно связан практически со всеми организмами, входящими в состав биогеоценоза, в том числе и обитающими в почве, прежде всего потому, что для большинства из них фитомасса является источником питания. Фитоценоз настолько сильно изменяет атмосферные показатели, что создает специ-

фический климат (фитоклимат). В лесных биогеоценозах особенно значительно – и количественно, и качественно – изменяется световой режим. Меняются тепловые режимы и воздуха, и почвы. Значительно снижается количество осадков, достигающих поверхности почвы, трансформируется их пространственное распределение, изменяется химический состав. До минимума уменьшается скорость движения воздуха. Преобразование атмосферных условий особенно значительно в лесах с сомкнутым древесным пологом, где большая часть солнечной радиации поглощается зеленой массой, а часть отражается. Большое значение имеют структура крон, особенности строения листьев – отражательная способность (альбедо) листьев с плотной гладкой поверхностью в несколько раз выше, чем у листьев опушённых. Если в хвойных лесах световой режим подполового пространства относительно постоянен, то в лиственном лесу он проходит пять фаз: ранневесеннюю (до начала разворачивания листьев), переходную (разворачивание листьев), летнюю (полное олиствление), осеннюю (период листопада) и зимнюю (отсутствие листвы).

Основную роль в трансформации климата в лесных биогеоценозах играет древесный ярус, но в этом участвуют и подлесок, и травяной покров, если они достаточно хорошо развиты. Наши наблюдения в лесах Серебряноборского лесничества показали, что в сосняке с липой снытево-кисличном относительная освещенность внутри травяного яруса по сравнению с его поверхностью составляла 30–40% при рассеянной радиации и 14–17% при прямом солнечном освещении, в сосняке с дубом она была 31–47% в тени и 17–20% в бликах. В дубняке с липой – 25–30%, в липняке – 22–52%, в осиннике – 25%. В полуденные часы температура воздуха в сосняке с липой снытево-кисличном под травяным покровом, как правило, была на 2–4° ниже, чем на уровне его поверхности, относительная влажность воздуха – на 3–10% выше (Рысин, Панкова, 1964).

Растительность является важнейшим фактором почвообразования. Изменяя поступление солнечной радиации и осадков, она во многом определяет тепловой и водный режимы почвы. Опад формирует подстилку и в процессе разложения отчасти превращается в гумус и трансформирует химический состав верхних почвенных горизонтов

Пространственная неоднородность растительности, обычно проявляющаяся даже в одном и том же биогеоценозе, имеет следствием соответствующее разнообразие почвенного покрова, его анизотропность. В ельнике с липой елово-мшистая парцелла имеет профиль подзолистой почвы, а елово-волосистосоковая парцелла – профиль дерново-

подзолистой почвы (Карпачевский и др., 1982). Более того, даже в пределах парцеллы почва не остаётся однородной. Её многие свойства (рН, содержание гумуса и обменных оснований, мощность подстилки и верхних почвенных горизонтов) изменяются по направлению от ствола дерева к его периферии. Основную анизотропность почвы в лесу создают деревья, имеющие наиболее выраженные фитогенные поля; в меньшей степени – кустарники. Но поскольку фитогенные поля имеют и травяные растения, то они также оказывают определенное влияние на свойства верхнего почвенного слоя, в частности, на плотность почвы и на её химический состав. Без проникновения корневых систем почва была бы более плотной. Под некоторыми видами растений с годами этот показатель постепенно снижается, под другими он практически не меняется, под третьими проходит своего рода цикл с максимумом повышения и последующим понижением. Присутствие многих видов растений связано с различной порозностью почвы. Л.О. Карпачевский с соавторами (1982) установил, что хвощ лесной, папоротники, костяника растут в том случае, если поры с диаметром  $> 0,3$  мм составляют более 10% объема всех пор. При суммарном объёме пор этого диаметра в пределах 7–9% растут сныть, копытень, кислица, при менее 7% – осока волосистая и живучка. Полагаю, что эти цифры не следует абсолютизировать, но в существовании зависимости между порозностью почвы и видовым составом травяного покрова не приходится сомневаться.

### **Классификация фитоценозов**

Проблема классификации растительности в течение многих лет занимала одно из центральных мест в геоботанике. В необходимости построения системы растительных сообществ никто и никогда не сомневался уже хотя бы потому, что практически каждый полученный результат обязан иметь «адрес». Без классификации растительных сообществ невозможны их картирование, организация рационального использования растительных ресурсов и т.д. Пожалуй, ни один из ведущих геоботаников не прошёл мимо этой темы. В литературе и на конференциях разного уровня велись горячие дискуссии о том, какой эта классификация должна быть. Препятствием для унификации служило и продолжает служить многообразие подходов к решению проблемы. Нельзя представить себе флористику без современной системы растений – видов, родов, классов и т.д. Эта система не остается застывшей – время от времени меняются видовые названия растений, в литературе появляются и исчезают те или иные таксоны, но сохраняя-



ется основа, и если кто-то решает внести какие-то изменения, добавления или уточнения, он обязан свои предложения обосновать. Никто не станет давать увиденным растениям «свои» названия, не считаясь с работами предшественников. Между тем в отечественной геоботанике «индивидуалистический подход» до сих пор не является редкостью.

История проблемы сложна и длинна. Глубокий и разносторонний анализ особенностей развития классификации растительности в России сделала В.Д. Александрова (1969). На протяжении практически всего прошлого столетия представители разных направлений доказывали истинность своих убеждений и предавали анафеме инакомыслящих. Но какой-то общепринятой завершенной (или близкой к этому) классификации так и не появилось. Учитывая современное состояние отечественной геоботаники – отсутствие крупных научных школ и признанных лидеров, трудность взаимного общения, несомненное снижение социального интереса к решению геоботанических проблем, нельзя не прийти к пессимистическому выводу, что шансов на успешное решение этой задачи, несомненно важной и для науки, и для практики, крайне мало. Успешнее других сейчас работают представители «флористического» направления, которое в России возглавляет Б.М. Миркин, но их усилий вряд ли достаточно для того, чтобы в обозримом будущем разработать классификацию растительности страны.

Задача эта чрезвычайно трудна. «Сложная для биологических объектов вообще, классификация растительности является сверхсложной, так как растительные сообщества объединены в многомерный континуум» (Миркин, Наумова, 1998, с. 197). Есть так называемые «типичные» растительные сообщества, на основании которых принято выделять их типы – ассоциации, но намного более значительную площадь занимают экотоны – разного рода переходы, которые очень редко становятся объектами изучения.

Растительные сообщества в большей или меньшей степени динамичны. С одной стороны, они меняются в результате собственного развития (сингенез, эндэкогенез), с другой – вследствие изменения среды их существования (экзоэкогенез). Важнейшим фактором является многоаспектное и многовековое воздействие человека. На территории Русской равнины практически нет территорий, которые непосредственно или косвенно не испытали антропоического влияния. Есть уникальные участки, например, девственные леса Республики Коми, объявленные несколько лет назад памятником природы Всемирного наследия. Есть участки, где человеку делать нечего или куда он не рискует заходить (низинные болота, черноольховые топи), но тем не ме-

нее и они испытывают определенное воздействие вследствие загрязнения атмосферы, антропогенного изменения климата и других процессов глобального масштаба.

А.П. Шенников делил классификации на фитотопологические и фитоценологические. В первом случае растительность дифференцируется на основании различий в условиях местообитания, во втором – по признакам растительных сообществ. Последний подход представляется более приемлемым тем более, что принятие за основу классификации совокупность показателей, характеризующих непосредственно растительность, не означает пренебрежения к условиям среды.

В свое время была высказана идея строить классификацию растительности на филогенетической основе, но она не получила развития по вполне понятной причине – современный растительный покров сложился, главным образом, не в ходе своей естественной непрерывной эволюции, а в результате действия многих «посторонних» факторов, как природных, так и антропогенных.

В течение длительного периода преимущество имели так называемые эколого-физиономические классификации, построенные на критериях, использующих доминанты господствующих синузий (Дыренков, 1986). Но постепенно всё большую популярность стала приобретать флористическая классификация, ведущая начало от Ж.Браун-Бланке и ставшая «таксономическим эсперанто», по выражению Б.М. Миркина и Л.Г. Наумовой (1998). У такой классификации есть свои бесспорные «плюсы» (высокая информативность, открытость, требование глубокого знания уже накопленного материала и т.д.). Но есть и «минусы», основной из которых, с моей точки зрения, заключается в трудности визуального распознавания выделенных таксонов в природе, а из этого проистекает сложность практического использования.

В нашей стране так называемая «доминантная» классификация была основной в работах геоботаников разных направлений и школ, работавших в различных регионах – от Белоруссии и Украины до Дальнего Востока – В.Н. Сукачёва, А.А. Алёхина, В.Б. Сочавы, Е.М. Лавренко, Б.Н. Городкова, А.А. Корчагина, А.П. Шенникова, Н.В. Дылиса, Н.И. Пьявченко, Л.Н. Тюлиной, И.П. Щербакова, А.М. Семеновой-Тянь-Шанской, А.А. Ниценко, Р.И. Аболина, Н.Я. Каца, Г.И. Поплавской, Г.И. Дохман, Б.А. Быкова, Б.П. Колесникова, В.Н. Смагина, В.А. Поварницына, С.Я. Соколова, И.Д. Юркевича, В.С. Гельтмана, А.Г. Долуханова, Л.Б. Махатадзе, Н.Е. Кабанова, А.Я. Орлова, А.И. Уткина, С.Ф. Курнаева и многих других. Достаточно сказать, что фундаментальное издание «Растительный покров СССР» (1956), представляющее собой пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР», основывается

на принципах именно такой классификации. В основном, они состоят в следующем:

1. Виды-эдикаторы и виды-доминанты являются основой растительных сообществ и во многом определяют их состав, структуру, возобновительные и обменные процессы.

2. Выделенные таксоны относительно легко распознаются, поскольку в их названиях используются виды, «бросающиеся в глаза», и структура сообществ.

3. Использование доминантов не означает, что только они являются критериями для классификации растительных сообществ; при наличии подробной информации принимаются во внимание весь видовой состав, включая мхи и лишайники, вертикальная и горизонтальная структура сообществ, возобновительный процесс, а также условия местообитания (формы рельефа, почвы, их гидрологический и температурный режимы и т.д.).

4. Выделенные таксоны легко картируются, могут использоваться в качестве основы для разработки хозяйственных мероприятий, для решения целевых задач (например, оценка продуктивности, определение рекреационного потенциала растительного сообщества) и т.д.

5. Названия и характеристики таксонов могут подвергаться ревизии при условии её обоснованности, что обеспечивает «гибкость» классификации.

Этот перечень можно продолжить.

В настоящее время «доминантная» классификация подвергается критике и стала менее популярной, но тем не менее продолжает сохранять своих сторонников, к числу которых относится и автор.

На вопрос – нужна ли классификация фитоценозов России и может ли быть она разработана, ответ должен быть, безусловно, положительным. Это можно и необходимо сделать, но эта тема требует особого обсуждения.

Разработка классификации должна осуществляться «сверху» – на основании подхода, который называют индуктивно-дедуктивным. Некоторые авторы считают его устаревшим, но, с моей точки зрения, для решения проблемы он наиболее приемлем. В пределах каждого типа растительности выделяются формации (по виду-эдикатору или группе видов, выполняющих эти функции), в их пределах – группы ассоциаций и, наконец, сами ассоциации. В свое время понятия «фитоценоз» и «ассоциация» оживленно обсуждались и, хотя однозначно принятых формулировок до сих пор не появилось, полагаю, что определенное единомыслие сформировалось. Конечно, по сравнению с первыми методическими разработками (Сукачев, 1915, 1918) техноло-

гия выделения и описания типов растительных сообществ стала более совершенной, но основные принципы (необходимость сопряженного изучения растительности и условий местообитания) остаются неизменными

Накопленная информация позволяет дать перечень формаций, который вряд ли вызовет принципиальные возражения. Значительно сложнее с выделением таксонов следующих, более низких уровней, а тем более – ассоциаций. Мы попытались, используя материалы личных полевых наблюдений в ряде районов Европейской части России и Сибири, а также многочисленные литературные источники, обобщить накопленную информацию. Как уже отмечалось, эта задача оказалась крайне трудной, во-первых, из-за нередкого нежелания многих авторов учитывать работы своих предшественников и как бы начинать с «нуля», и, во-вторых, из-за методических расхождений. К тому же в последние десятилетия ситуация осложняется сокращением объема публикуемого фактического материала (нет подробного описания рельефа и почвенных условий, отсутствуют полные флористические списки и т.д.).

Нами было опубликовано несколько сводок, содержащих краткие описания растительности экосистем (биогеоценозов) основных формаций хвойных лесов на территории России (Рысин, 1975, 2010, 2011; Рысин, Манько, Бебия, 2012; Рысин, Савельева, 2002, 2008). Несомненно, что содержащиеся в этих сводках классификационные схемы нуждаются в дополнениях и уточнениях, но я надеюсь, что именно поэтому они могут стать стимулом для дальнейшей работы в этом направлении. В середине прошлого века монографические сводки для формаций лесов сибирской и даурской лиственниц, сибирской ели, сибирской пихты, сосны кедровой сибирской опубликовал В.А. Поварницын (1941, 1944, 1949, 1956, 1960). Но с тех пор представления о ценоотическом разнообразии наших хвойных лесов существенно расширились.

Флористическая классификация также имеет право на существование и не является «антитезой» классификации «доминантной» - об этом я писал более 40 лет назад (Рысин, Коваленко, 1968) и неоднократно повторял и в последующем; большая научная важность такой работы бесспорна. Четверть века назад был опубликован монографический сборник «Классификация растительности СССР» (1986), содержащий 15 статей, касающихся различных аспектов создания «флористической» классификации. С тех пор количество публикаций в этой области многократно умножилось, но до завершения работы в рамках всей России, по-видимому, ещё далеко.

Разработка классификации растительности территории России нужна и вполне реальна, но она может быть выполнена только коллективом единомышленников. Как уже предлагалось, задачей первого этапа работы должно стать составление перечня формаций. Цель второго этапа – составление монографических сводок по каждой формации, содержащих систематизированные перечни ассоциаций с их краткими характеристиками, которые в дальнейшем будут постепенно расширяться и углубляться.

### **Базы данных в лесной фитоценологии**

Геоботаники описывают конкретные участки лесной растительности в течение длительного времени – с конца XIX века. Проведена колоссальная работа с относительно низким КПД; с одной стороны, потому, что эти описания проводились с разных методологических и методических позиций и зачастую не сопоставимы, с другой – потому что почти всегда эти описания были собственностью автора и терялись после его кончины; только незначительная часть их была опубликована в полном виде. В нашей стране неоднократно высказывались предложения о создании банков описаний растительности (Блюменталь, Нешатаев, 1986; и др.). Компьютерные технологии в большой степени упрощают решение этой задачи. Вполне обоснована идея создавать на компьютерной основе базы данных, содержащих разностороннюю информацию о видах растений, населяющих наши леса (Заугольнова, Ханина, 1996). Было бы, конечно, очень важно иметь базы фитоценологических данных не только локальные и «узко целевые», но и общероссийского масштаба, но пока это не осуществимо, так как слишком значительна разобщенность геоботаников – и методологическая, и ментальная. Для выполнения такой работы нужен центр, нужны сотрудники, нужен авторитетный руководитель, но на появление таких условий в ближайшее время не приходится надеяться.

В «Программе и методике биогеоценологических исследований» (1966) Н.В. Дылис, В.Г. Карпов и Ю.Л. Цельникер так сформулировали важнейшие задачи, которые подлежат решению при изучении растительности как компонента биогеоценоза:

1. Определение роли фитоценоза в накоплении органических веществ и энергии и превращениях вещества и энергии в общей системе биогеоценоза (главный узловый вопрос),

2. Определение характера и степени воздействия фитоценоза на остальные компоненты биогеоценоза,

3. Определение роли фитоценоза в динамике биогеоценоза,

4. Определение характера и степени воздействия фитоценоза на соседние биогеоценозы,

5. Определение влияний других участников биогеоценоза на свойства, особенности и эффект биогеохимической работы фитоценоза,

6. Определение формы, способов и средств прямого и косвенного хозяйственного воздействия на фитоценоз с целью повышения биологической продуктивности биогеоценоза и усиления других его полезных свойств.

В.Н. Сукачѳв был одним из редакторов «Программы» и надо полагать, что выше изложенный перечень задач был им принят и одобрен. С тех пор прошло почти полвека, опубликованы сотни книг и тысячи статей, и, вероятно, с учѳтом накопленной информации можно и нужно попытаться еще раз сформулировать те направления, по которым должно идти изучение фитоценоза как компонента лесного биогеоценоза в ближайшие десятилетия. Возможно, они должны выглядеть следующим образом:

1. Инвентаризация основных типов лесных фитоценозов с учетом условий их обитания для последующей разработки классификации лесных биогеоценозов..

2. Систематизированное составление «паспортов» видов растений с указанием их ареалов, биолого-морфологических особенностей, фитоценотического статуса в разных типах биогеоценозов, консортивных связей, экологических потребностей, стратегии существования в разных природных и антропогенных условиях.

3. Изучение реакции фитоценозов на различные природные и антропогенные факторы, исследование их динамики и прогнозирование будущего состояния (мониторинг).

4. Изучение взаимоотношений растений и фитоценоза в целом с другими компонентами биогеоценозов.

5. Выявление лесных фитоценозов, имеющих большую научную ценность и поэтому подлежащих особой охране.

6. Анализ результатов лесокультурных работ для разработки оптимальных типов посадок разного целевого назначения.

Полвека назад ключ к решению многих вопросов применительно к фитоценозу видели в широком использовании количественных методов изучения, причѳм последнее рассматривалось как «процесс длительный и органически связанный со стационарным характером исследований» (Дылис и др., 1966). В настоящее время не отрицаются количественные методы, сохраняется понимание важности стационарных исследований, но сохраняют в полной мере свое значение и «глазомерные» оценки, и маршрутные методы исследования; одно не исключает другое.

## Литература

- Абатуров Ю.Д., Богатырёв Ю.Г., Орлов А.Я. О роли глубоких корней в жизни сосновых молодняков на рыхлопесчаных почвах //Лесоведение. 1976. № 4. С. 18-25.
- Алексеев П.В. Форма существования мелкого елового подроста в ельниках и требования ели к освещению в первые годы. – Сборник трудов Поволж. лесотехн. ин-та. 1958. № 52. С. 231-239.
- Афанасьев А.В. О росте молодняка ели под пологом лиственных пород. – Изв. высш. учебн. завед. Лесной журнал. 1962. № 5. С. 34-36.
- Ахминова М.П. Экспериментальные данные о видовом составе и структуре синузий зелёных мхов в еловых лесах таёжной зоны. – Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука. 1970. С. 32-42.
- Ахминова М.П. О влиянии древостоев ели на синузии мхов в ельниках сфагново-черничных //Лесоведение. 1975. № 3. С.39-45.
- Банникова И.А. Влияние древесной и кустарниковой растительности на развитие нижних ярусов лесных биогеоценозов. М.: Наука. 1967. 103 с.
- Блюменталь И.Х., Нешатаев Ю.Н. Создание банка данных о растительности на структурной (эколого-фитоценологической) основе. – Принципы и методы экоинформатики. М.: 1986. С. 53-55.
- Быков Б.А. Геоботаника. Издание 2-е. Алма-Ата: 1957. 382 с.
- Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М.: Научный мир. 2002. 336 с.
- Вайнштейн Е.А., Толпышева Т.Ю. О влиянии экстрактов из лишайников на высшие растения // Ботан. журн. 1975. Т. 60. № 7. С. 1004-1011.
- Васильев Я.Я. Объём понятия «тип леса» и схема классификации типов леса //Сов. ботаника 1935. № 1. С. 36-63.
- Вишпер В.Н. Эколого-фитоценологические факторы, определяющие жизнеспособность соснового подроста. – Физиологическая характеристика древесных пород Средней Сибири. Красноярск: 1965. С. 141-150.
- Воронков Н.А., Кожевникова С.А., Павлушкин Л.Т., Шомполова В.А. Гидрологическая и метеорологическая роль лесных наждений разного породного состава //Лесоведение. 1976. № 1. С. 3-10.
- Глаголев В.А. Особенности возрастного строения лиственных лесов среднего Сихотэ-Алиня в связи с пожарами //Лесоведение. 1976. № 5. С. 69-77.
- Гортинский Г.Б. О факторах, ограничивающих прорастание семян и рост проростков *Picea excelsa* Link в лесах южной тайги // Ботан. журн. 1964. № 10. С. 1389-1404.
- Грибанов Л.Н. Влияние деревьев старшего поколения на рост и морфологические особенности соснового подроста в ленточных борах на Обь-Иртышском междуречье // Тр по лесн. хоз.-ву Сибири. Новосибирск: 1958. Вып. 4.
- Гродзинский А.М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Киев. Наукова думка. 1965. 200 с.
- Грюммер Г. Взаимное влияние высших растений – аллелопатия. М.: ИЛ 1957.
- Долуханов А.Г., Урушадзе Т.Ф. О природе мертвopoкpoвных типов буковых лесов Кавказа //Лесоведение. 1968. № 4. С. 3-13.

- Дылис Н.В., Карпачевский Л.О., Носова Л.М., Чернова Н.М. Преобразование структуры и развития дубравы при внедрении ели //Лесоведение. 1975. № 2. С. 11-20.
- Дылис Н.В., Карпов В.Г., Цельникер Ю.Л. Изучение растительности как компонента биогеоценоза. – Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука. 1966. С. 83-147.
- Дылис Н.В., Цельникер Ю.Л., Карпов В.Г. Фитоценоз как компонент лесного биогеоценоза. – Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука. 1964. С. 91-215.
- Дыренков С.А. О смене сосны елью на Вепсовской возвышенности //Лесоведение. 1968. № 5. С. 12-23.
- Дьяков В.Н. Влияние состава насаждений на водный режим горных почв Карпат //Лесоведение. 1976. № 1. С. 11-17.
- Игаунис Г. Исследования о влиянии света, влаги и корневой системы старых деревьев на еловый подрост // Тр. Ин-та лесохоз. проблем АН Латв. ССР. 1960. Т. 20.
- Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г. Опыт разработки и использования баз данных в лесной фитоценологии //Лесоведение. 1996. № 1. С. 76-83.
- Каверзина Л.Н., Прокушкин С.Г., Дегерменджи Н.Н. Состав и динамика корневых выделений сосны обыкновенной //Лесоведение 1981. № 1. С. 32-38.
- Карманова И.В. Экспериментальное изучение роста и развития подроста ели, сосны и клёна при разных режимах питания и освещённости. – Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ роста. М.: Наука. 1970. С. 54-84.
- Карманова И.В., Иванюлов Ю.П. Использование математических методов при изучении взаимоотношений между растениями. – Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука. 1970. С. 150-164.
- Карпачевский Л.О., Орехова Н.П., Бганцова В.А., Серова Е.Н. Связь анизотропности почвы с травяным ярусом лесных биогеоценозов. – Комплексные биогеоценологические исследования в лесах Подмосковья. М.: Наука. 1982. С. 87-102.
- Карпов В.Г. О факторах, обуславливающих устойчивость подроста сосны к засухам //Докл. АН СССР. 1950. Т. 72. № 4. С. 31-35.
- Карпов В.Г. О корневой конкуренции древостоя в насаждениях засушливой зоны //Докл. АН СССР. 1955а. Т. 104. № 3. С. 487-490.
- Карпов В.Г. О конкуренции между древостоем и подростом в насаждениях засушливой степи //Ботан. журн. 1955б. Т. 40. № 3. С. 376-401.
- Карпов В.Г. Конкуренция корней древостоя и строение травяно-кустарничкового яруса в таежных лесах // Докл. АН СССР. 1958. Т. 119. № 2.
- Карпов В.Г. Конкуренция корней деревьев и содержание питательных веществ в листьях растений травяно-кустарничкового яруса таёжных лесов // Докл. АН СССР. 1959. Т. 129. № 5. С. 1183-1186.
- Карпов В.Г. Опыт использования  $R^{32}$  для изучения соревнования между корнями деревьев и подроста в лесах южной тайги //Докл. АН СССР. 1962. Т. 146. № 3. С. 717-719.
- Карпов В.Г., Патриевская Г.Ф. Тип лесного биогеоценоза и механизмы регуляции численности видовых популяций в фазе прорастания семян и развития проростков. – Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука. 1970. С. 56-70.



- Катрушенко И.В. Анатомо-морфологические реакции хвои подроста ели на конкуренцию со стороны лиственных пород. – Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука. 1970. С. 71-75.
- Катрушенко И.В., Старостина К.В. Фотосинтетические свойства эдификатора и стабильность лесных сообществ // Лесоведение. 1987. № 5. С. 60-63.
- Классификация растительности СССР. М.: изд-во МГУ. 1986. 200 с.
- Комиссаров Д.А., Штейнвольф Л.П. Интенсивность фотосинтеза подроста ели в разных экологических условиях. – Световой режим, интенсивность и продуктивность леса. М.: Наука. 1967. С. 243-254.
- Коржинский С.И. Северная граница чернозёмной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении // Тр. Общ-ва естествоиспыт. при Казан. ун-те. Казань. 1888. Ч.1. Т. 18. вып. 5. С. 1-253.
- Кошечев А.Л. Влияние корневых систем соснового древостоя на возобновление подроста под пологом и на вырубке по болоту. – Материалы к научному обоснованию некоторых хозяйственных мероприятий в северной части Вологодской области. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1962.
- Крамер П., Козловский Т. Физиология древесных растений. М.: Гослесбу-миздат. 1963. 464 с.
- Лавриненко Д.Д. Взаимодействие древесных пород в различных типах леса. М.: Лесная промышленность. 1965. 248 с.
- Лашинский Н.Н. Влияние конкуренции корней деревьев на структуру травяно-кустарничкового и мохового ярусов в елово-лиственничных лесах Нижнего Приангарья. – Проблемы ботаники. Л.: Наука. 1968. Т. 10.
- Лашинский Н.Н., Махатков И.Д., Лашинский Н.Н.-мл. Влияние травостоя на возобновление древесных пород в черневых лесах Салаира // Лесоведение. 1991. № 1. С. 66-69.
- Мазинг В.В. Консорции как элемент структуры биоценозов // Тр. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 27. С. 117-127.
- Мальшева Т.В. Влияние мохового покрова на возобновление сосны и ели в рекреационных лесах // Лесоведение. 1983. № 6. С. 61-69.
- Мелехов И.С. Лесоведение. М.: Лесная промышленность. 1980. 407 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. Уфа: изд-во «Гилем». 1998. 413 с.
- Морозов Г.Ф. Влажность почвы и естественное возобновление сосны в Пруссии // Почвоведение. 1899. № 3. С. 182-192.
- Морозов Г.Ф. Учение о лесе. Издание 7-е. М.-Л.: Гослесбу-миздат. 1949. 456 с.
- Морозов Г.Ф., Охлябин С.Д. Опыт над влиянием корневой системы соснового насаждения на влажность почв под ним // Лесной журн. 1911. Вып. 6. С. 928-965.
- Мучник Е.Э. Лихенобиота как структурный компонент дубравных биогеоценозов лесостепи. – Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении. М.: Наука. 2006. С. 163-174.
- Оловянная И.Н. Корневая система сосны обыкновенной в ленточных борах Прииртышья // Тр. Лаборатории лесоведения АН СССР. 1962. Т. 4. С. 114-134.

- Парфенов В.И. Лесообразующая роль ели и особенности еловых фитоценозов в Полесье. – Ботаника. Минск: Наука и техника. 1964. Вып. 6. С. 119-131.
- Петренко Е.С. Влияние материнского полога на возобновление сосны в южной части ленточных боров. – Молодые лесоводы – 40-летию Великого Октября. М.: 1957. С. 36-41.
- Поварницын В.А. Типы лесов сибирской лиственницы СССР // Тр. Сибир. ЛТИ. 1941. С. 17-51.
- Поварницын В.А. Кедровые леса СССР. – Красноярск: 1944. 220 с.
- Поварницын В.А. Леса даурской лиственницы СССР // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1949. № 3. С. 53-67.
- Поварницын В.А. Леса из сибирской пихты в СССР. – Академику В.Н.Сукачёву к 75-летию со дня рождения. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1956. С. 408-424.
- Поварницын В.А. Типы лесов сибирской ели СССР // Науч. р. лесохоз. фак. УкрСХА 1963. Т. 31. № 10. С. 88-97.
- Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука. 1966. 334 с.
- Прокушкин С.Г., Каверзин Л.И., Климова Л.С. Действие корневых экзо-метаболитов деревьев сосны на минеральное питание подроста // Лесоведение. 1989. № 3. С. 55-59.
- Прокушкин С.Г., Каверзина Л.Н. Корневые экзометаболиты и их роль в минеральном питании сосны // Лесоведение. 1993. № 3. С. 81-85.
- Работнов Т.А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растения // Бюлл. МОИП. 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 5-17.
- Работнов Т.А. Фитоценология. 2-е издание. М.: Изд-во МГУ. 1983. 292 с.
- Работнов Т.А. Фитоценология. 3-е изд. М.: Изд-во МГУ. 1992. 352 с.
- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз. 1938. 620 с.
- Ребане Х.К. Возобновление ели в синузиях мхов под пологом леса // Лесоведение. 1983. № 7. С. 54-60.
- Реймерс Н.Ф. Природопользование. М.: Мысль. 1990. 670 с.
- Рысин Л.П. Сложные боры Подмосковья. М.: Наука. 1969. 112 с.
- Рысин Л.П. Влияние лесной растительности на естественное возобновление древесных пород под пологом леса. – Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ его роста. М.: Наука. 1970. С. 7-53.
- Рысин Л.П. Конспект лесной флоры средней полосы Русской равнины. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2009. 178 с.
- Рысин Л.П. Лиственничные леса России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. 344 с.
- Рысин Л.П. Кедровые леса России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2011. 240 с.
- Рысин Л.П., Коваленко З.М. О возможностях использования методики школы Браун-Бланке в наших геоботанических исследованиях. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73. Вып. 1. . 93-104.
- Рысин Л.П., Манько Ю.И., Бебия С.М. Пихтовые леса России. – М.: Товарищество научных изданий КМК. 2012. 197 с.

- Рысин Л.П., Панкова Ф.Н. Фитоклиматическая роль травяного покрова в лесах Серебряноборского опытного лесничества. – Стационарные биогеоценотические исследования в подзоне южной тайги. М.: Наука. 1964. С. 104-109.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. Еловые леса России. М.: Наука. 2002. 336 с.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. Кадастры типов леса и типов лесных биогеоценозов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2007. 144 с.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. Сосновые леса России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 290 с.
- Рысин Л.П., Шмальгаузен В.И. О влиянии древостоя и подлеска на под-рост посредством корневой конкуренции в сложных борах Подмоско-вья. – Стационарные биогеоценотические исследования в южной под-зоне тайги. М.: Наука. 1964. С. 90-99.
- Салаяев Р.К. О влиянии корней взрослых деревьев сосны на молодые сеян-цы при близком произрастании // Докл. АН СССР. 1961 Т. 137. № 3. С. 719-721.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М: Высшая школа. 1962. 378 с.
- Смирнова И.А. О реальном и сублетальном водном дефиците некоторых растений нижних ярусов сообществ южной тайги. – Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука. 1970. С. 83-92.
- Солнцева О.Н. Вертикальная структура травяного покрова лесных био-геоценозов и связь её с условиями среды. – Комплексные биогеоце-нологические исследования в лесах Подмосковья. М.: Наука. 1982. С.54-69.
- Сороговец П.Е. О некоторых факторах среды, влияющих на рост и разви-тие дуба под пологом леса и на лесосеках. – Сборник научных работ по лесовозобновлению. Минск: Изд-во АН БССР. 1954.
- Сороговец П.Е. К экологии дубового самосева // Бюлл. Ин-та биологии АН БССР. 1958. Вып. 3. С. 28-34.
- Старостина К.Ф. Роль синузий нижних ярусов в регуляции возобновитель-ного процесса ели. – Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука. 1973.
- Судницына Т.Н. К вопросу об оценке азотного питания сосновых насаж-дений Серебряноборского опытного лесничества. – Леса Подмосковья. М.: Наука. 1965. С. 110-115.
- Сукачёв В.Н. Введение в изучение растительных сообществ. Пб.: 1915. 127 с.
- Сукачёв В.Н. Об изучении лесных сообществ // Лесной журнал. Вып. 3/5. 1918. С. 57-77.
- Сукачёв В.Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений // Ботан. журн. 1953. Т. 38. № 1. С. 57-96.
- Сукачев В.Н. О некоторых современных проблемах изучения раститель-ного покрова // Ботан. журн. 1956. Т. 41. № 4. С. 476-486.
- Сукачёв В.Н. Руководство к исследованию типов леса. – Сукачёв В.Н. Избранные труды. Л.: Наука. 1972. Т.1. С. 15-141.
- Суна Ж. Влияние корневой системы старых сосен на прирост подроста // Тр. Ин-та лесохоз. проблем АН Латв. ССР. 1958. Т. 14.

- Суна Ж.Ю. О влиянии корневой системы сосны на развитие подроста // Лесоведение. 1967. № 5. С. 67-78.
- Титов Ю.В. О биохимическом влиянии лесных злаков на всходы сосны и ели // Лесоведение. 1968. № 4. С. 14-27.
- Толпышева Т.Ю. Влияние экстрактов из лишайников на грибы // Микология и фитопатология. 1985. Т. 19. Вып. 6. С. 482-489.
- Тольский А.П. Материалы по изучению формы и развития корней сосны и других древесных пород // Тр. Опытных лесничеств. СПб.: 1905. вып. 3.
- Трескин П.П. Некоторые экспериментальные данные о влиянии конкуренции деревьев на развитие ассимиляционного аппарата семян ели. – Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука. 1970. С. 118-142.
- Уткин А.И., Успенская И.М. Об угнетающем влиянии дуба на ель при её восстановлении в производных дубравах // Лесоведение. 1967. № 1. С. 34-45.
- Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука. 1983. 318 с.
- Шаяхметов И.Ф., Зайцев Г.А., Кулагин А.Ю. Мультивариантность онтогенеза подроста широколиственных пород в лесах Уфимского плато // Лесоведение. 2005. № 1. С. 70-74.
- Шахова О.В. Насыщенность почвы корнями в сосняке и березняке кислотно-черничных // Лесоведение. 1976. № 1. С. 88-91.
- Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ. 1964. 448 с.
- Шиманюк А.П. Строение корневых систем в лесах Подмосквья // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1950. Т. 3.
- Якшина А.М., Гаель А.Г. Естественное возобновление сосны на песках полупустынного Заволжья // Ботан. журн. 1955. Т. 40. № 1
- Яруткин И.А. О взаимоотношении дуба и ели в Среднем Поволжье // Лесоведение. 1968. № 3. С. 24-31.
- Fricke K. "Licht – und Schattenholzarten", ein wissenschaftlich nicht begründetes Dogma // Forstwiss. Cbl. B. 30. 1904.
- Salisbury E.J. The biological equipment of species in relation to competition // Ecology. 1927. V. 17. P. 197-222.

### Глава 3. ГРИБЫ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Грибы – обширная группа очень разных по своим биологическим и экологическим особенностям организмов, насчитывающая около 100 тысяч видов. Роль их в поддержании устойчивости наземной биоты исключительно велика. Автотрофы-растения, создающие органическое вещество, и гетеротрофы-грибы, разрушающие это вещество, занимают в биосфере «разнополюсное» положение, обеспечивая своей деятельностью баланс биосферных процессов, а, следовательно, и устойчивость биосферы в целом. Растительная масса не может накапливаться бесконечно – отмершие растения должны возвращаться в почву в минерализованной форме. Грибы питаются готовыми органическими соединениями живых тканей (паразиты) или мертвыми органическими остатками (сапротрофы\*). В лесных биогеоценозах они разлагают и перерабатывают огромное количество лесного опада и отпада, способствуют образованию гумуса, повышают почвенное плодородие. Поселяясь на мертвой древесине, они разрушают её, освобождая лес от валежа, порубочных остатков, пней. Разложение (ресинтез) органической массы грибами Н.А. Черемисинов (1973) оценивал как «главную общебиологическую, космическую роль» этой группы организмов.

Однако тот же автор пишет, что «грибы в жизни леса имеют важное как положительное, так и отрицательное значение» (с. 34). «Они являются возбудителями главных болезней растущих деревьев и кустарников, которые причиняют огромные потери, уменьшают прирост фитомассы леса, вызывают порчу заготовленного леса и древесины и снижают её качество». Я процитировал Н.А. Черемисинова, но деление видов организмов на «полезные» и «вредные» встречается в литературе часто.

Действительно, многие виды грибов вызывают различные заболевания растений – пожелтение или усыхание хвои и листьев, пятнистость листьев, семян и плодов, деформацию плодов и побегов, раковые заболевания на стволах и ветвях (незаживающие раны, окружённые наплывами каллюса), так называемые ведьмины мётлы (скупенность побегов), смолотечение, мумификацию плодов и семян, гнили

---

\* В литературе нередко используется другой термин – «сапрофиты», но по мнению Т.А. Работнова (1985), это неправильно; «фит» – сокращенное от греческого «фитон» – растение, а грибы принадлежат к другому царству.

семян, плодов, древесины ветвей и стволов. Но вряд ли эта сторона деятельности грибов заслуживает только негативной оценки. Всё в природе находится на «своём месте» и то, что отрицательно для одних, положительно для других. Грибы выполняют те функции, которые им определила эволюция биосферы. Что же касается порчи заготовленного леса, то виноваты люди, которые не умеют этот лес хранить и во время реализовывать.

Еще в XIX веке было предложено выделить грибы в особую эволюционно сформировавшуюся группу организмов. Но только недавно они стали рассматриваться как отдельное царство органического мира. Полвека назад, описывая структуру биогеоценоза, В.Н. Сукачев (1964) объединял грибы вместе с бактериями, вирусами, актиномицетами, инфузориями, амебами в особый компонент биогеоценоза – микробоценоз. Выход в свет «Основ лесной биогеоценологии», где была показана роль грибов в биогеоценологических процессах, несомненно стал ещё одним стимулом для дальнейших исследований в этой области. На открытии Симпозиума «Изучение грибов в биогеоценозах» Б.А. Томилин (1977) первоочередной задачей микологии назвал «выяснение положения группировок грибов в экосистеме». Одни авторы считают, что грибы входят в состав фитоценозов в качестве структурно и функционально подчинённых синузид, другие – что грибы образуют «зависимые» ассоциации, третьи – что они создают особые сообщества, входящие в состав биогеоценозов (Фомина. 1998; Шубин. 1998; и др.).

Можно ли называть совокупность грибов в биогеоценозе «ценозом»? Некоторые авторы отвечают на этот вопрос отрицательно на том основании, что грибы связаны с организмами определенных трофических уровней, но друг с другом непосредственно не взаимодействуют; их присутствие, количество и жизнедеятельность целиком зависят от наличия подходящего субстрата, по отношению к которому они являются деструкторами. В монографии В.Я. Частухина и М.А. Николаевской (1969), в которой на примере разных типов леса рассматриваются происходящие в природе процессы распада органических веществ, грибы входят в состав растительных сообществ наряду с растениями. Г.И. Сержанина и О.С. Гапиенко (1977), К.А. Каламэс (1983) для характеристики лесной микобиоты, использовали выражение «грибной покров», рассматривая его как составную часть растительного покрова, но эта точка зрения не получила поддержки, во-первых, потому, что грибы – это не растения, во-вторых, потому, что «покрова» в лесу они не образуют, будучи приурочены к определённым субстратам (по поверхности почвы и притом только в подстилке распространены более или менее равномерно лишь немногие виды грибов).

Т.А. Работнов (1985) считал, что следует говорить не о «микоценозе», а о «грибном компоненте» или «микобиотическом компоненте биоценозов».

Сейчас все чаще признается существование микоценозов – грибных комплексов, для которых прочие компоненты биогеоценоза являются средой. Однако различия в понимании этого понятия остаются. Н.А. Черемисинов (1973) предложил такую формулировку: микоценоз – компонент лесного биогеоценоза, «совокупность грибных организмов (макро- и микромицеты), разных в биологическом отношении (паразиты, сапротиты и симбионты), находящихся во взаимосвязи и взаимозависимости между собой и другими компонентами» (с.36). В структурном отношении микоценоз неоднороден – он состоит из микологических синузий, разных по объёму (например, может быть синузия листа). Н.А. Черемисинов подчеркивал тесную связь грибов с растениями и с растительными сообществами; впрочем грибы он тоже называл растениями (низшими бесхлорофилльными). В этом отношении ещё более категорично высказались С.А. Симонян и А.М. Барсегян (1974) – «каждый тип растительности или отдельно взятый фитоценоз имеет определённое сочетание микромицетов, которое передаётся из поколения в поколение через семена, листья, стебли и подземные органы» (с. 315). В лесах Армении они выделили четыре типа грибных синузий: листовенную, настольную, напочвенную и почвенную.

К.А. Каламээс (1977), предлагая использовать термин «микоценоз», обращает внимание на структурную независимость группировок грибов по отношению к фитоценозам, что определяет разнонаправленность энергетических процессов в экосистеме. Фитоценоз является для грибов биотической средой, причём границы микоценоза не должны всегда совпадать с границами фитоценоза; в природе они определяются характером субстрата и сферой влияния форофита. Микоценоз следует рассматривать как «форму совместного существования ценопопуляций грибов, одинаковых по типу питания; он имеет более или менее постоянный видовой состав и связан с определённым форофитом или однотипным по составу и степени разложения субстратом в пределах определённого экотопа» (с. 6).

Л.Г. Бурова (1986) посчитала возможным использовать этот термин, в первую очередь, для грибов определенных трофических уровней, а также и в более широком смысле – как совокупность микоценозов в пределах одного типа местообитания. При этом она обратила внимание на неприменимость для их характеристики традиционных геоботанических методов исследования – различия в пределах одного фитоценоза могут оказаться больше различий между фитоценоза-

ми разных типов. Например, это может произойти в том случае, если среди монодоминантного древостоя окажется хотя бы одно дерево другой породы с иной микобиотой. Для растительности, в целом, этот факт не будет иметь принципиального значения, но состав микобиоты биогеоценоза существенно изменится. Большие различия могут быть в одном и том же биогеоценозе в случае его парцеллярного разнообразия.

С ограниченным объёмом микоценоза не согласен В.Г. Стороженко (2012); в его понимании это различные группы грибов в рамках биогеоценоза, имеющие друг с другом непосредственную связь и образующие комплекс. Он даже считает возможным использовать термин «микоценоз» вместо «микробоценоза». Все комплексы грибов «занимают определенные экологические ниши в структурах биогеоценозов, в большинстве случаев не пересекаясь или пересекаясь только в своих крайних проявлениях на трофотопических перекрестках» (с. 37),

М.Г. Таслахчян и С.Г. Нанагюлян (1996) определяют микоценоз как «совокупность грибов, которые занимают территорию, организованную борьбой за существование и характеризующуюся определенными взаимоотношениями как друг к другу, так и с окружающей средой, и имеющую определенную структуру» (с.69). Позиция авторов ясна – грибы образуют на ценотическом уровне грибные сообщества, которые нельзя рассматривать в качестве структурных элементов фитоценозов. Границы растительных сообществ и микоценозов зачастую не совпадают. Авторы считают первоочередной задачей микологического исследования установление типа изучаемого грибного сообщества. Это – очень сложная задача, поскольку «микоценозы образованы видами, относящимися к разным экобиоморфам и имеющими специфический характер классификаций. К тому же микоценозы – явление динамическое, отражающееся в их сезонном, флуктуационном и сукцессионном состояниях. Трудность выделения типов микоценозов заключается также в том, что многие из них связаны переходами; поэтому границы между ними можно провести лишь условно» (с. 70). Чтобы решить проблему микоценотического континуума, предлагается, по аналогии с изучением растительных сообществ, использовать метод ординации, обращая особое внимание на субстрат, физические и химические условия среды, микроклимат. Структурными элементами микоценозов являются микоценотические горизонты и микромикоценозы; первые характеризуют вертикальную структуру микоценозов, вторые – их горизонтальную структуру. Еще одна структурная единица – микологическая синузия, отличающаяся определенным видовым составом и занимающая определенную экологическую нишу.



Аналогичные позиции у В.Г. Стороженко (2012). Основой вертикальной структуры микоценоза он считает структуру фитоценоза, выделяя микогоризонты фотосинтезирующего слоя, стволового слоя, комлевого слоя, корневого слоя. «Все группы грибов, относящихся к различным микогоризонтам, связаны в единый комплекс трофическими цепями и топически имеют общего хозяина на разных стадиях его онтогенеза и разложения» (с. 21). В каждом микогоризонте – определенный комплекс видов, вызывающих специфические заболевания. В качестве элементарной единицы горизонтального строения микоценоза автор признает отдельное растение, ствол древесного отпада, пень и т.д.; с ними связаны «микромикоценозы» – комплексы разнородных групп грибов или состоящие из одного вида, отличающиеся от других микромикоценозов экобиологическими свойствами, но объединённые общим субстратом. В горизонтальном плане можно говорить о мозаике, отражающей разные степени поражения деревьев (Стороженко, 2012). В качестве элементарной структурной единицы экологического строения грибной биоты В.Г. Стороженко называет «микосинузию», для которой доминирующим признаком является присутствие одного комплекса или одного вида гриба; в одном микромикоценозе может быть несколько микосинузий. По времени функционирования на растении-хозяине следует различать микосинузии кратковременные (жизненный цикл – год), периодически повторяющиеся и длительного действия. Относительно растений-автотрофов грибы является консортами.

В.А.Мухин с соавторами (2000) представили экологические процессы, контролируемые грибами в лесных биогеоценозах, в виде следующего перечня:

1. Первичная продуктивность
  - Минеральное и углеродное питание растений,
  - Симбиоз с прокариотными и низшими фитобионтами (лишайники),
  - Симбиоз с сосудистыми растениями (микоризы),
  - Болезни растений (регуляция количественного и качественного состава фитоценозов).
2. Вторичная продуктивность
  - Симбиозы с животными,
  - Продукты биосинтеза грибов (питание животных),
  - Болезни животных (регуляция состава и численности животного населения).
3. Регенерация
  - Биологическое разложение органических остатков (регенерация элементов минерального питания и углекислоты).

– Перевод элементов из геологического круговорота в биологический.

#### 4. Средообразование

– Регуляция температурного режима местообитаний,

– Химический состав почв (регуляция почвообразовательных процессов),

– Средовые гормоны (регуляция микробиоты почвы).

Возможно, что эта схема требует некоторых уточнений, но в целом она разносторонне показывает биосферное значение грибов.

Условно грибы делятся на макромикеты и микромикеты. Это деление не таксономическое, а «размерное». Первые имеют крупные плодовые тела (грибы шляпочные, трутовые, дождевики), вторые образуют налёты, плесени, пятна.

В процессе эволюции у грибов сложились тесные взаимоотношения с автотрофными растениями, в результате чего возникла их трофическая дифференциация. По способу питания грибы подразделяются на несколько основных групп (Шевченко, 1978; и др.):

– Облигатные (обязательные) паразиты – постоянно живут исключительно на живых организмах, переходя в состояние покоя только в случае гибели растения-хозяина; примером может служить смоляной рак сосны, часто встречающийся в лесах Европы (Федоров, Ярмолевич, 2004; и др.);

– Факультативные (необязательные) паразиты – обычно обитают на различных растительных остатках, но могут поражать и живые ткани (например, опёнок первоначально развивается на пнях, но позднее может заселять живые растения);

– Факультативные сапрофиты – живут преимущественно как паразиты на живых растениях, но могут существовать и на мёртвых тканях (например, некоторые трутовики заселяют сначала живые деревья, но сохраняются и после их отмирания, делая процесс разрушения древесины более интенсивным);

– Облигатные сапрофиты – живут исключительно на мёртвых частях растений;

– Симбиотрофы (микориза) – гифы гриба оплетают сосущие корни растений или проникают вглубь корневых клеток, способствуя питанию растения-хозяина; по характеру размещения гифов различают микоризу эктотрофную (внешнюю), эндотрофную (внутреннюю) и эктоэндотрофную. Микоризообразующие грибы – особая экологическая группа; её специфика – в симбиотрофных взаимоотношениях с высшими растениями, в отсутствии ферментов, разлагающих целлюлозу и лигнин, и в энергетической зависимости гриба от симбионта (Бурова, 1986).

М.А. Бондарцева (1972) предложила систему жизненных форм грибов; 22 основные жизненные формы объединены в три группы: аэромицеты (освобождение спор осуществляется в воздушной среде, споры распространяются потоком воздуха), гидромицеты (споры развиваются в водной среде) и геомицеты (споры освобождаются в почве). По характеру субстрата грибы подразделяются на группы: аксимомицеты (субстратом служат живые и мёртвые ткани растений), гемиксиломицеты (на полуудревесневших живых и мертвых тканях растений), ксиломицеты (на ветвях, стволах и корнях деревьев), зоомицеты (на мертвых и живых тканях животного происхождения, в полостях животных организмов, в потоках лимфы и крови), фунгомицеты (на грибах), микоризомицеты (образуют микоризу с высшими растениями), гумусомицеты (на гумифицированных органических остатках), капромицеты (на экскрементах), мультисубстратомицеты (на нескольких субстратах).

Большую группу составляют «микофильные» грибы (микопаразиты), развивающиеся на фитопатогенных и микоризообразующих грибах. Они оказывают определенное влияние на своих хозяев, сокращая споровую продукцию и уменьшая жизнеспособность спор, участвуют в разложении остатков плодовых тел грибов, а также – растительных остатков. В соответствии с типом питания они делятся на биотрофных и некротрофных. И те, и другие обладают способностью создавать биологически активные вещества (Сидорова, Лернер, 1977).

По мнению Л.В.Гарибовой (2000), микоризные грибы появились одновременно с древесными растениями в каменноугольном периоде; подстилочные и почвенные сапротрофы эволюционно более молоды. И.А.Селиванов (1981) полагает, что микориза могла присутствовать у ещё более ранних девонских псилофитов.

Основные функции микоризы состоят в следующем (Бурова, 1986):

1. Перевод азотсодержащих соединений гумуса в форму, усвояемую растениями;
2. Снабжение растений фосфором, кальцием, калием;
3. Снабжение растений водой; микориза в сотни раз увеличивает площадь соприкосновения корневой системы с почвой; поскольку в клетках гифов грибов осмотическое давление значительно выше, чем в клетках корней, растение может получать влагу в условиях повышенной сухости;
4. Защита растений от патогенных организмов.

Е.А. Фомина (1998) добавляет в этот перечень защиту от тяжёлых металлов, а также активную роль в сукцессиях растительных сообществ.

Для микоризообразующих грибов особенно важен состав и возраст древостоев, поскольку они непосредственно связаны с корнями древесных растений. Макромицеты-симбиотрофы могут формировать микоризы не только у одной определенной древесной породы (моновалентные виды), но и у нескольких пород (поливалентные виды). Иллюстрацией может быть следующий пример: в лесах Карелии выявлено 375 видов макромицетов-симбионтов; соотношение моно- и поливалентных видов у сосны – 98 и 188, у берёзы – 68 и 156, у ели – 41 и 115, у осины – 16 и 18. В разных типах леса общее соотношение грибов этих групп различно; с увеличением плодородия почвы становится больше поливалентных видов (Шубин, 2004). По наблюдениям Э.Л.Нездойминого (1968), в лесах северо-восточного побережья оз. Байкал, «верные» микоризные виды особенно характерны для лиственниц, в несколько меньшей степени – для кедра. Не имеет «своего» микоризо-образователя пихта сибирская, у нее есть только грибы, связанные и с другими древесными породами.

Многими авторами показана связь микоризы с почвенными условиями (Семенова, 1980а, 1980б; Исаева, 2005; и др.). Даже парцеллы обладают разными наборами типов микориз.

И.А. Селиванов (1977) считает, что индивидуальные консорции отдельных деревьев с помощью микоризных грибов можно объединить в синузидальные консорции, включающие деревья разных ярусов. В.И. Шубин (1998) экологическими нишами макромицетов-симбиотрофов считает лесную подстилку, гумусовый горизонт, а также иллювиальный и ниже расположенные горизонты; с увеличением глубины и уменьшением содержания органики состав грибных синузид становится беднее. Н.П. Кутафьева (1977) рассматривает совокупность микоризных грибов-макромицетов в сосняке рододендроново-брусничном как синузид, в которой всё многообразие грибов распределяется по группам, характеризующимся различной продуктивностью и степенью встречаемости: высокой, значительной, средней и низкой. Эти примеры – свидетельство того, что согласованность точек зрения пока не достигнута.

Огромное значение в лесных биогеоценозах имеют дереворазрушающие грибы (ксилотрофы). Субстратами существования для них могут быть живые деревья, усыхающие деревья, сухостой, крупномерный свежий валеж, крупный и средний частично разрушенный валеж, сильно разрушенный валеж, пни, сухие ветви на стволах, валежные средние и мелкие ветви, подстилка, почва. Каждый тип субстрата – это определённая экологическая ниша. Некоторые виды встречаются на субстратах нескольких типов. Дереворазрушающие грибы участву-

ют в процессах распада древостоев, вызывая заболевания и гибель деревьев, а затем разлагают валёж.

Процесс разложения может начаться ещё на живом дереве под влиянием паразитных грибов; возникает гниль древесины.

**Стволовые гнили** – частое заболевание древесных пород, вызываемое базидиальными, реже – сумчатыми грибами. Ослабляя прочность стволов, они способствуют возникновению буреломов. В.Г. Стороженко (1989) исследовал поражённость гнилевыми болезнями стволов и корней старовозрастных ельников и установил, что «каждому древостою присуща своя динамика поражения, определяемая динамикой возрастной структуры» (с. 21). Чем старше деревья, тем у них больше шансов подвергнуться заболеванию. В девственных разновозрастных еловых древостоях северной тайги поражённость деревьев грибами достигает 40% (Стороженко, 1998). Но, разрушая стареющие древостои, грибы одновременно восстанавливают структуру фитоценозов; в этом состоит их важнейшая биогеоценотическая функция; главное назначение биотрофных грибов заключается во внутреннем регулировании структур растительного сообщества (Стороженко, 2000а, 2000б). «На индивидуальном уровне поражение – это болезнь, на социальном уровне – это отбор наиболее устойчивых, здоровых экземпляров, изъятие из биогеоценоза наиболее неустойчивых экземпляров, формирование наиболее оптимальных и устойчивых структур лесного сообщества в ходе сукцессионного развития лесного биогеоценоза» (Стороженко, 2012).

Одним из широко распространённых фитопатогенных грибов, поражающих стволы ряда древесных пород, особенно сосны обыкновенной, является сосновая губка. Заражение происходит в местах облома веток, в глубоких ранах, доходящих до ядровой части ствола. Заселение базидиальными грибами открытых ран на живых деревьях ели обыкновенной описали Р.Василяускас и Я.Стенлид (2000), сопроводив статью очень полной библиографией по этому вопросу. Гниль распространяется постепенно, в стволе образуются пустоты. Внешним признаком заболевания являются плодовые тела, появляющиеся на стволе спустя несколько лет после заражения. Характерным признаком является также глухой звук после удара по стволу.

Аналогичным образом действует на деревья ели еловая губка. Среди грибов – опасных стволовых вредителей хвойных пород – трутовики Гартига, северный, окаймлённый. Стволовые гнили преимущественно лиственных пород вызывают трутовики настоящий, ложный, серно-жёлтый, дубовый). «Бичём» осиновых лесов является осиновый трутовик, вызывающий загнивание центральной части ствола у значи-

тельной части древостоя. Осинники часто имеют вегетативное (корнеотпрысковое) происхождение; каждая генерация менее устойчива, чем предыдущая, причём заражённость с возрастом нарастает всё более быстрыми темпами (Багаев, 1989). Осина семенного происхождения и клоны первой генерации имеют более плотную древесину, осинники следующих генераций устойчивость теряют, в связи с чем происходит их деградация. Многие виды фитопатогенных грибов в той или иной степени связаны с определёнными древесными породами. Например, в лесах Карелии из 126 выявленных видов этой группы 51 вид приурочен к хвойным породам, 66 видов – к лиственным. Только 4 вида способны расти на тех и других породах, 5 видов проходят на них отдельные стадии своего развития (Крутов, 2004).

Опасными заболеваниями для древесных пород являются **корневые гнили**, нарушающие почвенное питание, что приводит к гибели дерева. Как и стволовые гнили, они являются следствием инфицирования базидиальными, реже – сумчатými грибами. Корневые гнили способны передаваться при контакте больных и здоровых растений. Поэтому в лесу больные деревья часто располагаются куртинами, постепенно увеличивающими свою площадь. Особенно опасна корневая губка, поражающая не только сосну обыкновенную, но и ель, лиственницу, пихту и другие древесные породы и даже можжевельник, вереск и чернику (Шевченко, 1978). Одно плодовое тело этого гриба способно за летний период продуцировать более 2 млрд. спор, распространяемых ветром, насекомыми, птицами и др. По мере развития болезни гниль поражает и центральную часть ствола в его нижней части (Негрусский, 1973). Еще одним, часто встречающимся возбудителем корневой гнили, является опёнок осенний, поселяющийся на корнях хвойных и лиственных пород. Исследования в Теллермановской дубраве показали, что опёнок там очень широко распространён, присутствуя как в подстилке, так и на корневых шейках почти всех деревьев дуба, но вторгается в заболонь ствола и корневых лап, в основном, только у усыхающих деревьев, ускоряя их отмирание. В стрессовых ситуациях (засухи, дефолиация и др.) негативное влияние опёнка усиливается, в том числе за счёт появления более агрессивных рас и клонов этого вида. С корней на основания стволов переходят гнили, вызываемые трутовиками Швейница, дубравным, плоским. Есть и другие виды грибов, вызывающие корневые гнили. Повреждение корневых систем нарушает жизнедеятельность дерева в целом и может стать причиной его гибели. Кроме того, деревья, зараженные корневыми гнилями, теряют устойчивость и часто подвержены ветровалу.

Грибы вызывают заболевания *ветвей*, следствием чего являются их частичное отмирание, деформации, суховершинность деревьев. Так называемые «ведьмины метлы» (усиленное ветвление) могут иметь не только грибное, но и паразитарное, и вирусное происхождение. В спелом сосняке нередко можно видеть сосны с отмирающими или деформированными вершинами; это заболевание – рак-серянка – вызывается ржавчинными грибами. Ещё один ржавчинный гриб является возбудителем рака пихты. Возбудитель рака лиственницы – сумчатый гриб.

Причиной ухудшения состояния дерева могут быть *сосудистые заболевания*. Одним из примеров может быть заболевание, известное под названием «трахеомикоз» – грибами некоторых видов вызывается закупорка проводящих сосудов ствола и ветвей. Сосудистый микоз дуба отмечается на всех этапах онтогенеза – от желудей до перестойного возраста. Его проявление учащается по мере старения дерева и в условиях дефицита влаги. В комплексе с неблагоприятными природными и антропогенными факторами заболевание может завершиться усыханием части древостоя и изменением его структуры (Селочник, 1998, 2000; Селочник, Кондрашова, 1989; и др.). Виды из рода *Ulmus* часто поражаются «голландской болезнью» (графиозом).

Среди грибных заболеваний *хвои* – обыкновенное шютте сосны, особенно обычное в питомниках, снежное и серое шютте сосны, низинное шютте ели, шютте пихты. Грибными болезнями *листьев* являются мучнистая роса дуба, ржавчина тополя, ржавчина листьев берёзы и пр. Мучнистая роса особенно опасна для сеянцев луба, но вредна и для взрослых деревьев. Заражая листву, восстанавливающуюся после дефолиации, она резко ухудшает физиологическое состояние деревьев, в результате чего древостой теряет устойчивость (Селочник, Кондрашова, 1989; Селочник и др., 1994). Следствием поражения листьев дуба мучнистой росой является снижение содержания хлорофилла. Изменение отражательной способности листьев может быть использовано при дистанционном мониторинге (Кузнецова, 1988).

Фитопатогенные грибы снижают генеративный потенциал древесной породы. Например, у пораженных деревьев желуди имеют меньшую массу, хотя и не обнаруживают признаков заражения. У пней с гнилью поросль усыхает более интенсивно. Ржавчинные грибы могут исключить из процесса возобновления семена до 50% еловых шишек; вероятно, гриб, как облигатный паразит, использует большую часть веществ, поступающих в шишку, в результате чего эндосперм оказывается недоразвитым. Ситуация усложняется ещё и тем, что в шишках, зараженных грибами, поселяется в 5–6 раз больше насекомых, наносящих дополнительный ущерб деревьям-хозяевам.

Грибы-сапротрофы играют чрезвычайно важную роль в разложении мёртвого органического вещества. Наличие специфических ферментов позволяет им разрушать особо стойкие лигнино-целлюлозные соединения. Процесс микогенного ксилолиза (биологического разрушения древесины грибами) с окислением его до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  и одновременным освобождением энергии имеет ведущее значение для очистки леса от отпада и опада. Скорость ксилолиза определяет интенсивность биологического круговорота вещества и энергии. Она зависит от условий внешней среды (температуры воздуха, влажности) и состояния древесины (плотность, влажность, воздухосодержание, химический состав, размер). При сравнении крупных растительных остатков разных древесных пород выяснено, что скорее всего разлагается древесина берёзы, медленнее – сосны. У ели скорость ксилолиза меняется в следующем порядке: пни > корни ветровала > валеж > ветровал и бурелом > зависшие стволы > прикрепленные ветви > сухостой > корни в почве. Для осины характерен следующий ряд убывания скорости разложения: стволовая часть > корни ветровала > прикреплённые ветви. У берёзы – стволовая часть > корни ветровала (Шорохова, Гирфанов, 2004).

Основными деструкторами древесины являются базидиальные грибы – целлюлозо- и лигниноразрушающие. Первые (бурая деструктивная гниль) способны разлагать все виды древесины, кроме лигнина. Вторые (белая коррозийная гниль) химически расщепляют все компоненты древесины. В результате деятельности грибов древесина не только разрушается, но и минерализуется. По определениям В.А. Мухина и Н.Т. Степановой (1976), при микозном (грибном) разрушении древесины, в среднем, 3/4 древесины разлагается до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ , 20% расходуется грибами на внутренний метаболизм и создание собственной биомассы. Подстилочные сапротрофы завершают процесс разложения древесины; они разрушают наиболее устойчивые элементы древесины (Мухин, 1981).

Грибы активно участвуют в разложении лесного опада. В этом процессе видна определённая последовательность и стадийность. В.Я. Частухин и М.А. Николаевская (1969) выделили три фазы, Н.А. Черемисинов (1975) говорит о пяти стадиях. Каждой стадии соответствует не только различное состояние опада, но и более или менее постоянный состав микобиоты. Скорость процесса разложения в различных типах леса неодинакова; она зависит от характера растительности, состава и количества подстилки, условий влажности и многих других факторов.

Листья и хвоя, составляющие основную часть опада, по сравнению с древесиной богаче азотом и минеральными элементами. Хвойный



опад значительно беднее листовного основаниями и легкоподвижными органическими соединениями и поэтому разлагается медленнее.

Для наблюдений за грибными сукцессиями очень удобны порубочные остатки на лесосеках (Степанова, 1977). Первоначально здесь поселяются грибы, экологически очень разные. Но уже в первые месяцы максимального развития достигают грибы с высокой энергией роста, способные к быстрому воспроизведению. Вскоре доминантное значение приобретают грибы, вызывающие окраску древесины или разложение по типу умеренной гнили. На ветвях растут кортикальные сапротрофы. Грибы этих групп О.А. Степанова называет деревообитающими в отличие от грибов следующих групп – дереворазрушающих, которые появляются только спустя некоторое время после рубки. Завершают распад древесины шляпочные грибы, после чего ведущее значение приобретают почвенные микроорганизмы. Грибные сукцессии на растительных остатках необратимы.

Многие виды грибов связаны с определенными группами типов лесных биогеоценозов. В.Я. Частухин и М.А. Николаевская (1969) провели детальные наблюдения за процессами разложения в разных типах лесных биогеоценозов: ельниках зеленомошном, чернично-сфагновом, сложном и приручевом, сосняках лишайниковом и сфагновом, дубняках снытевом и крапивном, березняке, снабдив подробные описания детальными таблицами и обстоятельными зарисовками, характеризующими распределение грибов в лесу. Вселение в хвойный лес листовных пород влечет за собой появление связанных с ними грибов, характерных для листовных биогеоценозов. Даже в пределах одного биогеоценоза возможны разные, по выражению авторов, «ситуации», каждая из которых отличается своим набором видов грибов, а следовательно – разным характером процесса разложения. Однако, это не означает отсутствия каких-либо общих закономерностей. Например, в еловых лесах сукцессии грибов при разложении древесины проходят в следующей последовательности:

1. Фаза микроскопических деревокрашивающих грибов, развивающихся за счёт содержимого клеток древесины, но не затрагивающих их стенки; при этом механическая прочность древесины не нарушается.
2. Фаза основных разрушителей древесины, обусловленная деятельностью, преимущественно, трутовых грибов.
3. Фаза гумификации древесины; на этой стадии наибольшее значение имеют различные шляпочные грибы.

В сосновых лесах первая фаза может быть представлена несколькими вариантами.

П.В. Гордиенко (1977) показана связь распространения дереворазрушающего трутовика настоящего с различными условиями в хвойно-широколиственных лесах Сихотэ-Алиня. Этот вид предпочитает леса на крутых склонах речных долин северной ориентации; температуры там понижены, а влажность повышена. Биогеоэкологические функции этого гриба состоят в том, что, поселяясь на валеже и пнях, он подготавливает субстрат для поселения новых организмов, а также способствует быстрому выпадению из состава биогеоценоза малоценных лиственных пород и восстановлению пород коренных.

Высказывается мнение (Бондарцева, Крутов, Лосицкая, 2000), что афиллофороидные грибы можно использовать в качестве индикаторов состояния лесных экосистем. Наибольшее видовое разнообразие их состава характерно для старых естественных лесов, поскольку здесь много отмершей древесины, являющейся для них основным субстратом. Разные виды грибов активно участвуют в разложении древесины на всех стадиях этого процесса.

Е.П. Кузьмичёв (1997) исследовал комплексы дендротрофных грибов в нескольких заповедниках на территории России. Он установил, что основные лесообразующие породы консортивно связаны со значительно большим числом видов этих грибов, чем породы, не занимающие доминирующего положения. В биогеоценозах грибы не только выполняют функции деструкторов, но и сдерживают распространение растений-хозяев, не позволяя им вытеснить из сообществ менее конкурентоспособные породы.

Фитопатогенные грибы могут постоянно паразитировать на растениях, увеличивая свое обилие в тех биогеоценозах, где есть питающие растения. Другие виды этой обширной группы интенсивно размножаются только в отдельные годы (Шкараба, 1977). Их роль в биогеоценозах имеет не только годовую, но и сезонную динамику, заметно увеличиваясь к концу вегетационного периода. Стимулом могут стать эксклюзивные погодные условия (например, жаркое сухое лето). По наблюдениям И.И. Лешковцевой и Н.А. Черемисинова (1979) на подмосковном Серебряноборском стационаре, травяные растения в лесу часто страдают от пероноспорных грибов, являющихся возбудителями ложной мучнистой росы. Будучи эфемерами, эти грибы начинают своё развитие в середине мая и заканчивают его в июне-июле. Особо сильно поражаются сныть, хохлатка Галлера, чистяк, в меньшей степени – лютик ползучий, норичник шишковатый, незабудка лесная. Сильное поражение листьев этими грибами отрицательно влияло на пигментную систему растений, на обменные процессы, на продуктивность. Грибным паразитным заболеваниям подвержены губоцветные; неред-

ко растения полностью или в значительной мере отмирают (Ртищева, Брустовецкая, 1984).

Заболевание может протекать столь интенсивно, что порой оказывается фатальным для биогеоценоза в целом. Примером может служить сообщение Т.А. Прохненко (1977) об эпифитотии цитоспороза в крупнотравных осинниках в заповеднике «Столбы». В течение нескольких лет произошло значительное разрушение древостоя – здоровых деревьев почти не сохранилось. Образующиеся окна зарастают крупнотравием с преобладанием папоротников, что препятствует возобновлению древесных пород. Там, где в покрове преобладали вейники, появляется подрост пихты. По мнению Б.П. Чуракова (2000), действие фитопатогенных грибов является одной из причин усыхания дубовых лесов. Наиболее распространёнными являются дубовый трутовик, ложный дубовый трутовик, возбудитель мучнистой росы. Комлевые и корневые гнили дуба вызывают дубравный трутовик, корневая губка, опёнок и печоночница обыкновенная.

В составе лесного биогеоценоза грибы есть всегда, но значение их может быть очень разным. В.Г. Стороженко (2005) предлагает несколько критериев, позволяющих различать «здоровый» и «больной» лес. В первом случае грибной биотрофный комплекс выполняет не разрушительную, а формирующую функцию в развитии ценоза; такие сообщества он относит к категории «устойчивых». Во втором какой-то один вид биотрофных грибов выходит из-под контроля консортивных связей и превращается в разрушителя сообщества, делая его «больным», с неясной перспективой будущего состояния.

Поражённость древостоев дереворазрушающими грибами может быть очаговая – куртинная (выделяется несколько куртин усыхания деревьев) или диффузная (усохшие деревья распределены по площади относительно равномерно). Обычно считается, что очаговое поражение древостоя – это болезнь, которую можно и нужно лечить, после чего древостой выздоровеет. В.Г. Стороженко (2000б) полагает, что «ни химические, ни хозяйственные, ни биологические методы воздействия на возбудителей в уже поражённых древостоях не оказывают скольконибудь положительного воздействия» (с. 233). И далее; «грибы, вызывающие очаговое поражение, являются частью комплекса дереворазрушающих биотрофных грибов, *предназначенных* (выделено мною – Л.Р.) для разрушения неустойчивого биогеоценоза, не отвечающего условиям естественного развития древостоев в конкретном экотопе. В соответствии со стратегическими задачами растительных сообществ такой биогеоценоз должен пройти этапы перестройки структур, включающие разрушение неадекватного экотопу древостоя и дальнейшее

трансформирование его в более устойчивый. В качестве инструментов разрушения выступают и агрессивные виды грибов-биотрофов. Естественно, что борьба с ними на этом этапе бессмысленна» (с. 233–234). Этот вывод позволяет отказаться от неоправданного расходования сил и средств на «лечение» безнадежно больных древостоев и в большей мере сосредоточиться на профилактике заболеваний.

Разнообразие макромицетов в значительной степени определяется составом древостоев, их обилие и масса зависят во многом от условий местообитания. Усложнение состава древостоев влечёт увеличение разнообразия микобиоты. В пределах биогеоценоза состав и обилие макромицетов связаны с парцеллярной структурой. Эту зависимость показала Л.Г. Бурова (1968) на примере ельника с липой зеленчуково-волосистоосокового. Особенно четкими были различия между группами парцелл – лиственными, еловыми и «оконными»; они проявляются в составе макромицетов, их фенологическом состоянии, биомассе. Значение лесобразующих пород для условий развития грибов особенно чётко прослеживается при сопоставлении культур разного состава.

Помимо ксилотрофов в разложении мертвой органики участвуют грибы других трофических групп. Карботрофы поселяются на гнях вслед за аскомицетами; субстратом для них являются обуглившиеся остатки древесины, содержащие чистый углерод. Копротрофы разлагают экскременты животных. Субстратом для микотрофов служат мумифицированные плодовые тела агариковых грибов. Бриотрофы разлагают отмершие части мхов.

Но консортами грибов являются не только растения. У ряда млекопитающих и птиц шляпочные грибы входят в рацион питания. Животные могут быть переносчиками грибных спор. С.А. Зайцев и И.П. Бабьева (1977) показали связь жуков-короедов с дрожжеподобными грибами и дрожжами.

Есть многочисленная (около тысячи видов) группа насекомых-мицетобионтов (мицетофилов), которые обитают и развиваются в грибах, разрушая при этом их плодовые тела (карпофоры). Около 30 видов выявлено в мухоморе красном, несмотря на содержащиеся в нем токсические алкалоиды. Примерно для такого же числа видов местом обитания являются карпофоры строчка. По характеру питания насекомые делятся на несколько групп (Кривошеина, Зайцев, Яковлев, 1986):

1. Карпофорофаги – питаются живыми тканями плодового тела до начала его разложения; повреждение спороносных тканей уменьшает количество созревших спор.

2. Всеядные мицетофаги – способны питаться плодовыми телами различного возраста и состояния. а также непосредственно грибницей (мицелием).

3. Сапромицетофаги – питаются как живыми, так и мёртвыми тканями разлагающихся плодовых тел.

4. Сапрофаги – развиваются в плодовых телах на заключительных стадиях их разложения.

5. Зоофаги – питаются личинками мицетофагов, а некоторые виды – и субстратом (грибными тканями); следовательно, консортивно они тоже связаны с грибами.

Среди мицетобионтов существуют как моно-, так и полифагия (отсутствие приуроченности к каким-либо систематическим группам грибов). Многочисленны олигофаги – они предпочитают заселять грибы какого-либо одного порядка.

Насекомые-мицетобионты являются первичным звеном в разложении плодовых тел грибов, но они же способствуют распространению грибных спор. Яркая окраска шляпок, групповое расположение, иногда – специфический запах карпофоров имеют целью привлечение насекомых, потому что перенос спор воздушными потоками в приповерхностном слое в лесном биогеоценозе практически невозможен (Кривошеина, Зайцев, Яковлев, 1986). Это еще один пример взаимосвязанности природных явлений, возникшей в ходе длительной эволюции биосферы.

Есть и другая форма связи – энтомофильные (энтопатогенные) грибы, паразитирующие на насекомых (Евлахова, 1974). Конкретный пример – энтомофильные грибы, обитающие в верхнем слое почвы вместе с личинками и куколками слепней, постоянно контактируют с ними, вызывая микозы (Беспятова, 1996).

Л.Г. Бурова (1968, 1974, 1986) обратила внимание на большую зависимость состава и массы грибов-макромицетов от различных факторов среды: эдафических, климатических, биотических и притом – от их конкретного сочетания в течение вегетационного периода. Она выделила пять стадий в развитии макромицетов: поздневесеннюю (май-начало июня), раннелетнюю (июнь), летнюю (июль, август), раннеосеннюю (сентябрь – начало октября) и позднеосеннюю (октябрь – начало ноября). В подмосковном березняке волосистоосоковом за период двухлетних наблюдений было обнаружено 47 видов макромицетов (Бурова, Трапидо, 1975). В июне было найдено всего 8 видов. В июле к ним прибавились ещё 3 вида, два из которых были микоризообразователи и один – ксилотроф. Значительно богаче и разнообразнее пере-

чень макромицетов стал в августе; в нём представлены все трофические группы. В большом количестве на опаде и в подстилке появляются сапротрофы, их обилие достигает максимума в середине августа. В сентябре начинается убыстряющийся спад массы макромицетов. Л.Г. Переведенцева (1977) на примере лесных биогеоценозов Прикамья (лишайниковом, чернично-сфагновом и сфагновом) показала связь количества и биомассы плодовых тел напочвенных макромицетов с колебаниями температуры и влажности. Э.Л. Нездоймино (1968) в числе факторов, влияющих на распределение грибов-макромицетов в разных растительных сообществах, называет породный состав древостоев (он особенно важен для микоризообразующих грибов), характер субстрата, влажность и химические свойства почвы, освещённость, температурные условия, густоту живого напочвенного покрова.

Микобиота лесных биогеоценозов меняется во времени, причём сукцессионные процессы настолько разнообразны и сложны, что пока их не удастся систематизировать, хотя попытки к этому предпринимались. Например, В.И. Шубин (2000) выделил наиболее распространённые типы сукцессий макромицетов-симбиотрофов в таёжных лесах Европейской части России. Природные сукцессии связаны с возрастной динамикой ценозов и усложнением их породного состава. Из 250 видов макромицетов, выявленных в этих лесах, около 60% моновалентны (являются симбионтами только одной древесной породы); остальные поливалентны (симбиотически связаны с несколькими породами). Оптимальные условия для плодоношения моновалентных видов создаются в ценозах с однопородным составом. Формирование второго яруса и усложнение состава сопровождается появлением поливалентных видов. Сукцессии макромицетов в смешанных насаждениях связаны с положением основной лесообразующей породы, а также с колебаниями содержания в корнеобитаемом слое доступного азота. Антропогенные сукцессии обусловлены различными типами рубок, внесением удобрений, гидромелиорацией, токсическим загрязнением почвы и воздуха, пожарами, рекреацией; во всех случаях значение имеют не только сила действующего фактора, но и специфика типа леса.

Неоднократно параллельно проводившиеся исследования микобиоты в биогеоценозах разных типов неизменно фиксировали различия в составе и структуре грибного населения. Они были показаны И.А. Петренко (1977) в Якутии при обследовании сосняка толокнянкового и лиственничника лимнасово-брусничного; наибольшие количественные и качественные различия были отмечены в группе подстилочных сапротрофов. По мнению Л.Г. Буровой (1986), наибольшее видовое разнообразие и максимальная сложность группировок макромицетов

наблюдается в хвойно-широколиственных лесах; к северу и югу от этой подзоны ограничивающим фактором становится лимит тепла и влаги.

На формирование группировок напочвенных сапротрофов оказывают влияние многие факторы, в том числе состав и структура древостоя. В.А. Спиринов (2002), изучавший макромицеты в дубравах Нижегородской области, установил, что на дубе обитает 40 видов, на лещине – 7, на осине, липе и берёзе – по 4, на клёне – 2, на вязе, ясеневе и иве козьей – по одному. Нижние ярусы растительности меняют параметры микрофитоклимата. По наблюдениям Л.Г. Буровой (1986), жизнеспособность мицелия ряда подстилочных сапротрофов в волосистоосоковой парцелле ниже, чем в других парцеллах елового леса. Это происходит вследствие локальной ксерофитизации гидротермического режима в группах осоки волосистой.

Специфический неблагоприятный микрофитоклимат создается под пологом щитовника мужского. Напротив, в зарослях хвоща лесного возникает парниковый эффект со стабильно повышенной влажностью субстрата при отсутствии резких колебаний температур.

Сплошной моховой покров создает оптимальные гидротермические условия для развития и плодоношения подстилочных сапротрофов. Лишайники, напротив, способствуют ксерофитизации местообитаний; в лишайниковых парцеллах запасы подстилки минимальны. На почвенные микромицеты отрицательное влияние оказывают метаболиты лишайников, в первую очередь, лишайниковые кислоты (Толпышева, 1979а, 1979б, 1984, 1985; и др.).

Ещё одним фактором формирования группировок напочвенных сапротрофов являются подстилочные животные. Грибами питаются нематоды, муравьи, клещи, дождевые черви, моллюски. В то же время существует группа хищных грибов, питающихся нематодами (Чернова, Бурова и др., 1978; Бурова 1986).

Свыше 250 видов грибов на территории России съедобны, и, следовательно, являются ценным пищевым ресурсом (Егошина, Скопин, 2005). Реакция макромицетов лесных биогеоценозов на посещение населением особенно заметна в пределах пригородных территорий. Л.Г. Бурова и И.Л. Трапидо (1975) наблюдали это влияние в Подмоскovie в березняке волосистоосоковом. По сравнению с контрольным участком резко увеличилось участие грибов из группы микоризообразователей и уменьшилась доля подстилочных сапротрофов. Появились ранее отсутствовавшие грибы-копротрофы, связанные с рудеральными местообитаниями. Основное количество плодовых тел симбиотрофов приурочено к местам средней нарушенности. Выбитые участки практически лишены

грибов (исключением является *Cantharellus cibarius*, поселяющийся даже в местах с сильно уплотненной почвой). Изучая влияние рекреации на развитие макромицетов в березняке разнотравном, О.О. Предтеченская (2004) также выявила существенные изменения состава и структуры лесных микоценозов; большое значение имеет интенсивность рекреации. Уплотнение почвы ухудшает плодоношение макромицетов, но при умеренных нагрузках травмирование мицелия его усиливает. То, что вытаптывание влияет и на состав, и на урожай грибов, экспериментально доказано (Шубин, Предтеченская, 1996, 1997).

По наблюдениям Б.П. Чуракова (2000) рекреационные нагрузки заметно увеличивают заражённость дуба дубовым и ложным дубовым трутовиками; в разных типах дубовых лесов она закономерно и достоверно усиливалась соответственно стадиям рекреационной нарушенности. Автор объясняет это явление снижением жизнеспособности дуба.

Антропогенная трансформация лесных биогеоценозов снижает биологическое разнообразие грибов, что имеет следствием снижение адаптивного потенциала микобиоты. Прежде всего, исчезают виды заключительных стадий гетеротрофных сукцессий (Мухин и др., 2000). С другой стороны, расширяется ареал тех видов грибов, для которых деятельность человека благоприятна. Часть таких видов связана с естественной микобиотой окружающих ненарушенных территорий (Мухин, 1991). Другая часть появляется исключительно на рудеральных местообитаниях; в составе аборигенной микобиоты их нет.

Мониторинг микобиоты позволяет обнаружить и объяснить тенденции в её динамике. Примеры организации такого мониторинга уже есть. Л.Г. Переведенцева (2000) наблюдала изменения в соотношении видового состава, эколого-трофических групп, доминирующих видов у агарикоидных базидиомицетов в нескольких типах лесных биогеоценозов в Центральном Прикамье. Оценки были даны с двадцатилетним интервалом. За период наблюдений состав древостоев изучаемых объектов не изменился, отчасти несколько иным стало проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса. В ельнике кисличнике число видов грибов осталось прежним, в других биогеоценозах оно уменьшилось: в сосняке чернично-сфагновом – на 30 видов, в березняке разнотравном – на 19, в сосняке брусничном и ельнике приручьевом – на 15, в липняке – на 9. Напротив, в сосняке лишайниковом, где повысилась влажность и появились зелёные мхи, оно увеличилось. Наиболее устойчивым было состояние микобиоты в сосняке сфагновом. Почти во всех типах, особенно в липняке, стало больше ксилофилов. В наименьшей степени изменилась количественно группа подстилочных



сапротрофов; мало менялся и их видовой состав. По сравнению с микобиотой в целом очень лабильны виды-доминанты; их смена сопровождается существенной трансформацией всего видового состава этой группы грибов.

В течение многих лет осуществляется фитопатологический мониторинг лесостепных дубрав на примере лесов Теллермановского заповедного лесного массива (Селочник, 1994).

По мере усиления антропогенного влияния, особенно техногенных нагрузок, содержание тяжёлых металлов в плодовых телах грибов увеличивается. Установлена также тенденция повышения содержания тяжёлых металлов по мере повышения трофического уровня грибов. В связи с этим виды микобиоты могут служить индикаторами загрязнения лесных биогеоценозов тяжёлыми металлами, но для этого надо знать содержание этих металлов в субстратах, на которых растут грибы (Чураков и др., 2004). А.В. Поддубный и др. (1998) исследовали содержание тяжёлых металлов в макромицетах нескольких видов в парках Владивостока; большинство видов усиленно накапливают кадмий и могут служить индикаторами его содержания. По мнению В.И. Шубина (2000), загрязнение поллютантами может влиять на макромиценты-симбиотрофы через ослабление фотосинтеза древесных растений и изменение почвенных условий; из распространенных поллютантов наибольшее влияние оказывает  $\text{NH}_3$ , изменяя соотношение аммонийного и нитратного азота в пользу последнего.

Лесные пожары влияют на микобиоту, непосредственно уничтожая мицелий грибов, а также через изменение строения древостоев, почвенного покрова и свойств почвы. Степень пирогенного воздействия зависит не только от интенсивности пожара, но и от специфики типа леса. Местами огнем уничтожается подстилка, обнажаются корни деревьев, что находит свое отражение в составе микобиоты. Вместе с тем, относительно бедные почвы (например, в сосняках брусничниках и черничниках) после пожара обогащаются азотом и некоторыми другими элементами питания, что на несколько лет стимулирует плодоношение ряда грибов (Шубин, 2000).

## Литература

- Багаев Е.С. Устойчивость осинников разной генерации к ядровой гнили //Лесоведение. 1989. № 3. С. 23-30.
- Беспятова Л.А. Микобиота слепней (Diptera : Tabanidae) разных биотопов Карелии //Микология и фитопатология. 1996. Т. 30. Вып. 5-6. С. 1-6.
- Бондарцева М.А. Принципы выделения жизненных форм у грибов // Экология. 1972. № 5. С. 52-57.

- Бондарцева М.А. Эколого-биологические закономерности функционирования ксилотрофных базидиомицетов в лесных экосистемах. – Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск: 2000. С. 9-25.
- Бондарцева М.А., Крутов В.И., Лосицкая В.М. Афиллофороидные грибы особо охраняемых природных территорий Республики Карелия. – Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск: 2000. С.42-75.
- Бурова Л.Г. Макромицеты парцелл елово-широколиственных лесов Подмосковья (на примере липо-ельника зеленчуково-волосистоосокового // Микология и фитопатология. 1968. Т. 2. вып. 5. С. 357-367.
- Бурова Л.Г. Экологические особенности макромицетов в елово-широколиственных лесах Подмосковья. 1. Влияние древостоя на развитие и распределение макромицетов // Микология и фитопатология. 1974. Т. 8. Вып. 5. С. 402-405.
- Бурова Л.Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука. 1986. 223 с.
- Бурова Л.Г., Бабьева И.П. Исследования ассоциации дрожжей с жуками-короедами (Iridae). – Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах». Л.: 1977. С. 56-57.
- Бурова Л.Г., Демьянова Г.В. Экология дереворазрушающих грибов в культурах сосны и ели. – Комплексные биогеоценологические исследования в лесах Подмосковья. М.: Наука. 1982. С.144-156.
- Бурова Л.Г., Трапидо И.Л. Микологические особенности березняка волосистоосокового в связи с длительным рекреационным воздействием // Лесоведение. 1975. № 1. С. 49-55.
- Василяускас Р., Стенлид Я. Биология и структуры популяций грибов раневого комплекса в древостоях ели европейской (*Picea abies* L, Karst.), Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск: Карельский НЦ РАН 2000. С. 76-133.
- Гарибова Л.В. Биология ксилотрофных базидиомицетов: структуры и функции. – Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. 2000. С. 134-155.
- Евлахова А.А. Энтомопатогенные грибы. Л.: 1974. 260 с.
- Егошина Т.Л., Скопин А.Е. Ресурсы съедобных грибов в России. – Проблемы лесной фитопатологии и микологии. М.-Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. 2005. С. 104-111.
- Исаева Л.Г. Роль микоризы в функционировании северо-таежных лесов. Проблемы лесной фитопатологии и микологии. М.-Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. 2005. С. 167-173.
- Каламэс К.А. Положение грибных группировок в структуре экосистем. – Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах». Л.: Наука. 1977. С.6-7.
- Каламэс К.А. Влияние деятельности человека на состав грибного покрова в экосистемах. – Человек, растительность и почва. Тарту: 1983. С. 48-61.
- Кривошеина Н.П., Зайцев А.И., Яковлев Е.Б. Насекомые – разрушители грибов в лесах Европейской части СССР. М.: Наука. 1986. 309 с.
- Крутов В.И. Фитогенные микро- и макромицеты – консорты древесных пород в Республике Карелия. – Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск: 2004. С. 114-129.
- Кузнецова И.С. Влияние мучнистой росы на содержание хлорофилла и отражательную способность листьев дуба черешчатого //Лесоведение. 1988. № 5. С.63-67.

- Кузьмичёв Е.П. Структура комплексов дендротрофных грибов в естественных и антропогенных лесных экосистемах // Лесоведение. 1997. № 2. С. 50-59.
- Кутафьева Н.П. Синузия микоризных грибов в сосняке рододендрово-брусничном Среднего Приангарья. – Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах». Л.: Наука. 1977. С.72-74.
- Лешковцева И.И., Черемисинов Н.А. Пероноспоровые грибы сложных боров Подмосковья и их влияние на лесные растения. – Микология и фитопатология. 1979. Т. 13. Вып. 3. С. 180-194.
- Мухин В.А. Синантропизация микобиоты как основной процесс эволюционных преобразований. – Проблемы фитопатологического мониторинга в таёжных лесах европейской части СССР. Петрозаводск: 1991. С. 44-45.
- Мухин В.А., Весёлкин Д.В., Брындина Е.В., Храмова О.А., Ушакова Н.В. Основные закономерности современного этапа эволюции микобиоты лесных экосистем. – Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск: 2000. С. 26-39.
- Негруцкий С.Ф. Корневая губка. М.: Изд-во «Лесная промышленность». 1973. 200 с.
- Нездоймино Э.Л. Влияние экологических факторов на распределение грибов-макромицетов по растительным сообществам северо-восточного побережья Байкала // Микология и фитопатология. 1968. Т.2. Вып. 4. С. 284-290.
- Переведенцева Л.Г. Напочвенные макромицеты в лесных биогеоценозах Прикамья. – Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах». Л.: Наука. 1977. С. 96-98.
- Переведенцева Л.Г. Некоторые аспекты мониторинга агарикоидных базидиомицетов в лесных ценозах Центрального Прикамья. – Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск: 2000. С. 156-180.
- Петренко И.А. Грибы лиственных и сосновых лесов Центральной Якутии. – Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах». Л.: Наука. 1977. С. 98-99.
- Поддубный А.В., Христофорова Н.К., Ковековдова Л.Т. Макромицеты как индикаторы загрязнения среды тяжёлыми металлами // Микология и фитопатология. 1998. Т. 32. Вып. 6. С. 47-51.
- Предтеченская О.О. Характер изменения обилия почвенного мицелия грибов при различных видах антропогенного воздействия. – Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск: 2004. С.162-176.
- Прохненко Т.А. Эпифитотия цитоспороза и его влияние на состояние крупнотравных осинников заповедника «Столбы». – Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах». Л.: Наука. 1977. С. 103-105.
- Работнов Т.А. О некоторых терминах, употребляемых в микологии // Микология и фитопатология. 1985. Т. 19. Вып. 6. С. 519-520.
- Ртищева А.И., Брустовецкая Т.П. Микромицеты на губоцветных и их фитоценотическая роль в заповедных урочищах Липецкой области // Микология и фитопатология. 1984. Т. 18. Вып. 4. С. 280-284.
- Селиванов И.А. Проблемы изучения микоризных грибов. – Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах. Л.: Наука. 1977. С. 15-18.

- Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. – М.: 1981. 231 с.
- Селочник Н.Н. Фитопатологический мониторинг лесных дубравных биогеоценозов лесостепи. – Проблемы лесной фитопатологии и микробиологии. М.: 1994. С. 73-75.
- Селочник Н.Н. Трахеомикоз дуба // Микология и фитопатология. 1998. Т. 32. Вып. 4. С.63-73.
- Селочник Н.Н. Трахеомикоз в дубовых лесах Русской равнины. – Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск: 2000. С. 207-223.
- Селочник Н.Н., Ильющенко А.Ф., Кондрашова Н.К. Мучнистая роса дуба и распределение её в пологе насаждения // Лесоведение. 1994. № 4. С. 61-70.
- Селочник Н.Н., Кондрашова Н.К. Роль болезней в ослаблении и усыхании дубрав. – Состояние дубрав лесостепи. М.: Наука. 1980. С. 137-188.
- Семенова Л.А. Морфология микориз сосны обыкновенной в спелых лесах. – Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск: 1980а. С. 103-132.
- Семенова Л.А. Особенности экологии микориз сосны обыкновенной в зависимости от эдафических условий и географической широты. Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск: 1980б С. 133-147.
- Сержанина Г.И., Гапиенко О.С. К вопросу о развитии грибного покрова в лесных ценозах Белоруссии. – Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах». Л.: Наука. 1977. С. 107-109.
- Сидорова И.И., Лернер Л.Е. Роль биологически активных веществ микофильных грибов в их взаимодействии с грибами-хозяевами и другими организмами в биоценозах. – Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах». Л.: Наука. 1977. С. 109-111.
- Симонян С.А., Барсисян А.М. К познанию фитоценотической роли микромитозов в различных типах растительности Армении // Микология и фитопатология. 1974. Т. 8. Вып. 4. С. 315-322.
- Спирин В.А. Афиллофороидные макромицеты дубрав Нижегородской области // Микология и фитопатология. 2002. Т. 36. Вып. 2. С. 43-52.
- Стадницкий Г.В., Наумов Ф.В., Гребенщикова В.П. Поражение шишек ели обыкновенной вредными насекомыми и ржавчинными грибами // Лесоведение. 1972. № 3. С. 85-89.
- Стороженко В.Г. Пораженность гнилями коренных древостоев ели резервата «Кологривский лес» // Лесоведение. 1989. № 3. С. 37-45.
- Стороженко В.Г. Структура и пораженность дереворазрушающими грибами разновозрастных ельников северной тайги // Лесоведение. 1998. № 1. С.42-49.
- Стороженко В.Г. Структура грибных дереворазрушающих биотрофных сообществ лесных экосистем. – Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск: 2000а. С. 224-251.
- Стороженко В.Г. Стратегии и функции грибных сообществ лесных экосистем. – Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск: 2000б. С. 37-41.
- Стороженко В.Г. Понятия «больного» и «здорового» лесного сообщества. – Проблемы лесной фитопатологии и микологии. М.-Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. 2005. С.311-217.

- Стороженко В.Г. Микоценоз и микоценология. Теория и эксперимент. Тула: Гриф и К. 2012. 192 с.
- Стороженко В.Г., Бондарцева М.А., Соловьев В.А., Крутов В.И. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: 1992. 221 с.
- Таслахчян М.Г., Нанаголян С.Г. Современные представления о структуре микоценозов // Микология и фитопатология. 1996. Т.30. Вып. 4. С. 69-74.
- Толпышева Т.Ю. Влияние лишайников на численность почвенных микроскопических грибов лишайниковых сосняков // Ботан. журн. 1979а. Т. 64. № 9. С. 1341-1344.
- Толпышева Т.Ю. Влияние лишайников на заселение почвы микроскопическими грибами // Микология и фитопатология. 1979б. Т. 13. Вып. 3. С. 194-199.
- Толпышева Т.Ю. Влияние экстрактов из лишайников на грибы // Микология и фитопатология. 1984. Т.18. вып. 4. С. 287- 293. 1984. Т. 18. Вып. 5. С. 384-388. 1985. Т. 19. Вып. 6. С. 482-489.
- Томилин Б.А. Проблемы изучения грибов как компонентов биогеоценозов. – Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах». Л.: Наука. 1977. С. 3-5.
- Федоров Н.И., Яромлович В.А. Смоляной рак сосны обыкновенной в лесах Беларуси. – Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск: 2004. С. 239-254.
- Фомина Е.А. Эктомикоризные грибы Нижнесвирского заповедника // Микология и фитопатология. 1998. Т. 32. Вып. 6. С.16-23.
- Частухин В.Я., Николаевская М.А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л.: Наука. 1969. 325 с.
- Черемисинов Н.А. Микоценоз – компонент лесного биогеоценоза // Микология и фитопатология. 1973. Т. 7.. Вып. 1. С. 34-38.
- Черемисинов Н.А. Стадии грибного разложения лесной подстилки // Микология и фитопатология. 1975. Т. 9. Вып. 5. С. 386-391.
- Чернова Н.М., Бурова Л.Г., Запротова К.М. и др. Сукцессии в лесной подстилке. – Фауна и экология беспозвоночных животных. М.: 1978. С. 3-4.
- Чураков Б.П. Фитопатогенные грибы дубовых лесов. – Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск: 2000. С. 292-316.
- Чураков Б.П., Зырянова У.П., Пантелеев С.В. Аккумуляция тяжёлых металлов представителями микобиоты в лесных экосистемах. – Грибные сообщества в лесных экосистемах. М.-Петрозаводск: 2004. С. 287-305.
- Шевченко С.В. Лесная фитопатология. Львов: Вища школа. 1978. 320 с.
- Шкараба Е.М. Участие и роль патогенных микромицетов в консорциях высших растений в лесах Предуралья.– Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах». Л.: Наука. 1977. С.126-128.
- Шорохова Е.В., Гирфанов М.И. Ксилолиз крупных древесных остатков в коренных среднетаёжных ельниках. – Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск: 2004. С. 255-271.
- Шубин В.И. Микотрофность древесных пород, её значение при разведении леса в таёжной зоне. Л.: 1973. 263 с.
- Шубин В.И. Микоризные грибы Северо-Запада европейской части СССР. Петрозаводск: 1988. 176 с.

- Шубин В.И. Макромицеты лесных фитоценозов таёжной зоны и их использование. Л.: 1990. 195 с.
- Шубин В.И. Экологические ниши и сукцессии макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах таёжной зоны // Микология и фитопатология. 1998. Т. 32. Вып. 6. С. 32-37. 2000. Т. 34. Вып. 4. С. 17-24.
- Шубин В.И. Сукцессии макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах таёжной зоны. – Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск: 2000. С. 181-206.
- Шубин В.И. Особенности организации макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах. – Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск: 2004. С. 272-286.
- Шубин В.И., Предтеченская О.О. Влияние вытаптывания на плодоношение макромицетов в березняках разнотравных // Микология и фитопатология. 1996. Т. 30. Вып. 5-6. С. 45-50. 1997. Т. 31. Вып. 3. С.54-60.

## Глава 4. ЖИВОТНЫЙ МИР ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

В лесных биогеоценозах разных типов роль животных неодинакова, но в любом случае она очевидна и заслуживает внимательного и разностороннего изучения. В вступлении к сборнику материалов конференции «Роль животных в функционировании экосистем» (Злотин, Исаков, Ходашова, 1975) основными видами средообразующей деятельности животного населения названы:

1. Участие в продукционных и деструкционных процессах биологического круговорота.
2. Участие в процессах почвообразования.
3. Трансформация органического вещества и энергии по трофическим уровням экосистем.

В «Программе и методике биогеоценологических исследований» (1966) биогеоценологическое изучение животного мира рассматривается в двух разных главах – животные позвоночные (Динесман) и беспозвоночные (Гиляров, Перель). Основные направления исследований – структура зооценозов, трансформация животными вещества и энергии по трофическим уровням, влияние животных на другие компоненты биогеоценоза и их участие в биогеоценологическом процессе. Структура понимается как совокупность экобиоморф, различающихся по характеру питания, по способу добывания корма, особенностям движения, строению убежищ, приспособлению к переживанию неблагоприятных сезонов года. Для характеристики биогеоценологической работы видов экобиоморф, относящихся к тому или иному трофическому уровню, предлагается определить биомассу, энергию и химический состав потребляемого корма, валовой запас, прирост и химический состав потребителя и их энергию, массу, энергию и химический состав экскрементов и трупов животных, объём и энергетiku газообмена. Относительно изучения беспозвоночных обращается внимание на важность определения их значения в распределении энергии в биогеоценозе, а также направления и степени воздействия на другие компоненты биогеоценоза.

В отличие от зеленых растений-автотрофов все животные являются гетеротрофами. По способу питания они делятся на три основные группы:

1. Фитофаги, питающиеся растениями. В рацион питания фитофагов входят не только сосудистые растения (деревья, кустарники, травы), но и лишайники, и мохообразные, особенно, в северных районах, где лес изреживается. Для многих видов мхи являются дополнительным кормовым ресурсом; например, в питании северных оленей доля мхов может достигать половины кормовой массы, мхи находили в желудках мамонтов. Мхами питаются лемминги и полевки, рябчики, тетерева, глухари и куропатки (Тишков, 1975).

2. Хищники и паразиты, живущие за счет фитофагов,

3. Хищники и паразиты, живущие за счет организмов второй группы.

Величины каждого последующего уровня меньше предыдущего; это так называемая «трофическая пирамида», в которой виды связаны друг с другом сложными взаимоотношениями.

Предполагается, что каждому типу леса свойственна определенная фауна. В хорошо известной схеме взаимодействий компонентов биогеоценоза одним из них является зооценоз. Но, как заметил Т.А. Работнов (1985), «зоологи давно отказались от выделения зооценозов» (с. 520). В отличие от фитоценоза и эдафотопы животный мир в любой точке леса находится в постоянном движении – составляющие его особи ходят, бегают, прыгают, ползают, летают, не соблюдая каких-либо чётких границ. Это свойственно огромному числу видов животных – млекопитающих, птиц, пресмыкающихся, земноводных. Не ведут «оседлый» образ жизни многие виды насекомых и даже почвенных беспозвоночных. В.Н. Беклемишев (1931) предложил использовать термин «верность» для обозначения связи вида животного с определенными типами биоценозов. Во многом эта зависимость определяется характером питания. Н.Ф. Реймерс (1990, с. 193) зооценозом называл «совокупность взаимосвязанных видов животных, сложившуюся на каком-то пространстве». Надо полагать, что речь должна идти о «пространстве биогеоценоза».

П.М. Рафес и др. (1964) делят животных по их подвижности на три большие группы:

1. Радиус жизнедеятельности не выходит за пределы данного биогеоценоза;

2. Данный биогеоценоз является основной территорией жизнедеятельности вида, и его граница нарушается лишь изредка;

3. Радиус жизнедеятельности распространяется на несколько биогеоценозов.

К первой группе, по мнению авторов, относятся в основном беспозвоночные, к третьей – позвоночные. Конечно, такое деление является слишком «общим». Степень связи видов животных с разными типами биогеоценозов различна, очень неодинакова их роль. Значение



вида для того или иного типа биогеоценозов определяется не только его присутствием, но и плотностью ценопопуляции, и поведением. В одном типе биогеоценозов она может быть ничтожной, в другом - значительной.

Между различными видами растений и животных эволюционно сложились разнообразные консортивные связи. Речь идёт не только о растениях как кормовом ресурсе. Например, многие виды животных являются активными распространителями плодов и семян; это явление получило название «зоохории». При этом различают «синзоохорию» – физическое растаскивание семян и эндозоохорию – распространение проглоченных плодов и семян с их биохимической обработкой в процессе пищеварения. Такая обработка необходима при наличии плотной оболочки, без этого прорастания не происходит.

Конечно, животный мир биогеоценоза не является случайной совокупностью многих видов. «Каждому типу леса свойственны специфические возможности для размещения животных, определяемые ярусностью, формами крон, характеристикой подлеска и травяного покрова, а также характером почвы, что, в свою очередь, создает многообразные микроклиматические особенности. Все эти условия среды обеспечивают экологические ниши животных – обитателей леса – и определяют ёмкость для них данного типа леса. Так формируется животный мир последнего в пространственном отношении» (Рафес и др., 1964. с. 222).

Подавляющее число работ, опубликованных за прошедшее время, в основном, касается поведения животных разных видов, связей, которые существуют между ними и другими компонентами лесных биогеоценозов, биогеоценотической роли отдельных видов, их реакции на внешнее воздействие, в первую очередь, антропогенное.

Возможно, что со временем каждый вид будет иметь своего рода «паспорт», в котором будут указаны не только его систематический статус, но и эколого-биологические особенности, и многочисленные и разнообразные консортивные связи. Эти паспорта составят базу данных, постоянно пополняемую новой информацией. В комплексном изучении и познании взаимоотношений между животными разных таксономических и эколого-трофических групп и их связи со средой обитания и остальной частью биоты и состоит одна из задач биогеоценологии.

### **Млекопитающие**

Участие млекопитающих в жизни лесных биогеоценозов очень многообразно, причём в разные годы и в различные сезоны оно существенно меняется. К числу видов, способных оказывать особенно силь-

ное влияние на лесные биогеоценозы, принадлежит *лось*. Это типичный дендрофаг; в осенне-зимний период он питается исключительно древесно-веточными кормами и корой. Если говорить о роли лосей в обменных процессах, в круговороте веществ и энергии, то она, конечно, невелика. По наблюдениям Л.Г. Динесмана и В.И. Шмальгаузена (1974) в сосняках опытного Серебряноборского лесничества, даже в случае активной жизнедеятельности лосей количество вещества, вовлеченного в круговорот, измерялось десятками килограммов на га, в то время как поступающий опад составлял тонны. Главное – в другом. Лоси повреждают взрослые деревья, обгрызая кору; полосами сдирая кору с молодых деревьев, они обрекают их на скорую гибель. Пояс погрызов находится в пределах 0,8–3,5 м над поверхностью почвы. Зимой лоси питаются исключительно веточными кормами и при высокой численности способны уничтожить значительную часть подроста и подлеска (Янушко, Дунин, 1975). А.А. Козловский (1964) показал, что в балансе зимних кормов в центральных районах Европейской части России сосна составляет 50,8%, ивы – 25,3%, осина – 18,7%, берёза – 1,5% и т.д. Особенно большой урон лоси наносят молоднякам сосны и дуба искусственного происхождения, а также молодым осинникам (Динесман, 1959).

В еловых лесах Ярославской области (Смирнов, 1981; Смирнов, Серяков, 2005) поврежденными оказались 20% елей; в основном, это были деревья II–IV классов возраста диаметром 6–30 см, хорошего состояния. Повреждённые деревья массово (более 80%) заражаются стволовыми гнилями, приводящими к снижению механической прочности древесины; они становятся ветроломными. Исчезают дучшие деревья; в случае серьезной деградации еловых древостоев ельнички могут замениться лиственными лесами. В большой степени ель повреждалась там, где был сохранён её тонкомер. Опыт с огораживанием участка 80-летнего ельничка продемонстрировал влияние лося на формирование подроста и подлеска (Смирнов, 1998, 2001). Увеличились обилие и фитомасса рябины, черемухи и жимолости, появилась осина. Прирост стал более значительным.

По наблюдениям Р.М. Балейшиса и В.И. Падайги (1975) в сосновых лесах Литвы доля сосны в общем балансе зимних поедов составляет более 60%. Далее следуют ивы (8–14%), берёза (7–9%), осина (5–11%), ольха чёрная (до 5%), рябина (2–3%). В смешанных елово-лиственных лесах порядок становится иным: ивы (27%), осина (25%), сосна (19%), берёза (12%), рябина (4%); в лиственных лесах – осина (30,5%), ивы (23%), сосна (14,5%), берёза (6%), ясень (6%), крушина (5,5%), дуб (4,5%), рябина (3,5%). Повреждено лосями в сосновых лесах 78% осин

ны, 70,5% рябины, 30% ивы, 12% крушины, 7% сосны, 5,5% березы, 5% можжевельника. В сосновых лесах с примесью лиственных пород оказалась полностью повреждена рябина, 86% осины, около 60% ивы, 32% можжевельника, 24% берёзы, 22% крушины. В елово-лиственных лесах по-прежнему наиболее «популярна» осина (76%); далее следуют ивы (62%), рябина (60%), сосна (53%), крушина (31%). В лиственных лесах на первом месте стоит дуб (85%); далее – сосна, если она есть (78%), рябина (68,5%), ивы (53%), осина (49%), крушина (33%), берёза (20,5%). Эти цифры дают выразительную картину зимнего питания лося и, соответственно, его воздействия на лесные биогеоценозы разных типов.

В северной и средней тайге с начала октября до конца мая лоси питаются исключительно деревьями и кустарниками (осиной, ивой, сосной, рябиной, берёзой). Повреждения часто приводят к последующей гибели растений, особенно, если обкусаны или сломаны верхушечные побеги. В 1977–1978 гг. в Ярославской области было зафиксировано массовое повреждение коры елей лосями. Повторное обследование, проведенное спустя несколько лет, установило отпад части деревьев. В образовавшихся окнах увеличилась сомкнутость и фитомасса подлеска, подроста и живого напочвенного покрова, изменились физические и химические параметры среды. Упавшие и разлагающиеся стволы отмерших деревьев частично стали субстратом для появления нового поколения древостоя. Таким образом, повреждение лосями части деревьев привело к трансформации биогеоценоза (Смирнов, Сержаков, 2009).

В лесостепной дубраве лоси объедают дуб, клён татарский, осину, ивы, рябину, черёмуху, крушину, калину, малину, бересклеты бородавчатый и европейский, тёрн. Эти же породы используют для питания косули и зайцы. По расчетам Р.И. Злотина и К.С. Ходашовой (1974), вся группа позвоночных, потребляющих веточный корм, за осенне-зимний сезон съедает и перерабатывает 33,8 кг растительной массы на гектар, из которой треть возвращается в опад в виде экскрементов, а остальная восполняет энергетический расход организмов. Эта величина составляет всего лишь около 1% проукцированной органической массы, то есть участие позвоночных животных в общем биологическом круговороте относительно невелико, но его нельзя не учитывать. Для лосей характерно накопление калия, магния и алюминия, для косуль и зайцев – калия и магния. Соотношение веса съеденных побегов лосями, косулями и зайцами составляет 21 : 4 : 1, а веса экскрементов – 21 : 3 : 1. Разумеется, эти цифры относительны, поскольку характеризуют только определенную территорию и конкретный период времени, но они дают общее представление о ситуации. Поскольку жи-

вотные подвижны, то химические элементы, поглощенные в одном типе леса, могут переместиться в другие типы. Р.И. Злотин и К.С. Ходашова (1974) пришли к заключению, что основная роль позвоночных животных, потребляющих веточный корм, состоит не в использовании годичного прироста древесных и кустарниковых пород, а в изменении условий роста и развития растений, что имеет следствием снижение продуктивности древостоев и уменьшение объема биологического круговорота. При длительном нахождении копытных на ограниченной территории может произойти смена фитоценоза (Саблина, 1959), а следовательно, и биогеоценоза.

На вырубках, заросших порослевой осиною и рябиной, влияние лося является ведущим лесообразовательным фактором, под действием которого растительность становится «устойчиво производной».

В лесах часто встречается **кабан**, который может, в случае перенаселения, изменить ход возобновительного процесса. Кабаны могут съесть почти полностью весь урожай желудей, и если это будет происходить периодически, то возможно появление тенденции смены дуба на другие породы. Например, в Беловежской пуще повреждение широколиственных пород и сосны копытными (кроме кабана – олень благородный и косуля европейская) может быть настолько интенсивным, что эти породы уступают место более устойчивой ели. В результате возможна замена сосново-еловых и дубово-еловых лесов чистыми ельниками (Толкач, 1975).

По данным В.В. Дурова (1975), в биогеоценозах Кавказского заповедника в рацион кабана входят 11 видов деревьев и кустарников и 132 вида травянистых растений (корневища папоротников, иван-чая и др.). В годы хорошего плодоношения кабаны потребляют 1–3% орешков бука, 0,4–1% желудей и 0,5–1,5% каштанов, и, следовательно, угрозой для возобновления не являются. В неурожайные годы травянистые растения становятся основным кормом кабанов. Изучая изменения травяного покрова в лесах Воронежского заповедника, вызванные роющей деятельностью кабанов, О.В. Смирнова и П.Ф. Голенкова (1975) выделили несколько стадий зоогенной дигрессии; последней стадии в результате постоянного нарушения, приводящего к уничтожению подстилки и верхнего почвенного слоя, все характерные виды из покрова исчезают и их место занимают одно-двухлетники. Кабаны редко поедают корни деревьев и кустарников, но очень часто повреждают их при добыче корма.

Очень значимым видом в лесных биогеоценозах может быть **бобр** (Дёжкин и др., 1986). Он был успешно реинтродуцирован, но потерял прежнюю ценность; его перестали добывать. В результате бобры на

территории Европейской России широко распространились. Н.А. Завьялов и С.С. Зуева (1998) говорят о трёх формах воздействия бобров на почву, а следовательно, и на растительность. Бобровые норы имеют, в среднем, длину 50 м. В бобровых поселениях могут быть десятки нор, а их общая протяженность составляет сотни метров. Рытье их сопровождается изменениями микрорельефа, температурного и водного режима почвы, оказывает влияние на направление и скорость почвообразовательного процесса. Для строительства плотин бобры подгрызают деревья, образуя окна в древесном пологе. Плотины, которые строят бобры на лесных речках, очень часто становятся причиной подъёма внутрипочвенных вод и подтопления леса с соответствующими последствиями. Поселившись в 1976 г. на территории Дарвинского заповедника, бобры за 20 лет создали около 90 поселений и около 300 плотин. Наиболее крупная плотина имела около 200 м длины. Плотины укрепляются корнями произрастающих на них растений и уложенных в плотину ив. В каждом поселении – 5–6 плотин. В результате все участки, заселённые бобрами, превратились в системы малопроточных прудов, постепенно сливающихся в болотно-прудовые комплексы. Значительно усилилась общая обводнённость территории.

Индивидуальная масса **мышевидных грызунов** по сравнению с крупными млекопитающими намного меньше, но роль их в лесных биогеоценозах может быть очень большой, особенно в годы их высокой численности – они повреждают значительное количество самосева древесных пород, а также своей роющей деятельностью оказывают большое влияние на распределение их всходов. Например, в сосняке лещиновом поверхностными ходами и выбросами занято около 10% поверхности почвы; тем не менее там было сосредоточено 40% всходов сосны. Аналогичное явление наблюдалось в липняке – на свежих выбросах появляются многочисленные всходы липы, и в дубняке, где такие же микроучастки заселяют молодые дубки (Попова, 1965; Динесман, Шмальгаузен, 1974).

Роющая деятельность мышевидных грызунов может оказывать существенное влияние на физические свойства почвы, в частности, на её водный режим. Может быть перерыт поверхностный почвенный слой. Под ходами грызунов почва промокает на большую глубину, но в некоторых случаях вдоль ходов может наблюдаться иссушение субстрата.

В пределах биогеоценоза о распределении мышевидных грызунов можно судить по характеру растительности нижних ярусов, индицирующей дифференциацию почвенно-грунтовых условий (Быков, 1991, 1998). Определяющим фактором являются кормовые условия, а также

состояние почвы. По наблюдениям Г.Е. Корольковой (1966), в лесах Теллермановской дубравы наименее заселенным является пойменный осинник – он на длительный период подтапливается тальми водами и там мало плодоносящих деревьев. Напротив, мышевидных грызунов особенно много в нагорных дубравах, где регулярно и часто обильно плодоносят разные древесные породы. В зависимости от урожая семян, который, в свою очередь, зависит от погодных условий, меняется количественное соотношение видов.

## Птицы

В лесу происходит постоянное пространственное перемещение птиц и в течение года, и в течение сезона, и в течение дня, но оно не хаотично, а обнаруживает ряд зависимостей, поскольку распределение птиц в лесу зависит от условий гнездования и добывания корма. Нередко они связаны с определенными ярусами леса; изреживание древостоев увеличивает мозаичность и гетерогенность местообитаний; вследствие этого увеличивается видовой состав орнитофауны, возрастает её разнообразие. Есть виды, живущие в кронах деревьев («крановики»), другие находят пристанище в дуплах деревьев («дуплогнездники»), третьи устраивают гнезда на поверхности почвы; остальные являются эврибионтными, не связанными с определенными структурными элементами леса.

Многие виды птиц, населяющих леса, имеют тесные топические, трофические и прочие связи с определенными типами лесных сообществ. Характеризуя орнитофауну лесов Восточного Подмосковья, Т.М. Корнеева (1979) называет ряд «общих» видов, встречающихся во всех типах леса (11 из 97) и отмечает, что «несмотря на довольно большое сходство видового состава, в каждом типе леса наблюдаются свои характерные особенности» (с 144). Например, в ельнике с липой лещиновом доминирующий вид – зяблик, содоминантами являются королёк и буроголовая гаичка, часто встречаются мухоловка-пеструшка и дрозд-рябинник. В ельнике с дубом лещиновом резко уменьшается численность мухоловки-пеструшки, но возрастает встречаемость пеночки-веснички. В хвойных лесах без участия широколиственных пород орнитофауна беднее, а плотность гнездования ниже, но основные виды сохраняются.

Другим примером связи орнитофауны с типами леса могут служить результаты наблюдений, проведённых Г.Е. Корольковой (1963, 1966) в Теллермановском лесном массиве (Воронежская область). Наибольшая плотность населения птиц была отмечена в пойменных дубравах, наи-

меньшая – в солонцовой дубраве и в пойменном черноольшатнике. В последнем случае этому было несколько причин: однородный состав древостоя, слабое развитие и бедность подлеска, густой травяной покров, повышенная влажность почвы, низкая освещённость.

Птиц, обитающих в лесах массива, по месту сбора ими корма Королькова делит на следующие группы:

1. Кормятся в кронах и на земле (обыкновенная лазоревка, большая синица, зяблик, дубонос, лесной конёк, обыкновенная овсянка, скворец, сойка). Птицы этой группы весной и осенью добывают корм, преимущественно, в подстилке, а летом – в кронах. Пищей являются насекомые самых различных групп, в основном, жуки и чешуекрылые, в том числе и шелкопряды. Например, в кормовом рационе большой синицы Г.Е. Королькова обнаружена 64 вида беспозвоночных, у зяблика – 72 вида, у сойки – 73 вида. Основную часть добычи составляют насекомые, которые принято называть «вредными». Эти птицы питаются и семенами, тем самым способствуя распространению растений.

2. Кормятся в нижних ярусах

а) обследуя листву (садовая славка, ястребиная славка, славка-завирушка, пеночка-теньковка, длиннохвостая синица, бородавчатая гаичка). Летом по сравнению с весной и осенью увеличивается количество поедаемых жуков и уменьшается доля чешуекрылых, среди которых основное место занимают мелкие гусеницы листовёрток и пядениц.

б) подстерегая добычу (сорокопут-жулан, серая мухоловка, мухоловка-белошейка, мухоловка-петрушка, малая мухоловка, горихвостка-лысушка). Эти птицы ловят добычу внезапным броском. Основная пища – жуки, летом – муравьи.

3. Кормятся на земле (вальдшнеп, угод, сизоворонка, белая трясогузка, вертишейка, зарянка, дрозды чёрный, певчий и рябинник, соловей), Пища – различные жуки, особенно весной и осенью, муравьи, клопы, горные цикады, различные ягоды – осенью.

4. Кормятся на стволах деревьев (дятлы белоспинный, седой, большой пёстрый, малый пёстрый и средний пёстрый, обыкновенный поползень, обыкновенная пищуха), В большом количестве поедаются гусеницы шелкопрядов, открыто живущие жуки, муравьи-древоточцы; в пищевой рацион входят и семена. Поскольку почти все виды этой группы осёдлы (живут круглогодично), у большинства из них происходит сезонная смена корма.

5. Кормятся в кронах (обыкновенная иволга, кукушка, пеночка-пересмешка и др.). Весной и осенью увеличивается поедание жуков уменьшается количество поедаемых чешуекрылых. Осенью в рацион добавляются семена и ягоды.

6. Кормятся в воздухе (золотистая шурка, обыкновенный козодой). Основная пища – различные бабочки, жуки, стрекозы.

Обобщая результаты многолетних наблюдений (личных и других исследователей), Г.Е. Королькова (1963) констатирует, что птицы используют для питания беспозвоночных не пропорционально их природному обилию. Разумеется, массовое поедание листогрызущих происходит в периоды всплеск их размножения. Многие виды насекомых птицам вообще «не интересны». Есть виды птиц с узкой специализацией в характере питания, но их относительно немного. Их «антиподами» являются виды-«универсалы», более пластичные в способах добывания корма. В качестве примеров автор приводит синиц и поползня, которые поедают тлей, расклеывают галлы, чтобы достать укрытых насекомых, охотятся в полете, на стволах и на земле, достают насекомых из паутины. Синицы способны извлекать насекомых из плотных коконов, из щелей коры, верхушек почек и других убежищ, причём в поисках корма они обследуют все ярусы вплоть до лесной подстилки. Опасные для леса насекомые уничтожаются на всех стадиях их онтогенеза, начиная от мельчайших личинок. Концентрируясь в местах массового их размножения опасных насекомых, синицы способны полностью ликвидировать очаг заболевания.

Ещё один вывод, сделанный Г.Е. Корольковой, – численность птиц, гнездящихся в отдельных ярусах, находится в обратной зависимости от освещённости, а численность кормящихся – в прямой, но только до известного предела. Наиболее благоприятны для поселения птиц участки старолесья, контактирующие с открытыми участками. Многими авторами показано положительное значение сухих и фауных деревьев для лесных птиц. Увеличивается их численность, особенно - дуплогнездников (расширяется ресурс для гнездования) и кустарниковых птиц (в связи с разреживанием древесного яруса разрастаются кустарники). Изреживание древостоя, происходящее при его старении, разнообразит орнитофауну (Золотарёв, Кумани, 1997).

В местах скопления птиц их влияние на лесные биогеоценозы может быть очень значительным. Л.И.Тараненко (1975), описывая результаты колониального гнездования грачей на территории Нижне-Донского биогеоценологического стационара, сообщает, что грачи потребляют от 2 до 5 тонн биомассы на 1 га площади. На поверхность почвы поступает большое количество органического вещества в виде помёта; это меняет химический состав почвы и отражается на видовом составе травяного яруса, а также на состоянии растений. Например, у подростка ясеня и вяза экскременты вызывают ожоги и сворачивание листьев, усыхание побегов; в результате подрост ясеня может исчез-



нуть полностью, вяза – большей частью. Глухарь объедает хвою сосны, дикуша – хвою пихты и аянской ели, но, конечно, существенного ущерба деревьям они не наносят.

Птицы являются важным фактором регуляции насекомых, в том числе и наносящих лесу ущерб (Формозов и др., 1950; и др.). Среди видов, способствующих оздоровлению леса, В.И. Осмоловская и А.Н. Формозов (1950) на первое место ставят дятлов, хотя есть и другая точка зрения – дятлы уничтожают не только насекомых, повреждающих древесину, но и поедают муравьев, а также семена хвойных деревьев. Осмоловская и Формозов считают, что дятлы в лесу «совершенно незаменимы». Во-первых, они уничтожают насекомых-ксилофагов, недоступных для других видов птиц. Эти насекомые поселяются на ослабленных и здоровых деревьях и могут привести их к гибели. Во-вторых, дупла, которые они выдалбливают для себя, позднее становятся прибежищем других птиц – вторичных дуплогнёзdnиков, очень полезных для леса (синиц, поползня и др.). Дятлы служат индикаторами появления вредных насекомых; об этом писал почти два века назад Перелыгин (1836) в «Лесном журнале». Осмоловская и Формозов напоминают немецкую поговорку «Охотничья собака для охотника то же, что дятел для лесника». Отрицательную роль дятлов авторы видят в том, что они весной сами повреждают совершенно здоровые деревья, «кольцуя» их, чтобы полакомиться соком, но существенного вреда эта «подсочка» деревьям не наносит, если она не повторяется ежегодно; тогда на стволах появляются наросты.

То, что птицы питаются семенами и плодами, имеет и положительный результат – тем самым они способствуют распространению растений, в том числе – деревьев и кустарников; это явление получило название «орнитохории». Кедровка в Сибири является одним из главных распространителей кедров и кедрового стланика. Кедровые орешки она прячет в мох, и потом они прорастают небольшими группками. Сойка прячет желуди у оснований пней, закапывает под листья, где они потом зачастую прорастают (Королькова описывает дубки, «посаженные» сойкой в культурах сосны). На большие расстояния птицами переносятся семена рябины, черёмухи, калины, крушины, бересклета, бузины, шиповника, малины, ежевики, черники, брусники, голубики. В «упрек» некоторым видам птиц (дрозд-деряба, свиристель) можно поставить распространение растения-паразита омелы.

Как уже отмечалось, различные авторы, оценивая деятельность птиц в лесу, приходят к разным выводам. По оценке М.В. Глазова (1975), в дубовом лесу птицы смогли уничтожить 40–50% гусениц бабочек (в основном, совок и пядениц). Иное заключение сделали А.А. Инозем-

цев и др. (1975). В опыте с привлечением птиц, который также проводился в дубовом лесу, за 12 дней наблюдений численность беспозвоночных (в основном, листоверток зелёной дубовой и боярышниковой) уменьшилась всего лишь на 1,3% (по сравнению с контрольным участком); за это же время несколько больше гусениц листоверток съели муравьи – основной энтомофаг биогеоценоза, в котором проводились исследования. Исключительный интерес представляет монография Г.Е. Корольковой (1963), в которой чрезвычайно обстоятельно рассматривается влияние птиц на численность насекомых, повреждающих древостой Теллермановского лесного массива. Королькова также проводила опыты с изоляцией от птиц участков очагов массового размножения листогрызущих насекомых и пришла к заключению, что воздействие птиц на численность гусениц значительно превосходит воздействие на последних паразитических насекомых.

Участие позвоночных в *процессах обмена веществ* может быть прямым и косвенным. Поедая корм (растения и другие организмы), животные выделяют поглощенные вещества в виде экскрементов в форме, совершенно отличной от первоначальной. Общая величина переработанной массы в «здоровом» биогеоценозе относительно невелика и составляет в целом не более 1% суммарной величины. Это намного больше массы самих животных. По данным Г.Е. Корольковой (Рафес и др., 1964), в Теллермановском лесном массиве общий сухой вес копытных составляет 1,3 кг/га, а потребленной ими пищи – 78,7 кг/га. У мышевидных грызунов эти показатели составляют соответственно 0,9 и 247 кг/га, у белок и зайцев – 0,1 и 1,7 кг/га, у мелких птиц – 0,2 и 16,7 кг/га, у хищных птиц – 0,1 и 0,4 кг/га.

Характерная особенность экскрементов – богатство и высокая концентрация биогенных органических и минеральных соединений. Свежий помёт крупных позвоночных вызывает ожог и гибель растений; восстановление происходит только через 2–3 года (Никитин, 1961).

Косвенное воздействие позвоночных животных на обменные процессы состоит, прежде всего, в объедании растений – повреждении и уничтожении их вегетативных частей, а также плодов и семян. Сильное повреждение деревьев и кустарников, нарушение возобновительного процесса может вызывать сукцессионные явления.

## Насекомые

В лесной энтомофауне в соответствии с различиями в условиях среды и в растительности выделяются энтомокомплексы. Их основ-

ными признаками являются специфика видового состава, уровень доминирования различных видов, особенности экологии и биологии видов (отношение к климатическому режиму, трофическая специализация, активность потребления корма, скорость прохождения онтогенеза, период активной деятельности), изменение численности видов, интенсивность внутри- и межвидового взаимодействия, характер воздействия на биогеоценоз.

По мнению В.М. Яновского (1996), их пространственная дифференциация хорошо различима на уровне групп типов леса, но в рамках типов леса эти различия выражены слабо в связи с широкой экологической амплитудой многих видов насекомых и их высокой миграционной способностью. Г.Е. Королькова (1966), изучавшая распределение животных в дубравах Теллермановского леса (Воронежская область), отметила, что только у некоторых групп насекомых имеется явная приуроченность к определенным типам леса. Например, большинство листогрызущих приурочено к солонцовым, бересклетовым и пойменным дубравам; эта тенденция сохраняется, несмотря на значительные изменения численности насекомых в разные годы.

Растительные виды есть в каждом биогеоценозе, они потребляют часть продуцируемой фитомассы, но поскольку в круговороте вещества и энергии это изъятие «запрограммировано» эволюцией, то биогеоценоз сохраняет состояние гомеостаза (Рафес, 1968). Насекомые являются его естественным компонентом, занимая определённое место в схеме обменных процессов. Их роль в лесных биогеоценозах обстоятельно и разносторонне показана многими авторами (Ильинский, 1952; Воронцов и др., 1967; Исаев, Гирс, 1975; Исаев и др., 1993; Исаев, Хлебопрос и др., 1984, 2001; Линдеман, 1986; Рафес, 1964, 1966, 1975; Рафес и др., 1964; Мозолевская, Рубцов, Уткина, 2004; Мозолевская, Уткина, 2004; Иерусалимов, 2004; Рубцов, Уткина, 2006, 2008; и многие другие). Питаются или зеленой массой (хлорофиллоносными тканями), или генеративными органами, или камбием и древесиной – еще функционирующей, отмирающей или отмершей. При невысокой численности насекомых фитомасса биогеоценоза восстанавливается в полном объеме, но массовое размножение нарушает состояние подвижного равновесия в биогеоценозе и может вызывать его гибель.

Каждой популяции насекомых свойственен уровень стабильной плотности. Изменение численности насекомых можно рассматривать как волновой процесс с определенными амплитудами флуктуаций, возникающих в системе биогеоценоза под влиянием факторов внешней среды; он может быть выражен с помощью математической модели (Исаев, Хлебопрос, Кондаков, 1974).

Хвое- и листогрызущие насекомые, в свою очередь, могут оказаться жертвами по отношению к другим насекомым-энтомофагам. Такими, например, являются рыжие муравьи, защищающие дубы от дубовой зеленой листовёртки; эта защита особенно эффективна, когда яйцекладка муравьев совпадает во времени с массовым появлением гусениц (Голосова, Захаров, 1974; Малышева, 1963). Еще одной опасностью для насекомых являются вирусные заболевания. Различают эпизоотию острую (смертность насекомых составляет 60–100%), подострую (смертность – 15–60%) и хроническую (смертность не более 15%). Течение эпизоотий зависит не только от типа заболевания, но и от биологических особенностей насекомых (Гулий, 1974).

По характеру воздействия фитофаги объединяются в следующие комплексы:

#### *Стволовые вредители (ксилофаги)*

Питаются древесиной стволов и ветвей как мёртвых, так и живых (ослабленных) деревьев; чем сильнее человек нарушает нормальную жизнь леса, тем интенсивнее становится их деятельность. В отличие от филлофагов (насекомых, питающихся зелёной массой) ксилофаги поселяются на вполне здоровых деревьях, обладающими различными механизмами защиты (соко- и смолывыделение и т.д.) только тогда, когда эти механизмы «дают сбой», например, в местах механического повреждения коры, луба и заболони. Поэтому важным фактором является степень «привлекательности» дерева, определяющая его пригодность для заселения (Исаев, Петренко, 1968; Исаев, Гирс, 1975; Исаев, Рожков, Киселёв, 1988; и др.). Количество стволовых вредителей в биогеоценозе зависит от наличия пригодных для этого деревьев и плотности их заселения, которая, в свою очередь, определяется запасом корма на каждую развивающуюся особь, паразитами, хищниками и болезнями. Умеренный рост корма ведет к постепенному увеличению численности. Внезапное увеличение кормовых ресурсов привлекает насекомых из соседних мест; за этим следует массовое размножение, угасающее по мере снижения запаса ослабленных деревьев (Линдеман, 1980). В здоровом древостое их немного, хотя присутствуют они почти постоянно, в ослабленном – формируется их очаг, который затухает по мере истощения пищевого ресурса. Дерево само «информирует» окружение о своем состоянии; от силы «сигнала» зависит стимуляция размножения того или иного вида ксилофага; одни виды улавливают даже незначительные отклонения от «нормы», другие – только сильные (Исаев, Петренко, 1968). Только очень немногие виды ксило-

фагов способны сами поддерживать высокую плотность в очагах и расширять их площадь (Линдеман, 1975, 1980).

Активность действия ксилофагов во многом определяется состоянием дерева. Т.М. Турундаевская (1988) установила, что в лесах южных аридных территорий представители отряда чешуекрылых способны заселять деревья здоровые, но испытывающие сильный недостаток влаги. Вызываемые ими нарушения делают влагообеспеченность деревьев еще более недостаточной, а деревья – ещё более ослабленными.

Г.В. Линдеман (1990) называет следующие общие особенности масового заселения здоровых деревьев ксилофагами:

1. Сопротивление деревьев удаётся победить только симбиотическому комплексу из высоковирулентного возбудителя заболевания и ксилофага-переносчика,

2. Во многих случаях ярко выражена положительная обратная связь между численностью ксилофага и запасом доступных для заселения деревьев.

3. При поражении дерева возможны два варианта:

а) местное отмирание тканей вблизи точки инфицирования;

б) отмирание всего дерева.

Эффект поражения усиливается ассоциированностью ксилофагов с грибными инфекциями, с патогенными нематодами. Симбиоз с грибами – возбудителями сосудистых микозов и с нематодами ведёт к максимальной агрессивности симбиотического комплекса; в некоторых случаях он приобретает способность почти беспрепятственно поражать здоровые деревья (Линдеман, 1990). Симбиоз с другими патогенными грибами имеет меньшие последствия – внесенная инфекция обычно вызывает лишь местное отмирание тканей, и дерево погибает только в случае массового инфицирования. Примеров таких симбиотических связей очень много. Н.В. Пашенова и др. (1995, 2001) установили, что в проводящих тканях хвойных деревьев, поврежденных большим листовенничным короедом, присутствуют занесённые им сумчатые офиостомовые грибы. В другой работе (Пашенова и др., 1998) показано, что при заселении деревьев чёрным пихтовым усачом в ходах в лубе и древесине формируются специфические грибные комплексы, основу которых составляют грибы синевы древесины, переносимые ксилофагом.

Е.Г. Мозолевская (1983) предложила называть ксилофагов определенного вида, живущих на одном дереве, микропопуляцией, в пределах насаждения (таксационного выдела) – локальной популяцией, крупного лесного массива – суперпопуляций. Г.В. Линдеман (1994) сово-

купность всех особей определенного вида в пределах конкретного биогеоценоза назвал ценопопуляцией (этим термином в том же смысле давно пользуются и геоботаники), рассматривая её как структурную часть не популяции, а биоценоза (популяция охватывает многие смежные биогеоценозы).

Со стволовыми вредителями связана обширная группа паразитических и хищных видов насекомых. Паразиты интенсивно заражают мелких короедов, живущих под тонкой корой и в древесине. Хищники обитают в крупных ходах и под толстой корой. И те, и другие регулируют численность стволовых вредителей на стадиях их низкой численности (Линдеман, 1980).

Одним из очень активных видов ксилофагов является сосновая вершинная смолёвка, встречающаяся в пределах почти всего ареала сосны обыкновенной. Как и для других ксилофагов, решающее значение для её массового размножения является состояние кормовой древесной породы (загущенность древостоев). Смолёвка нападает на ослабленные деревья, снижая в древостоях напряжённость конкуренции и вызывая их изреживание. По мнению Ю.П. Демакова (1994), такие взаимоотношения больше похожи на симбиотические, чем на хозяино-паразитарные, так как выгодны обоим видам, но массовые размножения смолевки приносят значительный экономический вред. Затуханию вспышек способствуют насекомоядные птицы: большой и малый пёстрые дятлы, поползень, пищуха.

Чрезвычайно опасным вредителем ели является короед-типограф. Важнейшим фактором его массового размножения являются погодные условия, влияющие на жизненность деревьев (Маслов, Матусевич, 1990). Еще одним широко распространённым ксилофагом хвойных пород является короед-дендроктон, распространённый на территории всей Евразии в разных природных зонах. Поселяется на сосне, ели и лиственнице. Его массовое размножение также обусловлено комплексом самых разных факторов, усиливаясь в засушливые периоды; особенно страдают чистые культуры сосны (Коломиец, 1990; Лунев, 1998).

В.П. Ветрова и В.Л. Гавриков (1988) показали влияние короеда – чёрного пихтового усача на формирование возрастной структуры пихтовых лесов. При любом уровне численности он заселяет спелые и перестойные деревья и почти не затрагивает деревья младших поколений. Отмирание деревьев господствующего яруса на отдельных участках леса стимулирует там развитие подроста. При отсутствии благонадежного возобновления действие усача может радикально изменить состав древостоев и характер биогеоценозов в целом. Как уже было

отмечено, эффект действия этого вида усиливается ещё и тем, что он связан с комплексом фитопатогенных микромицетов, нарушающих защитные функции растений и ослабляющих их устойчивость по отношению к болезням и вредителям (Пашенова и др., 1994). В местах инокуляции мицелия возникают смолистые некрозы, причём на перестойных и угнетённых деревьях они имеют бульшие размеры, чем на деревьях спелого возраста (Ветрова и др., 1992). Устойчивость древостоев при массовом размножении черного пихтового усача зависит не только от уровня ослабленности деревьев и экологических условий; она существенно меняется в процессе развития древостоев (Исаев и др., 1990).

Г.В. Линдеман (1993) среди стволовых вредителей выделил группу «высокоагрессивных ксилофагов». Они первыми осваивают вполне жизнеспособные особи без внешних признаков ослабления. Спустя несколько лет они уступают место менее агрессивным видам.

Для динамики биогеоценозов возможными последствиями действий ксилофагов являются:

- ускорение уже идущих сукцессий,
- превращение флуктуаций в сукцессии,
- инициирование сукцессий.

В здоровом лесу ксилофаги убыстряют естественное изреживание древостоев, отмирание перестойных деревьев, очищение стволов от сучьев (Линдеман, 1980). Величина отпада в обычных условиях имеет флуктуационный характер с периодами возрастания и уменьшения отмирающих стволов (Катаев, 1990).

Взаимоотношения деревьев и ксилофагов – это зональное явление. В каждой природной зоне проявляются свои характерные черты во взаимоотношениях между деревьями и насекомыми-ксилофагами. Есть также принципиальные различия в отношениях, с одной стороны, в лесах, а с другой стороны – в культурах; последние, как правило, менее устойчивы, чем естественные древостои. Повышенная численность ксилофагов характерна для древостоев, находящихся у границ ареалов своего распространения (Линдеман, 1980, 1990).

Очень велика роль беспозвоночных животных в естественном разрушении отмершей древесины; Б.М. Мамаев (1975) выделил в этом процессе ряд стадий, на каждой из которых доминирующее положение занимает определённый комплекс видов.

Активными истребителями ксилофагов являются дятлы. Г.Е. Корольковой (1963) на примере Теллермановского лесного массива показано, что дятлы являются одним из главных факторов, сдерживающих распространение малого ясеневго заболонника, заболонника-раз-

рушителя и малого ясеневоего лубоеда в периоды их массового размножения.

### *Хвое- и листогрызущие (филлофаги)*

Насекомые, питающиеся зелёной массой, всегда присутствуют в лесных биогеоценозах. При стабильном состоянии биогеоценоза их численность не выходит за пределы «нормы». Например, в дубняках они обычно потребляют 5–15% листы, что не оказывает заметного влияния на продукционный процесс. Но периодически происходят вспышки массового размножения того или иного вида – очаговые или на значительной площади. Часто такие явления связаны с погодными условиями, например, с засухой. Неожиданное увеличение численности одного или нескольких видов насекомых, поедающих в огромных объёмах листву или хвою, производит впечатление катастрофы. Чаще всего, это личиночные стадии (гусеницы) некоторых видов бабочек или пилильщиков. В среднем, общая площадь всех очагов массового размножения лесных листогрызущих филлофагов составляет 1,25 млн.га, хвоегрызущих – 0,54 млн.га (Иерусалимов, 2004;). В известных пределах растения сопротивляются этой агрессии (Рожков и др., 1991 и др.). Например, у дуба адаптационной реакцией на дефолиацию является регенеративное побего- и листообразование (Рубцов, Уткина, 2008; и др).

Ущерб, причиняемый растениям, может проявляться в следующем: нарушение целостности растительного организма, что трансформирует внутренний газовый и гидротермический режим и открывает доступ болезнетворным организмам; снижение, а порой и прекращение определенных физиологических функций; нарушение нормального физиологического состояния. Не всякие повреждения ассимиляционных органов опасны для растения. Однако периодически возникают ситуации, когда отчуждение зелёной массы становится запредельным; это происходит при массовом размножении филлофагов. Состояние, когда ущерб, нанесенный древесному пологу, становится визуально ощутимым, квалифицируется как дефолиация листвы (хвои). Е.Н. Иерусалимов (2004) определяет период дефолиации как время, в течение которого в результате повреждения нарушены основные функции лесного полога. Он продолжается с момента начала повреждения листвы (хвои), но не кончается после прекращения питания насекомых. В большинстве случаев после этого момента начинается восстановление лесного полога, которое может продолжаться от считанных дней до нескольких лет.

Для некоторых пород (ель, пихта, кедр) такие ситуации становятся фатальными. Но многие лиственные породы, а также хвойные (сосна,



лиственница) способны восстановиться. Частичное повреждение может быть нейтрализовано защитной реакцией растения: 1) восстановлением потерь путем дополнительного продуцирования, 2) выработкой веществ, создающих биохимическую или физиологическую непригодность тканей для питания, 3) активным воздействием на фитофага, 4) образованием защитной ткани; 5) локализацией вредного воздействия, 6) механической защитой (Рафес и др., 1964).

Дефолиация изменяет весь биогеоценоз и, прежде всего, фитоклимат (Иерусалимов, 1980, 2004; и др.). Возрастающая прозрачность древесного полога резко увеличивает освещённость; она может приближаться к освещенности открытых участков. Повышается количество поступающих жидких осадков и изменяется их химический состав, меняются суточные хода и показатели температуры и влажности воздуха и почвы, испарение (они приближаются к соответствующим показателям открытых участков). Увеличивается поступление в атмосферу углекислоты. Потеря значительной части листвы или хвои уменьшает интенсивность продуцирования у деревьев главного яруса, но способствует лучшему росту пород подчиненного яруса, подлеска и подроста. В результате значительного усиления освещенности и поступления на поверхность почвы большого количества опада (измельчённой и ферментизированной биомассы) меняются видовой состав и проективное покрытие нижних ярусов растительности и т.д. В почву поступает большое количество экскрементов и огрызков листьев, что способствует ускорению разложения и минерализации опада и повышению почвенного плодородия. Массовое поступление опада может быть настолько значительным, что сопровождается шумом. Активизируется деятельность микрофлоры. Биологический кругооборот вещества и энергии убыстряется, его ёмкость увеличивается (Злотин, Ходашова, 1974; Рубцов, Уткина, 2006). Эта взаимосвязь и взаимозависимость всех компонентов биогеоценоза – ещё один пример необходимости комплексного (биогеоценологического) подхода для того, чтобы разносторонне оценить последствия природного явления – вспышки размножения одного или нескольких филлофагов.

Значительное повреждение ветвей влияет на их состояние и в последующие годы. Хотя количество листьев может остаться прежним, уменьшаются их размеры и общая площадь. Хвойные породы по сравнению с лиственными менее устойчивы, поскольку одновременно уничтожается хвоя разного возраста (Иерусалимов, 2004).

Среди листогрызущих насекомых в числе наиболее распространённых и опасных – непарный шелкопряд. Важнейшим фактором, определяющим пространственное распространение этого вида, уровень

численности и степень ущерба являются климатические условия. Оптимальна тёплая и засушливая погода в период развития гусениц и куколок. Засуха приводит к вспышке массового размножения (Лямцев и др., 2000). Периодически такие вспышки происходят, они охватывают обширные территории и наносят существенный ущерб лесам. Например, в 1949–1958 гг. такая вспышка имела пандемический характер, проявившись в самых разнообразных местообитаниях на территории всей Русской равнины. Колебания площадей очагов имеют разную продолжительность и неодинаковую амплитуду. Сильное объедание непарным шелкопрядом листьев дуба значительно снижает его радиальный прирост (Кучеров, 1990).

Нередко ситуация осложняется одновременным размножением другого листогрызущего вредителя – зелёной дубовой листовёртки (Лямцев, 1997). Будучи монофагом, она, в основном, поражает рано распускающуюся форму дуба (*Quercus robur* L. var. *praecox* Czern.), но Н.Н. Рубцовой (1977а) обнаружена и на поздно распускающейся форме (*Quercus robur* L. var. *tardiflora* Czern.). Здесь же периодически происходит массовое размножение непарного шелкопряда и боярышниковой листовёртки (Егорова, Соложеникина, 1963; Рубцова, 1977б). Обращает внимание биогеоценотическая дифференциация плотности дубовой листовёртки. По наблюдениям В.В. Рубцова и др. (1989) в Теллермановском массиве, она была наибольшей в дубравах пойменных, солонцовых и солонцеватых.

Г.В. Домников и Р.И. Злотин (1975а), выявляя интенсивность дефолиации в дубовых лесах Центрально-Чернозёмного заповедника, установили, что наибольшей она была в нагорных дубравах; по склонам степень повреждения снижалась и в балках была в 3–4 раза меньше, чем на плакорах. По мнению авторов, развитие зелёной листовёртки проходит наиболее успешно в условиях повышенной температуры и сухости воздуха, а именно такие условия складываются в нагорных дубравах. К тому же там больше кормовая база. Во всех типах дубрав степень дефолиации уменьшается от ветвей верхнего яруса к нижним (снижается температура и возрастает влажность воздуха). Между степенью дефолиации и продукционным процессом (приростом) существует тесная связь, особенно в засушливые годы (Домников, Злотин, 1975б). А.С. Моравская (1957) считает, что в большей степени повреждается ранняя форма дуба, объясняя этот факт более ранним развитием листы (на 20–30 дней); к тому времени, когда начинает распускаться листва поздней формы дуба, основная масса гусениц листогрызущих насекомых уже перестает питаться и начинают окукливаться. В пойменной дубраве за трёхлетний период наблюдений доля повреж-

денной поверхности листьев на ранней форме дуба оказалась в 3–5 раз больше, чем на поздней. В нагорной дубраве разницы практически не установлено.

Р.И. Злотин и К.С. Ходашова (1974) предположили, что основной причиной возникновения вспышек размножения являются изменения солнечной активности, вызывающие отклонения в погодных условиях – сухое и жаркое лето; уменьшение количества осадков снизило устойчивость дуба. В составе зелёной массы возрастает содержание растворимых сахаров, крахмала и некоторых белковых компонентов, что благоприятствует массовому размножению листогрызущих насекомых.

А.И. Уткина и В.В. Рубцов (1989) экспериментально показали, что у дуба восстановление листвы зависит от величины и сроков дефолиации. Чем больше листвы было потеряно, тем выше участие в регенеративном процессе запасных и спящих почек. Следующей весной количество распутившихся почек было меньше, что свидетельствовало об ослабленности деревьев. Восстановление листвы происходит за счёт замещающих побегов (из запасных и спящих почек) и вторичных побегов (из молодых почек); при этом наблюдаются существенные различия между отдельными деревьями (Уткина, Рубцов, 1994). По данным Е.Н. Иерусалимова (1994), дуб успешно компенсирует потерю листвы до 50% повреждения за счёт развития замещающих почек; при большей поврежденности крона на следующий год полностью не восстанавливается. Одной из реакций дуба на дефолиацию является интенсивное новообразование микоризных поглощающих корней; по мере восстановления листвы этот процесс замедляется (Мамаев и др., 2001).

В дубравах юго-востока Европейской части России совместная дефолиация зелёной дубовой листовёрткой и непарным шелкопрядом в течение одного-двух лет снизила прирост на 40–50%. Трёхкратное повреждение крон на 60% и более привело к долговременному сокращению прироста и массовому усыханию деревьев (Лямцев, 1995).

Существенную роль в жизни биогеоценоза может сыграть массовое размножение дубовой хохлатки. Дефолиация древесного полога увеличивает его светопроницаемость тем более, что может произойти частичное отмирание кроны. У новой листвы меньше и масса, и суммарная площадь. В этих условиях получают преимущество неповрежденные древесные породы и начинают интенсивнее расти кустарники, образующие подлесок (Иерусалимов, 1990).

Предполагается, что неоднократная дефолиация дуба несколькими видами вредителей, включая непарный шелкопряд и листовёрток, может стать причиной стресса и в ряде случаев вызвать усыхание дуба (Ильюшенко, 1989; и др.).

Чаще ассимиляционный аппарат постепенно восстанавливается. Наблюдая состояние древостоев в сосновых культурах, массово поврежденных сосновым шелкопрядом, Е.Н. Иерусалимов (1973, 1977) установил, что восстановление массы хвои произошло спустя три года после повреждения. На год раньше восстановилась сквозистость полога, в значительной степени определяющая фитоклимат. Понижение прироста фиксировалось также в течение двух лет (у деревьев крупных диаметров в первый год – до 45% от нормы, во второй год – 28%, деревья меньших диаметров реагировали слабее).

Е.В. Колтунов (1993), изучая влияние непарного шелкопряда (*Lymantria dispar*) и шелкопряда-монашенки (*L. monacha*) на берёзовые леса лесостепного Зауралья, пришёл к выводу об очень высокой устойчивости к дефолиации, происходящей в периоды вспышек размножения этих видов. «Популяции насекомых-фитофагов не являются фактором снижения устойчивости экосистем и тем более – фактором их дегградации» (с. 127). По мнению автора, периодически возникающие вспышки массового размножения рассматриваемых видов – «совершенно необходимый компонент их жизненной стратегии в конкретных биогеоценозах», причём уровень антропогенного воздействия значения не имеет. Однако, есть и другая точка зрения – активность насекомых-филлофагов уменьшается в местах промышленного загрязнения (Яновский, 1988). Очевидно, что этот вопрос не имеет однозначного решения. С одной стороны, разные виды неодинаково реагируют на действие антропогенных факторов; с другой – эти факторы исключительно многообразны и по характеру, и по степени воздействия.

Поскольку насекомые являются пойкилотермными организмами, их количество зависит от температурных условий. Например, установлено, что потенциальная опасность вспышек массового размножения сосновой пяденицы в ряде районов Центральной Сибири возникает при повышении летней температуры на 2–4°C. По этому признаку возможно моделирование динамики состояния популяции этого вида при различных климатических сценариях глобального потепления (Исаев и др., 1997).

В экстремальных условиях существования леса действия филлофагов влияют не только на деревья, но и на среду в целом. В Якутии выявлены очаги массового размножения сибирского коконопряда, гусеницы которого питаются почти исключительно хвоей лиственницы. При сильном повреждении крон деревьев и частичном (до 20%) усыхании древостоев на несколько лет (до восстановления леса) уходит промысловый зверь, что ставит в трудное положение местное население, живущее охотой (Гниненко, Седельник, 2003).

Дефолиация сибирским шелкопрядом и гибель пихтовых древостоев переводит древесную фотосинтетическую биомассу в зоогенный опад, в результате чего возрастает трофность почв. Радикально изменяются световой и тепловой режимы. Разрастаются подлесок и травяной покров, в несколько раз увеличивается фитомасса образующих их растений. Большие изменения происходят в энтомофауне. Активизируются ксилофаги – большой и малый чёрные усачи и др. В напочвенной мезофауне резко снижается присутствие северного лесного муравья (разрастается травяной покров), а это, в свою очередь, стимулирует размножение других видов насекомых, которые служили ему пищей, и увеличивает их значение в переработке растительных остатков. Заметно трансформируется воздушная энтомофауна, в том числе видов-опылителей, сапрофагов, а также паразитических и хищных насекомых, являющихся энтомофагами сибирского шелкопряда. Существенно меняется активность филлофагов – они более интенсивно поедают листву лиственных пород (Яновский и др., 2001). Налицо проявление разнонаправленных и в то же время взаимосвязанных внутрибиогеоценологических процессов, которые не могут быть поняты, если их рассматривать обособленно.

У филлофагов есть свои «враги» – птицы и некоторые виды хищных насекомых. По наблюдениям Г.Е. Корольковой (1963), яйца непарного шелкопряда в годы его массового размножения поедают птицы 45 видов (особенно активно – дятлы, сойка, пищуха, поползень, синицы); у 20 видов гусеницы и куколки непарного шелкопряда – основной корм птенцов. Большой ущерб кладкам наносят жуки-жужелицы-красотелы, четырёхточечный мертвояд и личинки жуков-кожееядов. Гусеницы и бабочки кольчатого шелкопряда поедаются сойкой, синицами, кукушкой, дятлами и другими видами насекомоядных птиц. Значительно меньше потребителей гусениц златогузки, поскольку они ядовиты, но значительная часть их погибает от грибковых заболеваний и паразитов. Гусениц и бабочек зимней пяденицы поедают многие насекомоядные птицы, а куколок, находящихся в подстилке или в почве, – наездники и хищные жуки.

В размножении филлофагов прослеживается цикличность, которую часто связывают с циклами солнечной активности. Именно такую обусловленность видит В.И. Бенкевич (1984) в вспышках массового размножения непарного шелкопряда. Т.М. Гурьянова (1994) считает, что такая (10–11 летняя) периодичность характерна для численности рыжего соснового пилильщика; с увеличением возраста древостоев эта зависимость ослабевает. Кроме того, существенное значение имеют местные условия и погода. Впрочем эта идея общей поддержки не на-

шла, многие авторы (Викторов, 1967; и др.) относятся к ней скептически.

#### *Минирующие вредители*

Эти виды обитают в листовых тканях деревьев и кустарников; при массовом размножении способны нарушить нормальную жизнедеятельность и понизить продуктивность. В Сибири наибольший вред приносят лиственничная чехлоноска даурская, дубовая амурская минирующая моль и тополевая моль пестрянка (Плешанов и др., 1988).

#### *Сосущие вредители*

В основном, это тли и клещи. В зоне БАМ (Плешанов и др., 1988) выявлено 180 видов этой группы, причем не менее 32 видов способны давать вспышки массового размножения, охватывающие большие территории. Наиболее вредоносны красносмородинная тля, черёмуховая тля, полосатая яблоневая тля. Следствием деятельности этих насекомых являются отмирание листьев, искривление побегов, опадение завязей.

#### *Вредители плодов и семян*

Способны уничтожить значительную часть семян; особенно опасны для хвойных пород. В числе наиболее активных – лиственничная муха, шишковая огневка, лиственничная шишковая листовертка.

#### *Вредители почек и побегов*

Верхушечные и боковые побеги сосны повреждает побеговьюн-смолёвщик. побеги лиственницы – лиственничная почковая галлица, побеги ели – хермесы ранний елово-лиственничный, зеленоватый и жёлтый.

#### *Корневые вредители*

Типичные представители этой группы – хрущи майский, июньский, белый и др. Корнями деревьев и древесины питаются их личинки, а жуки (за исключением хруща июньского) – листьями. Большой вред хрущи наносят лесным культурам, особенно в годы своего массового размножения. Группа хрущей представлена большим числом видов; только на территории Западной Сибири их около 30, и некоторые из них оказывают существенное влияние на лесообразовательный процесс (Коломиец, 2001).

Вспышки массового размножения насекомых способны на тот или иной период времени существенно изменить лесной биогеоценоз. Уничтожение хвои или листьев ведет к резкому снижению прироста и к возможной гибели дерева, а также к изменению фитолимата – увеличивается освещенность, меняются температурный режим и влажность воздуха. Одни древесные породы (лиственница, берёза, осина) впоследствии полностью восстанавливают свою жизнедеятельность, для других (ель, пихта) потеря хвои, даже не полная, смертельна.

Исследуя нарушение физиологических процессов у деревьев, пораженных насекомыми-дефолиантами, Е.Н. Иерусалимов (1979) выявил снижение интенсивности дыхания стволов, но если у дуба при этом лишь временно снижается продуктивность, то у темнохвойных пород – это этап отмирания. Еще одно сопутствующее явление – прекращение движения пасоки у темнохвойных пород, тогда как у дуба этого не происходит.

Неотъемлемой частью лесного покрова являются рубки. Удаление деревьев разрушает сложившийся биогеоценоз и имеет следствием появление сообщества, в котором взаимоотношения компонентов складываются заново. Одна из характерных черт такого сообщества – их заселенность насекомыми-ксилофагами, количество которых обнаруживает периодические колебания. Ксилофаги заселяют порубочные остатки, пни, оставленную древесину, невырубленные из-за своей «некондиционности» деревья и т.д. На второй год после рубки потенциальная вредоносность насекомых увеличивается, и они могут нападать на живые деревья и подрост (Мозолевская, Лебедева, Галасьева, 1979).

В настоящее время одним из приемов исследования становится математическое моделирование изменения поведения насекомых при определенном изменении условий среды, прежде всего, климатических (Рубцов, Уткина, 2006). Например, сделана попытка оценить характер взаимодействий «лес-насекомые» в бореальных лесах при возможной трансформации климата. Вполне вероятно пространственное смещение областей вспышек массового размножения насекомых и изменение направленности лесообразовательного процесса (Исаев и др., 1999). В том, что изменения климата повлияют на энтомофауну как непосредственно, так и косвенно – через изменение среды, не приходится сомневаться. Однако для достаточно достоверного прогноза пока ещё слишком мало информации.

**Возобновительный процесс** в значительной степени испытывает влияние животных, поедающих семена древесных и кустарниковых пород.

В еловых биогеоценозах южной тайги большая часть семян ели потребляется белкой, мышевидными грызунами и землероек. По подсчётам В.А. Волкова (1970) на участке, где проводились исследования, каждая белка съедала за вторую половину лета, осень и зиму 4,3–4,4 кг еловых семян. При определении общего количества съеденных семян следует помнить о большой вариабильности численности белки по годам в зависимости от величины урожая. Тот же автор приводит следующие цифры, отражающие эту зависимость: слабый урожай еловых семян, но хороший урожай орехов лещины – 90 белок на 1000 га, почти полное отсутствие кормов – 45, неурожай еловых семян при значительном запасе семян предыдущего года – 400–450. В среднем белка поглощает в еловом лесу около 1% всего урожая еловых семян, а в елово-лиственном лесу – около 3%.

В кедрово-елово-широколиственных лесах Приморья белка, создавая в почве запасы семян кедра корейского, способствует его возобновлению. Семена отличаются высокой доброкачественностью, находятся в гумусовом слое на глубине около сантиметра и прикрыты опадом (Захаров, 1992). Особенно значительна роль белки во вселении кедра корейского во вторичные леса, сформировавшиеся на лесосеках и гарях. Эту же функцию успешно выполняют бурундук, кедровка и амурский поползень, но 60–70% кедрового подроста появилось именно благодаря белке (Омелько и др., 2007).

Если белки питаются, в основном, семенами шишек, то основным потребителем семян ели в подстилке являются рыжая полёвка и землеройка. Вместе с белкой они могут уничтожить от 50% (в ельнике сфагновом) до 98% (ельники кисличный и сложный) почвенного запаса семян.

Мышевидные грызуны могут стать основным препятствием для восстановления ели в производных лиственных лесах. Нами (Рысин, Шмальгаузен, 1964) в Серебряноборском опытном лесничестве проводились опытные посевы семян ели на площадках с различной формой подготовки (удаление травяного покрова, снятие корневой конкуренции и т.д.). Всходы появлялись в большом количестве, но вскоре почти полностью погибали – их верхушки с семенными оболочками скусывали мышевидные грызуны и склевывали птицы. Неудачным оказался опыт с посевом дуба – практически все появившиеся дубки были объедены и погибли.

Очень существенное влияние на возобновительный потенциал древесных пород могут оказывать *насекомые*. В.М. Яновский (1978) не только выявил видовой состав конофагов – вредителей шишек и семян лиственницы сибирской в Монголии, но и показал их связь с условия-



ми обитания. Например, установлено, что наиболее благоприятная экологическая обстановка для этой группы насекомых создается в высокогорных лиственничниках – разреженных, хорошо прогреваемых. Ниже по склонам в связи с возрастанием влажности и понижением температур условия для них ухудшаются. Еще более неблагоприятны субальпийские лиственничники, для которых характерны резкое похолодание и увеличение влажности, сильные ветры, сокращение сроков вегетационного периода. Наиболее опасным вредителем является лиственничная муха. Одна личинка этого вида, поселившись в шишке, повреждает не менее 40% семян; две-три личинки уничтожают семена в шишке полностью. Среди других вредителей – галлица, листовертка, хальцид-эвритома и трипсы.

Если сосновый подрост оказывается по тем или иным причинам поврежденным, то насекомые ускоряют его гибель. Т.М. Турундаевская (1966) нашла на молодых сосенках в Серебрянборском лесничестве 25 видов древесных насекомых. На подросте, обломанном лосем или погибающем от корневой губки, первыми поселяются точечная (иногда сосновая) смолёвка или большой сосновый лубоед. Послепожарным поселенцем является усач. Все это – вторичные вредители леса.

Важным компонентом лесной почвы является её **животный мир**, очень разнообразный и сложный, во многом определяющий процесс почвообразования. Если растения в процессе разложения вносят в почву органическое вещество, то одна из основных функций **почвенных позвоночных** состоит в его «перемешивании». Крот и мышевидные грызуны создают в подстилке и в почве разветвлённую сеть ходов; возникают пустоты, существование которых оказывает влияние на многие процессы в верхних почвенных горизонтах. По наблюдениям А.В. Быкова (1991), в лесах Подмосковья диаметр кротовых ходов около 5 см, в их сводах довольно много вертикально направленных вентиляционных отверстий. Эти ходы используются и мышевидными грызунами, которые создают ещё и собственные выходы. В лесах, нарушенных рекреацией, размеры норной сети уменьшаются, особенно в межкрупных пространствах. Причины: чрезмерное уплотнение почвы, сокращение кормовых запасов и возрастание беспокойства.

Крот прорывает подземные ходы – поверхностные (в верхнем 10-сантиметровом слое) и наклонные (на глубину до 30 см). В первом случае почвенный субстрат раздвигается и приподнимается, во втором он выбрасывается на поверхность (Абатуров, Бязрова, 1967). В липняке суммарная площадь выбросов составляет от 20–25 до 46–47%, за год выбрасывается на поверхность до 13 т/га. В чистых ельниках

выбросов очень мало или они могут вообще отсутствовать, но на богатых рыхлых почвах в ельнике волосистоосоковом они занимают 27–35% поверхности. Высота выброса – 5–9 см, площадь – 25–50 см<sup>2</sup>. Встречаемость выбросов связана с парцеллярной структурой лесного биогеоценоза. Спустя 2–5 месяцев после появления выброса он покрывается протонемой прорастающих мхов. В подмосковных лесах выбросы обычно зарастают *Atrichum undulatum*. Сквозь мох прорастают осоки волосистая и пальчатая, ландыш, лютик кашубский. Поселяются осока жестколистная, фиалка удивительная, зеленчук, могут появиться всходы древесных пород (Тихомирова, 1967).

Р.И. Злотин и К.С. Ходашова (1974) изучали участие слепыша в процессах, проходящих в лесостепных дубравах. Норы этого вида состоят из сложной системы кормовых ходов, расположенных в верхнем почвенном слое, и гнездовых камер, находящихся на глубине 2–3 м. Общая протяженность ходов одной норы может достигать нескольких сот метров. На участках леса на поверхность выносятся 200–300 кг на га (0,01–0,15% веса почвы в слое 0–20 см). На 1 га в среднем приходится 366 отдельных выбросов. Постепенно зарастая травой, они сохраняются в течение 4–5 лет. Нередко на них поселяются всходы древесных пород. По мнению выше названных авторов выбросы слепыша на полянах являются «экологическими руслами», по которым деревья и кустарники проникают на остепненные луга опушек и южных склонов балок.

Северная пищуха на Западном Саяне обычна в кедровых лесах (Хлебникова, 1975). Её влияние состоит не только в поедании растений, но и в перекапывании верхнего слоя почвы; площадь перерытых участков может достигать 5%. Это также отражается на состоянии растительности травяного яруса – меняется его структура и видовой состав. На нарушенных участках преимущество получают длиннокорневищные виды. При этом в несколько раз снижается продукция наземной фитомассы. Пищуха повреждает кустарники, особенно жимолость алтайскую, и массово уничтожает всходы и подрост древесных пород. На горях она надолго задерживает лесовозобновление, несмотря на то, что разреживает травяной покров.

Распределение землероев по типам лесных биогеоценозов определяется в большой степени обилием и доступностью почвенных беспозвоночных, которыми они питаются. Г.Е. Королькова (1975) установила, что «весьма интенсивный энергообмен и круглогодичная активность делают землероек существенным фактором почвообразования. Они вносят в подстилку и верхние слои почвы массу продуктов переработки беспозвоночных» (с. 143).

Очень разнообразна фауна *беспозвоочных*, населяющих почву. Почвенные беспозвоочные играют очень важную роль в биологическом круговороте вещества и энергии – они разрушают отмершие растения и их части, смешивают их с минеральными частицами почвы, многократно увеличивают поверхность опада, переносят его в ниже расположенные почвенные горизонты, рыхлят почву, увеличивают её порозность, стимулируют аэробные микробиальные процессы, создают условия для более быстрого и полного разложения и гумификации органических остатков, способствуют их переводу в формы доступные питанию растений. Деятельность почвообитающих животных тесно связана с почвенной микрофлорой (Стриганова, 1975). Переработка растительных остатков протекает в организмах животных при переваривании пищи и продолжается в их экскрементах. Косвенная роль животных состоит в увеличении площади растительных остатков и увеличении их доступности для микроорганизмов. Экспериментами доказано, что без участия почвенных беспозвоочных разложение опада идёт в несколько раз медленнее.

Предполагается, что обитающие в почве беспозвоочные составляют 70–80% биомассы животных организмов суши (Гиляров, Криволицкий, 1971), но даже, если это цифра не совсем точна, не приходится сомневаться в огромном биосферном значении этой большой и чрезвычайно разнообразной группы организмов. Степень их присутствия в биогеоценозе является выразительным и объективным показателем интенсивности обменных процессов.

По своей размерности почвенные беспозвоочные подразделяется на три основные группы – эумикрофауну, микрофауну и мезофауну (Гиляров, 1975). В группу эумикрофауны включены простейшие, коллатки, тихоходки, часть нематод. Они сосредоточены в почвенных норах, заполненных водой, и являются физиологически водными формами, дышащими кислородом, который растворен в воде. Динамика их численности и активности определяются запасом гравитационной влаги в почве (Стриганова, 2006). Группу микрофауны (микроартроподы, энхитреиды) составляют аэробные организмы, более крупные, занимающие более широкие воздушные полости. Мезофауна (мокрицы, многоножки, личинки насекомых, дождевые черви) имеют приспособления для рыхления почвы и прокладывания ходов, по которым они передвигаются.

С почвенными беспозвоочными связаны многие виды микроорганизмов, но эти взаимоотношения трактуются по-разному. Одни авторы считают, что микроорганизмы входят в пищевой рацион беспозвоочных. Другие полагают, что они разлагают растительные остатки в

кишечниках животных. Л.С. Козловская (1980) установила, что эти отношения более многогранны. «Микроорганизмы находят в кишечниках животных концентрированное органическое вещество, нейтральную реакцию, постоянную температуру и влажность. Животные получают дополнительные питательные вещества в результате разложения органических веществ микроорганизмами, а также синтезируемые ими ростовые вещества и витамины. Следовательно, определенные микроорганизмы не являются пищей беспозвоночных, в находятся с ними в симбиотических отношениях». (с. 238). Характер симбиоза зависит, в первую очередь, от характера питания, сложности физиолого-биохимической организации кишечного тракта животных и состава населяющей почву микрофлоры. Автор делит почвенных беспозвоночных на две большие группы:

1. Виды-нитролиберанты с симбиотическими взаимоотношениями с микроорганизмами, участвующими в круговороте азота. Все они – сапрофаги, выедающие из растительных остатков клеточное содержимое и не затрагивающие скелетные образования. Азот освобождается из более сложных соединений вплоть до образования подвижных форм. Две подгруппы:

– Гумусообразователи – дождевые черви и энхитриды.

– Прогумусообразователи – личинки двукрылых-сапрофагов и колемболы.

2. Виды-карболиберанты, участвующие, главным образом, в разложении безазотистых веществ, освобождая углерод (термиты, моллюски-фитофаги и др.).

Многие почвенные беспозвоночные (дождевые черви, нематоды, коллемболы и др.) питаются водорослями и грибами; и в этом случае отношения организмов разных групп очень сложны и неоднозначны. Мицелий ряда видов грибов ядовит, у других видов он может служить источником питания – постоянного или периодического. Почвенные беспозвоночные участвуют в распространении грибов (Козловская, 1980).

Недостаточную изученность функциональных связей почвенных сообществ, по мнению Б.Р. Стригановой (2006), определяют:

1. Мелкие размеры большинства представителей животного населения.

2. Недостаточная таксономическая изученность.

3. Сложность дифференцированной количественной оценки вклада отдельных видов в динамику почвенных процессов.

4. Широкие временные флуктуации (многолетние, сезонные, годовые) состава населения и обилия отдельных групп организмов.

Следуя системе «симфизиологических связей», предложенной В.Н. Беклемишевым (1951), Б.Р. Стриганова (2006) в качестве основных типов взаимодействий почвенных организмов выделяет:

1. Фабрические связи. Определяются созданием животными обитаемого пространства. Подавляющая часть почвенного населения представлена аэробными организмами. Основные типы сооружений – почвенные ходы, норы, камеры, подземные гнезда, напочвенные постройки (муравейники). Их функциональное назначение – обитание организма, обитание потомства организма – личинок, хранение запасов, ловля добычи. Материал, используемый для сооружения – минеральный, минеральный + продукты жизнедеятельности, биогенный. «Инженерная» деятельность почвенных животных существенно влияет на структуру почвы и распределение органического материала, а также на условия минерального питания растений и развитие почвенной микрофлоры.

2. Топические связи. Основная часть почвенных организмов связана с биогенными экотопами. Ими могут быть живые организмы (например, подземные части растений – корневища, корни и т.д.), их прижизненные выделения (экскременты), остатки умерших организмов (растительный опад, трупы животных), зоогенные конструкции в почве (ходы, норы и пр.).

3. Трофические связи. В почве преобладают гетеротрофы. Характеризуя типы питания почвенных беспозвоночных, Б.Р. Стриганова подразделяет их на три группы – каталомию, ксенофагию и сапрофагию. К первой группе относятся потребители живых растений и животных или только что убитых. Это – хищники, паразиты, фитофаги и микробофаги. Ксенофагия – питание выделениями непереваренными органическими остатками (копрофаги) и экскретами. Сапрофагия – питание органическими тканями, находящимися на разных стадиях разложения; эту группу составляют некрофаги (материал для питания – трупы животных) и фитосапрофаги (отмершие растения).

Для многих видов почвенной фауны характерен смешанный тип питания; например, в разных стадиях онтогенеза и в различных условиях (в частности, при разной влажности почвы) фитофагия может замениться сапрофагией.

4. Форические связи. Использование организмов других видов для расселения – имеется в виду перенос спор, семян, цист, яиц и пр. подвижными животными.

Животный мир чутко реагирует на **появление в лесу человека**. Давним видами воздействия на лесную фауну были охота и вырубка леса. В настоящее время все большее значение приобретают техногенное и рекреационное влияния. Загрязнение среды, изменение кор-

мовой базы, фактор беспокойства, уплотнение верхних горизонтов почвы, изменение состава и структуры растительных сообществ – все это отражается на составе и структуре зооценозов. В свою очередь, изменение последних меняет и биогеоценозы в целом, причем в ряде случаев меняется поведение видов. Разумеется, антропогенное влияние наиболее заметно затрагивает наземных позвоночных. Некоторые виды животных значительно сокращают свою численность или вообще исчезают вблизи крупных населенных пунктов. В первую очередь, это так называемые «промысловые» виды (лось, кабан, заяц, тетерев, глухарь, куропатка и т.д.). Очень уязвимы земноводные и пресмыкающиеся; они не только уничтожаются физически, но и всё чаще лишаются необходимых для них условий обитания. Количественно и качественно меняется состав орнитофауны. Снижается видовое разнообразие и обилие почвенных животных.

Как уже отмечалось выше, загрязнение атмосферы, понижая стабильность древостоев, создает предпосылки для вспышек размножения насекомых, которые пагубно действуют на лес, снижая продуктивность или вызывая усыхание древостоев. Но, с другой стороны, концентрация загрязняющих веществ (например, соединений фтора и серы) может быть столь значительной, что оказывается губительной для насекомых.

Рекреационные нагрузки меняют почвенные условия – уничтожается подстилка, изменяются объёмный вес и плотность почв и т.д., а это отражается на обитающих в них мелких млекопитающих. Сокращаются размеры норных сетей, изменяется видовой состав и характер группировок животных (Быков, 1991; Быков, Лысиков, 2004; и др.).

## Литература

- Абатуров Б.Д., Бязрова Е.А. Роющая деятельность крота в широколиственном лесу // Лесоведение. 1967. № 3. С. 44-49.
- Абатуров Б.Д., Карпачевский Л.О. О влиянии крота на почву в лесу // Почвоведение. 1965. № 6. С. 24-32.
- Абатуров Б.Д., Карпачевский Л.О. Влияние кротов на водно-физические свойства дерново-подзолистых почв // Почвоведение. 1966. № 6. С. 58-66.
- Балейшис Р.М., Падайга В.И. Влияние лося на лесовозобновление в Литовской ССР // Лесоведение. 1975. № 3. С. 67-73.
- Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56. Вып. 5. С. 3-30.
- Быков А.В. Размещение группировок мелких млекопитающих в северотаёжных лесах низовьев р. Онеги // Лесоведение. 1998. № 3. С. 77-83.

- Ветрова В.П., Гавриков В.Л. Роль усача *Monochamus urussovi* (Fisch.) в формировании возрастной структуры пихтовых древостоев // Лесоведение. 1988. № 5. С. 30-36.
- Ветрова В.П., Пашенова Н.В., Гродницкий Д.Л. Реакция пихты сибирской на заражение грибами – симбионтами чёрного пихтового усача // Лесоведение. 1992. № 3. С. 24-32.
- Волков В.А. Роль белки, мышевидных грызунов и землероек как потребителей семян в биогеоценозах южной тайги. – Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука. 1970. С. 143-149.
- Воронцов А.И., Иерусалимов Е.Н., Мозолевская Е.Г. Роль листогрызущих насекомых в лесном биогеоценозе // Журн. общ. биол. 1967. Т. 35. № 2. С. 172-187.
- Всеволодова-Перель Т.С., Егорова С.В., Надточий С.Э. Участие различных групп беспозвоночных-сапрофагов в разложении опада в дубравах южной лесостепи // Лесоведение. 1991. № 1. С. 80-84.
- Всеволодова-Перель Т.С., Романовский М.Г., Ильющенко А.Ф. Почвенное население естественных и искусственных дубрав лесостепи // Лесоведение. 1997. № 3. С. 60-68.
- Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и её значение в эволюции насекомых. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1949. 278 с.
- Гиляров М.С. Роль почвенных животных в формировании гумусового слоя почв // Успехи совр. биол. 1951. Т. 31. Вып. 2. С. 161-169.
- Гиляров М.С. Беспозвоночные животные и лесные биогеоценозы // Лесоведение. 1967. № 2. С. 27-34.
- Гиляров М.С. Почвенные животные как компоненты биогеоценозов // Журн. общей биологии. 1969 т. 26. № 3 С. 276-289.
- Гиляров М.С. Беспозвоночные – разрушители подстилки и пути повышения их полезной деятельности // Экология. 1970. № 2. С. 8-21.
- Гиляров М.С. Условия обитания животных разных размерных групп в почве. – Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука. 1975. С. 7-11.
- Гиляров М.С., Криволицкий Д.А. Радиоэкологические исследования в почвенной зоологии // Зоол.журн. 1971. Т. 50. Вып. 3. С. 329-342.
- Глазов М.В. Роль птиц в регуляции численности беспозвоночных в экосистеме дубравы. – Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. 1975. С. 143-147.
- Гниненко Ю.И., Седельник Н.Д. Сибирский коконопряд в Якутии в XX в. // Лесоведение. 2003 № 6. С. 71-73.
- Гурьянова Т.М. Пространственная стабильность очагов размножения рыжего пилильщика в сосновых культурах // Лесоведение. 1994. № 3. С. 32-38.
- Дёжкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г. Бобр. М.: Агропромиздат. 1986. 265 с.
- Демаков Ю.П. Влияние сосновой вершинной смолёвки на динамику опада в сосновых насаждениях // Лесоведение. 1994. № 4. С. 54-60..
- Динамика численности лесных насекомых. Новосибирск: Наука. 1984. 226 с.
- Динесман Л.Г. Вредная деятельность копытных в лесах СССР // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. 1959. Вып. 13. С. 5-24.

- Динесман Л.Г. Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев. М.: Изд-во АН СССР. 1961. 180 с.
- Динесман Л.Г. Изучение позвоночных животных как компонента биогеоценоза. – Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука. 1966. С. 148-162.
- Динесман Л.Г., Шмальгаузен В.И. Роль лосей в круговороте и превращении веществ в лесном биогеоценозе. – Природа Серебряноборского лесничества. М.: Наука. 1974. С. 323-327.
- Домников Г.В., Злотин Р.И. Изучение зоогенной дефолиации древостоев в дубравах средней лесостепи. – Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. 1975а. С. 28-31.
- Домников Г.В., Злотин Р.И. Связь продукции древостоя с дефолиацией крон гусеницами листовёртки в лесостепных дубравах. – Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. 1975б. С. 32-35.
- Дуров В.В. Использование кабаном растительных кормов на северо-западном Кавказе. – Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. 1975. С. 40-42.
- Егоров Н.Н., Соложеникина Т.И. Боярышниковая листовёртка – массовый вредитель дубрав Воронежской области // Зоол. журн. 1963. Т. 13. Вып. 10
- Завьялов Н.А., Зуева С.С. Влияние бобровых плотин на почвенный покров (на примере Дарвинского заповедника) // Лесоведение. 1998. № 5. С. 38-47.
- Захаров А.А. и др. Почвенные беспозвоночные рекреационных ельников Подмосковья. М.: Наука. 1989. 224 с.
- Захаров С.М. Влияние белки на естественное возобновление кедра корейского // Лесоведение. 1992. № 6. С. 74-77.
- Злотин Р.И., Исаков Ю.А., Ходашова К.С. Цели и задачи совещания по изучению роли животных в функционировании экосистем. – Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. 1975. С.3-5.
- Злотин Р.И., Ходашова К.С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М.: Наука. 1974. 200 с.
- Золотарёв А.А., Кумани М.В. Количественная оценка связи сообщества лесных птиц с местообитаниями в Хопёрском заповеднике // Лесоведение. 1997. № 2. С. 89-93.
- Иерусалимов Е.Н. Температурный режим и влажность воздуха в насаждении, поврежденном сосновым шелкопрядом // Лесоведение. 1973. № 6.
- Иерусалимов Е.Н. Изменение фитоклимата в очаге стволовых вредителей // Лесоведение. 1975. № 6. С. 27-35
- Иерусалимов Е.Н. Восстановление биомассы хвои и прироста в сосняке, поврежденном сосновым шелкопрядом // Лесоведение. 1977. № 6. С. 70-85.
- Иерусалимов Е.Н. Нарушение физиологических процессов у деревьев, поврежденных насекомыми-дефолиаторами // Лесоведение. 1979. № 2. С. 62-71.
- Иерусалимов Е.Н. Компенсационные процессы в насаждении, поврежденном листогрызущими насекомыми. – Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука. 1980. С. 74-87.
- Иерусалимов Е.Н. Особенности дефолиации лесного полога в очагах дубовой хохлатки // Лесоведение. 1990. № 6. С. 58-66.



- Иерусалимов Е.Н. Особенности дефолиации дуба в очагах массового размножения непарного шелкопряда и зимней пяденицы // Лесоведение. 1994. № 3. С. 10-21.
- Иерусалимов Е.Н. Зоогенная дефолиация и лесное сообщество. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2004. 263 с.
- Ильинский А.И. Надзор за хвое- и листогрызущими вредителями в лесах и прогноз их массовых размножений. М.: Гослесбумиздат. 1952. 212 с.
- Ильюшенко А.И. Зависимость отпада дуба от интенсивности объедания листогрызущими насекомыми. – Состояние дубрав лесостепи. М.: Наука. 1989. С. 74-77.
- Ильюшенко А.Ф., Смирнов К.А. О повреждении ели лосями // Лесоведение. 1981. № 5. С. 73-79.
- Иноземцев А.А., Земсков В.В., Перешкольник С.Л. Оценка энергетического взаимодействия птиц с беспозвоночными в экосистеме дубравы. – Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. 1975. С. 147-150.
- Исаев А.С., Гирс Г.И. Взаимоотношения насекомых дендрофагов и дерева. Новосибирск: Наука. 1975. 346 с.
- Исаев А.С., Киселев В.В., Овчинникова Т.М. Устойчивость древостоев пихты сибирской к повреждению насекомыми-ксилофагами // Лесоведение. 1990. № 6. С. 3-10.
- Исаев А.С., Овчинникова Т.М., Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г. Имитационное моделирование динамики численности сосновой пяденицы при различных климатических сценариях // Лесоведение. 1997. № 4. С. 40-48.
- Исаев А.С., Овчинникова Т.М., Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г., Тарасова О.В. Оценка характера взаимодействий «лес-насекомые» в лесах бореальной зоны в ходе возможных климатических изменений // Лесоведение. 1999. № 6. С. 39-44.
- Исаев А.С., Петренко Е.С. Биогеоценотические особенности динамики численности стволовых вредителей // Лесоведение. 1968. № 3. С. 56-65.
- Исаев А.С., Рожков С.В., Киселев В.В. Черный пихтовый усач. Новосибирск: Наука. 1988. 262 с.
- Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г. и др. Динамика численности лесных насекомых. Новосибирск: Наука. 1984. 224 с.
- Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г. и др. Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука. 2001. 374 с.
- Катаев О.А. Динамика естественного отпада в древостоях ели. // Лесоведение. 1990. № 6. С. 33-40.
- Козловская Л.С. Отношения почвенных беспозвоночных с микроорганизмами. – Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука. 1980. С.237-250.
- Козловский А.А. Лес и лось. Охрана леса от повреждений лосями. М.: ВНИИЛМ. 1964. 64 с.
- Коломиец Н.Г. Особенности массового размножения короеда-дендроктона в Западной Сибири // Лесоведение. 1990. № 6. С. 19-25.
- Коломиец Н.Г. Хрущи Западной Сибири и их роль в лесообразовательном процессе // Лесоведение. 2001. № 6. С. 51-56.
- Корнеева Т.М. Анализ населения птиц северо-восточной части лесопар-

- кового пояса Москвы. – Леса Восточного Подмосковья. М.: Наука. 1979. С. 127-145.
- Королькова Г.Е. Влияние птиц на численность вредных насекомых. М.: Изд-во АН СССР. 1963. 126 с.
- Королькова Г.Е. Закономерности распределения животных в дубравах Теллермановского леса. – Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов. М.: Наука. 1966. С. 113-145.
- Королькова Г.Е. Влияние землероек-бурозубок на беспозвоночных животных лесной подстилки и почвы. – Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. 1975. С. 140-143.
- Кузнецов Г.В. Роль копытных в лесных экосистемах (некоторые итоги и перспективы исследования). – Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука. 1980. С.88- 111.
- Курчева Г.Ф. Роль беспозвоночных в разложении дубового опада // Почвоведение 1960. № 4. С. 16-23.
- Кучеров С.Е. Влияние непарного шелкопряда на радиальный прирост дуба черешчатого // Лесоведение. 1990. № 2. С. 20-29.
- Линдеман Г.В. Древоядные насекомые в лесных сообществах. – Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. 1975. С.25-28.
- Линдеман Г.В. Роль насекомых-ксилофагов в динамике лесной растительности. – 3-и Сукачёвские чтения. М.: Наука. 1980. С. 60-86.
- Линдеман Г.В. Преодоление ксилофагами сопротивления дерева в разных природных зонах // Лесоведение. 1990. № 6. С. 26-32.
- Линдеман Г.В. Взаимоотношения насекомых-ксилофагов и лиственных деревьев в засушливых условиях. М.: Наука. 1993. 207 с.
- Линдеман Г.В. Структура популяций насекомых-ксилофагов // Лесоведение. 1994. № 3. С. 3-10.
- Лунёв А.Г. Короед-дендроктон как высокоагрессивный ксилофаг // Лесоведение. 1998. № 4. С. 72-79.
- Лямцев Н.И. Влияние листогрызущих насекомых на прирост дуба в порослевых дубравах // Лесоведение. 1995. № 6. С. 23-33.
- Лямцев Н.И. Прогнозирование динамики очагов непарного шелкопряда // Лесоведение. 1997. № 4. С. 29-39.
- Лямцев Н.И., Исаев А.С., Зукерт Н.В. Влияние климата и погоды на динамику численности непарного шелкопряда в Европейской России // Лесоведение. 2000. № 1. С. 62-67.
- Мамаев Б.М. Значение беспозвоночных животных в естественном разрушении древесины. – Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. 1975. С. 65-68.
- Мамаев В.В., Рубцов В.В., Уткина И.А. Влияние дефолиации крон дуба на ростовую активность поглощающих корней // Лесоведение. 2001. № 5. С. 43-49.
- Маслов А.Д., Матусевич Л.С. Факторы смертности короёда-типографа // Лесоведение. 1990. № 6. С. 11-18.
- Мозолевская Е.Г. Анализ популяций сосновых лубоедов // Тр. Всесоюз. энтомол. об-ва. Л.: Наука. 1983. Т.65. С. 19-39.
- Мозолевская Е.Г., Лебедева Г.С., Галасьева Т.В. Оценка и динамика численности насекомых-ксилофагов на вырубках // Лесоведение. 1979. № 2. С. 91-98.

- Мозолевская Е.Г., Рубцов В.В., Уткина И.А. Оценка роли дендрофильных насекомых в лесных биогеоценозах. – Насекомые в лесных биогеоценозах. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2004. С. 5-31.
- Мозолевская Е.Г., Уткина И.А. О роли хвое- и листогрызущих насекомых в лесных экосистемах. – Энтомологические исследования в Сибири. Красноярск: 2004. Вып. 3. С. 4-27.
- Моравская А.С. Степень устойчивости ранней и поздней форм дуба против насекомых. – Молодые лесоводы – сорокалетию Великого Октября. М.: 1957. С. 281-287.
- Омелько М.М., Омелько А.М., Омелько М.М. Роль маньчжурской белки в возобновлении кедра корейского во вторичных широколиственных лесах Приморья // Лесоведение. 2007. № 4. С. 68-72.
- Осмоловская В.И., Формозов А.Н. Очерки экологии некоторых полезных видов птиц леса. – Формозов А.И. и др. Птицы и вредители леса. М.: МОИП. 1950. С. 34-142.
- Пашенова Н.В., Ветрова В.П., Р.М. Матренина, Сорокина Е.Н. Офиостомовые грибы в ходах большого листовничного короёда // Лесоведение. 1995. № 6. С. 62-68.
- Пашенова Н.В., Ветрова В.П., Константинов М.Ю. Афанасова Е.Н. Офиостомовые грибы, переносимые короелом-типографом в хвойных лесах Центральной Сибири // Лесоведение. 2001. № 5. С. 32-37.
- Пашенова Н.В., Вишнякова З.В., Ветрова В.П. Структурные изменения микобиоты коры и древесины хвойных после повреждений сибирским шелкопрядом и стволовыми вредителями // Лесоведение. 1998. № 4. С. 11-19.
- Пашенова Н.В., Выдрякова Г.А., Ветрова В.П. Фитопатогенные микромицеты, ассоциированные с чёрным пихтовым усачом // Лесоведение. 1994. № 3. С. 39-47.
- Перель Т.С. Комплексы почвенных беспозвоночных в некоторых типах леса Серебряноборского опытного лесничества. – Стационарные биогеоценологические исследования в южной подзоне тайги. М.: Наука. 1964. С. 183-194.
- Плешанов А.С., Бережных Е.Д., Гамерова О.Г., Токмаков А.В., Эпова В.И. Эколого-хозяйственные группы насекомых в лесах зоны БАМ // Лесоведение. 1988. № 3. С. 21-26.
- Попова Н.Н. Влияние роющей деятельности мелких млекопитающих на распределение всходов древесных пород в хвойно-лиственном лесу. – Леса Подмосковья. М.: Наука. 1965. С. 208-211.
- Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука. 1966. 334 с.
- Работнов Т.А. О некоторых терминах, используемых в микологии // Микология и фитопатология. 1985. Т. 19. Вып. 6. С. 519-520.
- Рафес П.М. Массовые размножения вредных насекомых как особые случаи круговорота вещества и энергии в лесном биогеоценозе. – Защита леса от вредных насекомых. М.: Наука 1964. С. 3-57.
- Рафес П.М. О роли и значении растительноядных насекомых в лесном биогеоценозе. – Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов. М.: Наука. 1966. С. 3-74.
- Рафес П.М. Биогеоценологические принципы защиты леса от вредных насекомых // Лесоведение. 1968. № 3. С. 43-55.

- Рафес П.М. Изучение участия беспозвоночных животных – обитателей древесного яруса в функционировании лесных биогеоценозов. – Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. 1975. С.22-25.
- Реймерс Н.Ф. Природопользование. М.: Мысль. 1990. 640 с.
- Рожков А.С. Дерево и насекомое. Новосибирск: Наука. 1981. 176 с.
- Рожков А.С., Хлиманкова Е.С., Степанчук Е.С. Восстановительные процессы у хвойных при дефолиации. Новосибирск: Наука. 1991. 88 с.
- Рубцов В.В., Рубцова Н.Н., Уткина И.А. Динамика численности зелёной дубовой листовёртки в Теллермановской дубраве // Лесоведение. 1989. С. 48-56.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Насекомые-филлофаги в лесных сообществах: современные аспекты исследований. М.: Наука. 2006. С. 175-194.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М.: Гриф и К. 2008. 300 с.
- Рысин Л.П., Шмальгаузен В.И. О влиянии древостоя и подлеска на подрост посредством корневой конкуренции в сложных борах Подмоскovie. – Стационарные биогеоценологические исследования в южной подзоне тайги. М.: Наука. 1964. С. 90-99.
- Саблина Т.Б. Адаптивные особенности питания некоторых видов копытных и воздействие этих видов на смену растительности // Сообщения Ин-та леса АН СССР. 1959. Вып. 13. С. 32-43.
- Смирнов К.А. Формирование южнотаёжных фитоценозов при высокой плотности популяции лося // Лесоведение. 1989. № 3 . С. 37-45.
- Смирнов К.А. Формирование подроста и подлеска в ельнике под воздействием лося // Лесоведение. 1998. № 3. С. 68-76.
- Смирнов К.А. Влияние лося на формирование подроста и подлеска в ельниках южной тайги // Лесоведение. 2001. № 2. С. 46-52.
- Смирнов К.А., Серяков А.Д. Реакция ели европейской на повреждение коры лосем в южной тайге // Лесоведение. 2005. № 2. С. 32-37.
- Смирнова О.В., Голенкова П.Ф. Зоогенные изменения в травяном покрове Воронежского госзаповедника. – Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. 1975. С. 95-97.
- Стриганова Б.Р. Сравнительная характеристика деятельности разных групп почвенных беспозвоночных в процессах разложения лесной подстилки // Экология. 1971. № 4. С. 36-43.
- Стриганова Б.Р. Роль почвообитающих беспозвоночных в деструкционных процессах. – Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. 1975. С. 56-61.
- Стриганова Б.Р. Системный анализ биоценологических связей в почвенных сообществах. – Чтения памяти академика М.С.Гилярова. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2006. С. 16-38.
- Стриганова Б.Р., Чернов Ю.И. Трофические отношения почвенных животных и их зонально-ландшафтные особенности. – Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука. 1980. С. 269-288.
- Тараненко Л.И. Влияние колониального гнездования грачей на окружающую среду. – Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. 1975. С. 104-106.

- Тихомирова Л.Г. Закономерности формирования моховых синузий на земляных выбросах крота в широколиственно-еловых лесах Подмосковья // Лесоведение. 1967. № 5. С. 55-66.
- Тишков А.А. Трофические связи позвоночных животных с мхами. – Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. 1975. С. 53-55.
- Толкач В.Н. Изменение естественных фитоценозов под влиянием копытных в Беловежской пушче. – Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. 1975. С. 97-98.
- Турундаевская Т.М. Заселение насекомыми соснового подростка в связи с различными причинами его ослабления и гибели. – Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов. М.: Наука. 1966. С.97-112.
- Турундаевская Т.М. Особенности взаимоотношений чешуекрылых-ксилофагов с древесными растениями // Лесоведение. 1988. № 5. С.53-56.
- Уткина И.А., Рубцов В.В. Прорастание почек и регенеративное побегообразование у дуба после дефолиации насекомыми // Лесоведение. 1989. № 3. С. 46—54.
- Уткина И.А., Рубцов В.В. Рефолиация дуба черешчатого после повреждения насекомыми // Лесоведение. 1994. № 3. С. 23-31.
- Формозов А.И. Осмоловская В.И., Благодослов К.И. Птицы и вредители леса. М.: МОИП. 1950. 182 с.
- Хлебникова И.П. Воздействие северной пищухи на растительность кедровых гарей Западного Саяна. – Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. 1975. С. 42-45.
- Шварц С.С. Общие закономерности, определяющие роль животных в биогеоценозах // Журн.общей биологии. 1967. Т. 28. Вып. 2
- Яновский В.М. Повреждение насекомыми шишек лиственницы в Монголии // Лесоведение. 1978. № 1. С. 62-67.
- Яновский В.М. Активность насекомых-филлофагов в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. 1988. № 5. С. 56-68.
- Яновский В.М. Экологическая фаунистика лесных насекомых // Лесоведение. 1996. № 1. С. 49-55.
- Яновский В.М., Баранчиков Ю.Н., Первозникова В.Д., Новиков А.П. Реакция энтомофауны на дефолиацию пихтарников сибирским шелкопрядом // Лесоведение. 2001. № 5. С. 38-42.
- Янушко А.Д., Дунин В.Ф. Влияние лося на подрост и подлесок в Березинском заповеднике // Лесоведение. 1075. № 3. С. 74-79.

## Глава 5. МИКРООРГАНИЗМЫ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Биосферное значение микроорганизмов (бактерий, микроскопических грибов, водорослей, простейших), особенно связанных с почвой, исключительно велико. Они составляют значительную часть биомассы Земли, причём многократно превосходят макроорганизмы (растения и животных) по биохимической активности, имея значительно более высокое соотношение поверхности к объёму; «границы жизни» микроорганизмов намного шире, поскольку их деятельность осуществляется в температурных пределах от  $-13^{\circ}\text{C}$  до  $+110^{\circ}\text{C}$ , при pH – от 1 до 13, при осмотическом давлении – от бидистиллята до рапы и т.д. На протяжении всей истории органического мира микроорганизмы выступают в роли активных факторов преобразования верхнего слоя земной коры и постепенного превращения его в почву (Аристовская, 1984).

В «Основах лесной биогеоценологии» есть раздел «Микроорганизмы как компонент лесного биогеоценоза», написанный сотрудниками Лаборатории лесоведения АН СССР С.А. Егоровой, М.Г. Еникеевой и В.С. Большаковой (1964). В известной схеме биогеоценоза микробценоз показан как одна из его составных частей. Микроорганизмы изучаются на протяжении длительного периода, но обычно объектами исследования становились определенные физиологические или систематические группы. С.Н. Виноградский (1952) выделил две основные категории – зимогенную и автохтонную. Микроорганизмы, относящиеся к первой группе, участвуют в разложении свежих органических остатков, представители второй группы, обладающие мощным ферментативным механизмом, трансформируют перегнойные соединения. Позднее были выделены еще два подразделения: олиготрофы – организмы, способные существовать в условиях бедности питательными веществами и завершающие процесс минерализации органических веществ, и автотрофы, трансформирующие минеральные соединения почвы. Для группировок почвенных микроорганизмов Е.Н. Мишустин (1975) предложил использовать термин «ценоз». Несмотря на большие ареалы микроорганизмов численность и соотношение их группировок зависит в значительной степени от почвенно-климатических условий; это «приводит к возникновению специфических групп микроорганизмов, характерных для тех или иных почвенных типов» (Мишустин, 1984, с. 21).

Микроорганизмы есть во всех биогеоценологических горизонтах. Потоками воздуха они разносятся на большие расстояния, поднимаются на высоту в несколько километров. На листьях, коре, семенах и других частях растений обитает разнообразная эпифитная микрофлора. Но для лесных биогеоценозов особенно велико значение микроорганизмов, живущих в подстилке и в почве, и поэтому именно почвенные микроорганизмы обычно являются объектами исследования.

Содержание в почве микробных клеток зависит от её типа и находится в прямой зависимости от участия иловатых и пылеватых частиц, обладающих наибольшей поглощающей способностью. Большое значение имеют влажность почвы и кислотность почвенного раствора. Активность микробиологической деятельности в большой мере связана с сезонами года, поскольку она во многом определяется температурными условиями. В северных регионах её максимум приходится на конец лета, когда почва оказывается наиболее прогретой. Количество микроорганизмов снижается в засушливые периоды.

Развитию микрофлоры способствуют животные, разрыхляя почву и убустряя разложение растительных остатков; очень велико значение почвенных беспозвоночных. Можно без преувеличения сказать, что в формировании микробиоты биогеоценоза участвуют все его компоненты; в свою очередь, микробиота играет огромную роль в процессах разложения отмерших растительных и животных организмов, в минерализации органического вещества, а следовательно, и в обменных процессах.

Роль микроорганизмов очень велика в регулировании газового состава атмосферы, химического состава надземных и подземных вод. Не менее 65 элементов периодической системы подвержено воздействию микробов; прежде всего, это так называемые биофильные элементы (С, Н, О, N, S, Р). Нет ни одного биохимического процесса, который проходил бы без их участия. Подсчитано, что вся углекислота атмосферы при отсутствии процесса микробиологической минерализации органических веществ, но при сохранении фотосинтеза, была бы полностью исчерпана менее, чем за 20 лет (Умаров, 1999). Только микроорганизмами осуществляется круговорот азота (азотфиксация, нитрификация, денитрификация). В круговороте серы очень велика роль бактерий. Без микроорганизмов не осуществима полная минерализация органических остатков. Выделяя различные ферменты в окружающую среду, микроорганизмы разлагают сложные органические вещества и минеральные соединения на простые, доступные для растений. Необходимую энергию для роста и размножения они получают или при окислении (аэробы), или при брожении (анаэробы).

При разложении органических веществ меняется состав микрофлоры, проходят сукцессии микробных группировок. В начале наиболее активны быстро размножающиеся неспорообразующие бактерии и микроскопические грибы. На более поздней стадии распада преимущество получают обладающие более мощным ферментативным аппаратом спорообразующие бактерии и актиномицеты; они способны усваивать более устойчивые формы органического вещества (Егорова и др., 1964).

Основная экологическая функция актиномицетов – разложение в почве и на её поверхности органического вещества, в том числе таких устойчивых полимеров как целлюлоза, хитин, лигнин, гуматы. Они же оказывают существенное влияние на азотный баланс почвы; реакцией растений на инвазию актиномицетов является образование клубеньков на корнях, после чего начинается активная фиксация азота (Зенова, 1984). Обычно актиномицеты появляются на полусгнивших растительных остатках, после их «обработки» бактериями и грибами.

Специфические комплексы формируют дрожжи; они участвуют в разложении опада на начальных этапах этого процесса. Наибольшие плотность заселения этими организмами и их видовое разнообразие наблюдаются в подстилке, куда они заносятся вместе с растительными остатками. Но есть и собственно почвенные виды. Переносчиками дрожжей в лесу являются растительоядные животные – лоси, кабаны, белки, зайцы; дрожжи содержатся в их экскрементах. Дрожжи встречаются в самых различных экологических нишах – в гнездах рыжих муравьев, в ходах жуков-короедов, в раневых сокоотечениях и т.д. (Бабьева, Азиева и др., 1977; Бабьева, 1984; Гузев и др., 1980; Зайцев и др., 1979; и др.).

Самые примитивные, древние биогеоценозы обязательно имели микроорганизмы задолго до появления растений и животных; без их участия процессы синтеза органического вещества за счёт ассимиляции углекислоты и азота не были бы уравновешены процессами минерализации органических остатков.

Микрофлора лесных почв существенно отличается от микрофлоры почв открытых территорий; решающим фактором является формирование лесной растительности. Этот факт выразительно иллюстрируют сравнительные исследования населения микроорганизмов. Под лесными культурами по мере их развития оно постепенно сокращается, пока не выйдет на «уровень» биогеоценоза со спелым древостоем. О.С. Терехов и М.Г. Еникеева (1964) на примере лесов Серебряноборского лесничества показали, что после создания культур сосны на залежи общая численность микроорганизмов уже через 20 лет заметно снизилась и стала приближаться к микрофлоре сосняка со спелым древостоем. Эти



же авторы отметили, что микрофлора дубняка и липняка богаче, чем в сосняке, даже из группы сложных, но беднее, чем в почве залежи.

В лесных биогеоценозах количество микроорганизмов, продуктивность микробной массы, наряду с запасами легкогидролизуемого органического вещества, являются показателями потенциально эффективного плодородия почвы и имеют непосредственное отношение к продуктивности древостоев (Сорокин, 1998). Т.В. Аристовская (1967) называет микроорганизмы «живыми реактивами», создающими условия для других форм жизни и являющимися связующим звеном между живой и мёртвой природой. Почвенные микроорганизмы сохраняют в лесных биогеоценозах постоянный уровень органического вещества (гумуса), различных ферментов, аминокислот, органических кислот, витаминов, подвижного азота, поддерживают определённую, характерные для почвы данного биогеоценоза скорости разрушения и синтеза минералов и т.д. Вместе с почвенными животными они разлагают поступающие на поверхность почвы органические остатки, являясь важнейшим звеном в обменных процессах. В почвах, загрязнённых тяжёлыми металлами и минеральными удобрениями, микроорганизмы выполняют роль «дезинфекторов», трансформируя и детоксируя привнесённые соединения.

Поскольку часть микроорганизмов в почве связана с растениями, часть – с животными, не образуя функционально единой системы (микробоценоза), Д.Г. Звягинцев (1999) считает более правильным говорить о комплексе почвенных микроорганизмов – это «понятие более нейтральное и не предполагает обязательного взаимодействия отдельных элементов» (с. 103). Клетки микроорганизмов в почве, как правило, собраны в микроколонии, разделённые пустыми пространствами, превосходящими по своим размерам в сотни и тысячи раз пространства, занятые микроорганизмами. Эти колонии могут существовать сравнительно изолированно (Звягинцев и др., 1999).

О насыщенности почвы микроорганизмами говорят такие цифры: в грамме почвы их может быть от 1 до 10 миллиардов и даже нескольких десятков миллиардов (Звягинцев, 1978), а суммарная длина гиф микроскопических грибов может достигать сотни и тысячи метров на 1 г почвы (Полянская, 1996).

Для одних групп микроорганизмов почва – это жилище, где они постоянно живут и размножаются. Для других – это временное убежище, в котором они в состоянии анабиоза переживают неблагоприятные условия, в то время как их функционирование связано с живыми или отмершими растениями, с кишечником или экскрементами почвенной фауны и т.д. (Звягинцев и др., 1999).

Почвенные микроорганизмы могут и стимулировать, и ингибировать биохимические процессы (Зенова, 1986). Это стимулирующее действие обусловлено способностью продуцировать биологически активные вещества. Д.Е. Полонской с соавторами (1978) выявлено влияние метаболитов эпифитных микроорганизмов *Pseudomonas*, *Bacterium*, *Chromobacterium*, *Micrococcus*, *Sarcina*, взятых с различных частей растений семейства Сосновые, на прорастание семян сосны обыкновенной. Это влияние может быть как положительным, так и отрицательным.

Так называемые азотфиксирующие микроорганизмы поглощают атмосферный азот, включая его тем самым в биогеоценотические процессы. Исследования в этой области проводились С.В. Егоровой и Т.А. Калининской (1981) в лесных биогеоценозах нескольких типов в Восточном Подмоскowie. Установлено, что азотфиксация происходит преимущественно, в подстилке, причём менее активно в условно коренном ельнике с липой и более интенсивно в производных сосняке, липняке и березняке зеленчуковых. Активность азотфиксаторов в лиственных лесах имеет два максимума – летом в почве во время интенсивного развития травянистых растений и осенью при поступлении свежего опада. В хвойных лесах азотфиксация выражена очень слабо и сезонным колебаниям почти не подвержена.

Микроорганизмы участвуют в создании структуры почвы. Продукты их жизнедеятельности могут соединять почвенные частицы, склеивая их друг с другом. Микроскопические грибы скрепляют их гифами, формируя водопрочные агрегаты. При непосредственном и существенном участии грибов создаются гуминовые вещества. Водоросли и склеивают, и механически скрепляют почвенные частицы (Звягинцев и др., 1999).

Как уже отмечалось, состав микробиоты определяется характером биогеоценоза в целом. Е.В. Рунов (1957) сопоставил содержание микроорганизмов в подстилках территориально близких, искусственно созданных насаждений дуба, берёзы, ели, сосны и лиственницы. Общее количество микроорганизмов было наибольшим в березняке, меньшее (в 5–7 раз) – в ельнике и сосняке. В течение сезона состав микрофлоры подстилки меняется, соответствуя стадии её разложения; не остается постоянной и численность микроорганизмов в почвах. Е.В. Рунов и С.А. Валева (1962), изучая микрофлору таежных почв, установили, что в теплую погоду при отсутствии избытка влаги в почве к осени увеличивается количество актиномицетов и спорообразующих бактерий. В годы с неблагоприятными погодными условиями биологическая активность почвы снижается – тормозится разложение и минерализация растительных остатков.

Л.М. Носова с соавторами (1982) исследовала микробное население ельника лецинового волосистосокового (условно-коренной тип) и возникших после его вырубки березняка и липняка. Изменение почвенных условий отразилось на микробном населении почв, иллюстрацией чему служит таблица «микробных пейзажей», характеризующая его общий характер, а также участие основных групп микроорганизмов в верхних почвенных горизонтах. Очень велика роль «трансформаторов почвы» – дождевых червей; они не только являются деструкторами органического вещества, но и оказывают непосредственное влияние на увеличение численности микроорганизмов (Носова и др. 1984; и др.). В результате интенсифицируются биохимические процессы в почве, убыстряется обмен веществ и энергии. На примере нескольких типов сосновых культур авторами показана сезонная динамичность биологической активности почвы, достигающей максимума в конце весны – начале лета, когда всё ещё влажная почва хорошо прогревается благодаря неполной облиственности древесного полога. Осенью, несмотря на большую массу растительного опада и все ещё относительно благоприятные погодные условия, биологическая активность почвы уменьшается. Авторы связывают это явление с химическим составом свежего опада – повышенным содержанием полифенольных и иных соединений. Только после их выщелачивания атмосферными осадками опад становится пригодным для переработки почвенными беспозвоночными и микроорганизмами.

К.А. Гар (1975) проанализировала микрофлору почв нескольких типов южнотаёжных сосняков. Сохранились основные черты – низкая численность, отсутствие азотобактера и нитрифицирующих бактерий, слабое развитие целлюлозоразрушающих бактерий, преобладание в группе спорообразующих бактерий *Bac. agglomeratus* и *Bac. cereus*, а среди микроскопических грибов – аспорогенных грибов и видов *Penicillium*. Вместе с тем микрофлора каждого типа биогеоценозов имела свои специфические особенности, даже в количественном отношении. В подстилке сосняка кислично-черничного общее количество микроорганизмов было в 2,5 раза больше, чем в сосняке черничном, и в 7 раз больше, чем в сосняке зеленомошно-лишайниковом. В верхнем почвенном горизонте количество микроорганизмов наибольшим было в сосняке долгомошном, далее шли сосняки кислично-черничный, черничный и сосняк зеленомошно-лишайниковый. Л.М. Загуральская (2000) на примере подстилок сосновых лесов Карелии показала изменчивость структуры микробных комплексов, с одной стороны, в разных типах леса, а с другой – под древостоями разных возрастов – в них одни и те же трофические и таксономические группы

микрорганйзмов, но меняются их разнообразие и количество. С увеличением олиготрофности среды почва усиленно заселяется олиготрофной и олигонитрофильной микробиотой.

Особым микромиром является ризосфера растений – очень тонкий (несколько миллиметров) слой почвы, непосредственно примыкающий к корням и являющийся местообитанием большой и разнообразной группы почвенных микроорганизмов. Заселяя почву и формируя корневую систему, растения существенно влияют на видовой состав почвенных микроорганизмов. М.А. Литвинов (1977) называет ризосферу «своеобразным биогеоценозом», отмечая, что «ризосферный биотоп» имеет «двойственное значение для высшего растения. С одной стороны, он является очагом скопления и развития большой группы почвенных микроскопических грибов, играющей положительную роль в жизни зелёного растения, а с другой – очагом формирования более агрессивных форм почвенных фитопатогенов из мира грибов» (с.10). Эти формы возникают в ходе антагонистических взаимоотношений между грибами, обитающими в корневой сфере растения, и почвенными фитопатогенными грибами. В ризосфере непрерывно взаимодействуют различные группы микроорганизмов, находящихся при этом в состоянии динамического равновесия. Ризосферные грибы выполняют барьерные функции, предотвращая проникновение почвенных фитопатогенов в корни растений.

Способностью избирательно влиять на микрофлору ризосферы обладают и сами растения. З.Э. Беккер и И.В. Янгулова (1960) на примере грушанки круглолистной, щитовника острого и сныти показали, что это влияние осуществляется разными путями: непосредственным угнетающим действием, прямым стимулирующим воздействием, действием через стимуляцию роста видов-антагонистов, воздействием через угнетение и устранение антагонистов.

Микрофлора ризосферы древесных пород по сравнению с «фоновой» почвенной микрофлорой имеет ряд отличий, но пока их можно только констатировать, не делая обобщающих выводов – данные разных авторов очень разнятся между собой. Это касается и обилия микрофлоры, и её видового состава, и доминирующего комплекса видов. Слишком различны почвенные условия, а кроме того определенное влияние оказывают лесообразующие породы.

В.С. Большакова (1964), исследуя микрофлору ризосферы различных пород, установила, что она обильнее, но лишь в полтора-три раза, чем у «почвенного фона», и что она также зависит не только от типа почвы, но и от состава древостоя. Например, микроскопические гри-

бы более обильны под берёзой, чем под елью, сосной и дубом.. Некоторые группы микроорганизмов связаны с определёнными древесными породами: ризосфера хвойных пород богата грибами семейства Мукоровые, в ризосфере дуба лучше, чем под другими породами, представлены грибы из рода Триходерма.

С.В. Егорова и М.Ф. Степанова (1976) на корнях ясеня и дуба обнаружили не только все виды бактерий, встречающиеся в почве, но и виды, обитающие только в ризосфере. Общая численность бактерий в почве составила 4,7 млн. на 1 г почвы, тогда как в ризосфере дуба их было 8,7 млн., а в ризосфере ясеня – 18,3 млн. Для почвы характерно большое содержание спорообразующих видов рода *Bacillus*, на корнях ясеня доминировали неспорообразующие виды из рода *Pseudomonas*. Бактериальная флора ризосферы дуба занимает промежуточное положение.

Многие бактерии ризосферы древесных растений оказывают влияние на всхожесть и рост проростков (Орехов, 1975).

Изучая состав микромицетов нескольких древесных пород (сосна, ель, берёза, дуб), Л.Я. Каримбаева и Т.П. Сизова (1977) пришли к выводу о его связи с возрастным состоянием деревьев. У всех названных пород количество микромицетов увеличивалось с увеличением возраста дерева и уменьшалось тогда, когда начинала снижаться активность его жизнедеятельности.

К.А. Гаврилов (1950), исследуя микрофлору почв Лесной опытной дачи МСХА, наибольшее количество микроорганизмов обнаружил в почве под дубом, меньшее – под берёзой, лиственницей и сосной. О.С. Терехов и М.Г. Еникеева (1964) провели сравнительное исследование микрофлоры почвы в разных типах леса и пришли к заключению, что наиболее благоприятные условия для жизнедеятельности микроорганизмов создаются в лиственных лесах. Особенно богаты ими подстилка и верхние горизонты почвы в липняке волосистоосоковом. Далее по убывающей располагаются дубняк волосистосоковый, ельник с дубом лещиновый кисличный, сосняк лещиновый и сосновые культуры. В почвах по сравнению с подстилкой убывает количество неспорообразующих бактерий и возрастает относительное содержание спорообразующих бактерий, актиномицетов и грибов.

Е.В. Рунов и С.А. Валева (1962) исследовали микрофлору торфянисто-перегнойной и подзолистой почв нескольких среднетаёжных типов леса и выяснили, что в первом случае количество микроорганизмов значительно выше (в подстилке ельника на торфянисто-перегнойной почве общее количество микроорганизмов составляет около 65 млн/г почвы, в ельнике на подзолистой почве около 4 млн/г). Максимальное

содержание микроорганизмов – в подстилке и в самом верхнем слое почвы; с глубиной микробиологическая активность затухает. Уже в подзолистом горизонте (10–15 см) количество микроорганизмов в почве первого типа леса уменьшается до 2,5 млн/г, а в почве второго типа до 335 тыс/г. В горизонте ВС (45–50 см) общее количество микроорганизмов составляет 154 тыс/г и 97 тыс/г соответственно. Основная масса микроорганизмов – неспорообразующие бактерии. Им значительно уступают актиномицеты, микроскопические грибы и спорообразующие бактерии.

М.С. Озёрская и др. (1977) сопоставили состав комплексов подстилки и верхних слоев почвы в старовозрастных культурах сосны и ели. Часть видов обитает в обоих случаях, но неодинакова их встречаемость. Есть виды, встреченные только под сосной, и есть виды, встреченные только под елью.

Микроорганизмы нередко являются причиной заболевания растений. Например, ильмовые часто страдают от заболевания, получившего название «бактериальной водянки», или «мокрой древесины». Предположительно причиной его появления служит сложный комплекс бактерий и грибов. Заболевание проявляется в сокоотечении из отмерших сучков, трещин на стволах, механических повреждений, ходов ксилофагов. При длительном сокоотечении кора отмирает, растрескивается и отслаивается, обнажая древесину. Следствием заболевания является усыхание ветвей и даже всего дерева (Дервянкин, Николаевский, 1994).

Микроорганизмы участвуют в переработке пищи животными. На этой основе появилось понятие «зоомикробиотического комплекса» – особого функционального блока биогеоценоза. И.В. Стебаев (1984, с. 50) определяет его как «продукт длительной коэволюции растения, животных и микроорганизмов. Он обеспечивает кооперирование этих организмов в использовании ресурса, а также ускоренное возобновление органогенов и вертикальной миграции веществ в биогеоценозах». Еще одна форма связи микроорганизмов и животных – перенос последними спор почвенных микромицетов, причем разные виды животных переносят споры разных видов грибов (Александрова и др., 2005).

Сотрудники Института леса СО РАН в течение многих лет исследуют микробные комплексы в таёжных лесах Средней Сибири, в том числе с разной степенью антропогенной нарушенности (Богородская и др., 1999; Сорокин и др., 2000). В качестве интегрального показателя биологической активности почв использован коэффициент микробиологической активности (Кма), представляющий собой отношение суммарного количества разрушенной клетчатки и желатинины в почве к биомассе мик-

робов. Низовые пожары со средней интенсивностью меняют качественное соотношение в почве доминантных и содоминантных видов микроорганизмов, уменьшают их количество и массу. Пожары слабой интенсивности уменьшают численность всех групп микроорганизмов в 1,5–3 раза в подстилке, но в верхнем почвенном слое прогревание, улучшая гидротермические и трофические условия, стимулирует рост и развитие микроорганизмов и активизирует микробиологические процессы. После пожаров средней интенсивности в почве преобладают спороносные формы микроорганизмов и бактерии, использующие минеральный азот. В 15 раз снижается количество аммонификаторов и в 2 раза – целлюлозоразрушающих микроорганизмов. В результате изменяется биохимическая активность почв – интенсивность дыхания снижается в два раза, а ферментативная активность в верхнем почвенном слое – в 2–4 раза. Пожары высокой интенсивности уменьшают количество и биомассу всех трофических групп микроорганизмов еще в 2 раза. Через два года после пожара средней интенсивности микробные комплексы начинают стабилизироваться, после сильных пожаров увеличивается количество микроорганизмов всех групп кроме микромизетов.

Вырубка влечет за собой повреждение подстилки и верхних горизонтов почвы, происходящее в результате движения тяжелой лесозаготовительной техники и трелевки леса. В деформированных почвах уменьшается количество микроорганизмов, мобилизующих легкодоступные азотистые соединения, почти полностью исчезают актиномицеты, снижается коэффициент биологической минерализации органического вещества. Дополнительное поступление древесного опада, взрыхление и перемешивание подстилки вызывают перестройку микробоценоза – в нем усиленное развитие получают грибы (Загуральская, 1997). Увеличивается количество олигокарбофильных и олигонитрофильных бактерий, в микробных комплексах преимущество получают железоредуцирующие и денитрифицирующие микроорганизмы и практически исчезают железомарганцевые формы, характерные для ненарушенных почв.

Рекреационное лесопользование – еще один антропогенный фактор изменения почвенной микрофлоры, поскольку существенно меняются условия среды – освещенность, плотность почвы, её гидротермический режим, состав, количество и время поступления опада. Меняются численность, видовой состав и соотношения групп различных микроорганизмов, что, в свою очередь, влияет на процессы разложения и минерализации органического вещества. В.С. Большакова (1973, 1974), С.В. Егорова и В.А. Лаврова (1987) показали эту зависимость на примере нескольких типов сосняков. На интенсивно посещаемых

участках леса в результате частичного уничтожения подстилки и уплотнения верхнего слоя почвы снизилось общее количество микроорганизмов, изменилось соотношение их физиологических групп, в частности, снизилось обилие неспорообразующих бактерий, но увеличилось участие спорообразующих бактерий, уменьшилась интенсивность аммонификации и разложения клетчатки. Деятельность микроорганизмов ослабевает по мере увеличения степени нарушенности леса и становится более интенсивной в верхнем почвенном слое; минерализация органического вещества затрагивает более глубоко расположенные горизонты. Сильное вытаптывание минимизирует азотфиксацию, но она предварительно усиливается, когда лесные травы сменяются луговыми злаками. Особая ситуация создается на лесных тропинках; по данным О.Е. Марфениной и др. (1984), здесь число микроскопических грибов снижается в несколько раз.

Микроорганизмы настолько чутко реагируют на загрязнение почвы, что их можно использовать в качестве биоиндикаторов (Сорокин и др., 2000). М.В. Медведева и О.Н. Бахмет (2001) наблюдали за состоянием лесного микробного комплекса в районе Костомукшского горно-обогатительного комбината (Карелия) и установили изменение трофической структуры и формирование новой иерархии популяций. Увеличивается количество олигонитрофильных бактерий, а также видов, использующих органические формы азота. Вместе с тем те же авторы (Медведева и др., 2006) отмечают, что «не произошло нарушений главных функций микрофлоры лесных почв: минерализации растительного опада и многократной транслокации вовлеченных в миграцию элементов» (с. 77). Специфические комплексы микромицетов формируются в воздухе и почве городских территорий; эти изменения происходят даже в парках, удалённых от транспортных магистралей (Иванова и др., 2005).

## Литература

- Александрова А.В., Шипанов Н.А., Александров Д.Ю. Роль мелких млекопитающих в распространении спор почвенных микромицетов в лесных экосистемах. – Проблемы лесной фитопатологии и микологии. М.: Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. 2005. С. 14-19.
- Аристовская Т.В. Микрофлора как важнейший компонент биогеоценоза // Лесоведение. 1967. № 4. С. 47-54.
- Аристовская Т.В. Процессы почвообразования в связи с эволюцией микробиоценозов. – Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М.: Наука. 1984. С. 25-40.



- Бабьева И.П. Дрожжи в биогеоценозах разных природных зон. – Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М.: Наука. 1984. С. 131-141.
- Бабьева И.П., Азиева Е.Е., Левин С.В., Зайцев С.А. Численность дрожжей в лесных подстилках. – Изучение грибов в биогеоценозах. Л.: Наука. 1977. С. 32-33.
- Беккер З.Э., Янгулова И.В. О некоторых факторах, влияющих на распространение грибов в ризосфере растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. LXV. Вып. 4. С. 60-65.
- Богородская А.В., Сорокин Н.Д., Иванова Г.А. Влияние пирогенного фактора на микробные комплексы почв сосняков Средней Сибири // Лесоведение. 2005. № 2. С. 25-31.
- Большакова В.С. Микрофлора ризосферы древесных пород на дерново-подзолистых почвах Московской области. – Стационарные биогеоценоотические исследования в южной подзоне тайги. М.: Наука. 1964. С. 159-170.
- Большакова В.С. Изменение микрофлоры лесной почвы при нарушении коренного сосняка в лесопарковых условиях. – Лесоводственные исследования в Серебряноборском опытном лесничестве. М.: Наука. 1973. С. 77-87.
- Большакова В.С. Микрофлора лесных почв. – Природа Серебряноборского лесничества в биогеоценоотическом освещении. М.: Наука. 1974. С. 273-302.
- Виноградский С.Н. Микробиология почв. М.: Изд-во АН СССР 1952. 897 с.
- Гаврилов К.А. Влияние состава лесонасаждений на микрофлору и фауну лесных почв // Почвоведение. 1950. № 3. С. 22-39.
- Гар К.А. Микрофлора почв некоторых типов сосняков южной тайги // Лесоведение. 1975. № 1. С. 73-81.
- Гузев В.С., Зайцев С.П., Бабьева И.П. Микробное сообщество филлосферы ели // Биол. науки. 1980. № 2. С. 93-95.
- Деревянкин П.В., Миколаевский Н.Э. Патологическое сокоотечение у ильмовых пород // Лесоведение. 1994. № 3. С. 54-62.
- Егорова С.В., Еникеева М.Г., Большакова В.С. Микроорганизмы как компонент лесного биогеоценоза. – Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука. 1964. С. 300-371.
- Егорова С.В., Калининская Т.А. Азотфиксация в коренном ельнике и производных типах леса Подмосковья // Лесоведение. 1981. № 5. С. 31-37.
- Егорова С.В., Лаврова В.А. Влияние рекреационного лесопользования на микрофлору и азотфиксирующую активность почв в сосняках. – Природные аспекты рекреационного использования леса. М.:Наука. 1987. С. 108-126.
- Егорова С.В., Степанова М.Ф. Видовой состав бактериальной флоры ризосферы дуба и ясеня // Лесоведение. 1976. № 4. С. 38-45.
- Загуральская Л.М. Микробиологический мониторинг лесных экосистем подзоны северной тайги в условиях антропогенного воздействия // Лесоведение. 1997. № 5. С. 3-12.
- Загуральская Л.М. Динамика микробиологических параметров минерализации органического вещества в почвах сосновых лесов Карелии // Лесоведение. 2000. № 2. С. 8-13.

- Зайцев С.А., Гузев В.С., Бабьева И.П. Микробное сообщество в начальной стадии разложения хвои ели // Микробиология. 1979. Т. 48. Вып. 4. С. 738-744.
- Звягинцев Д.Г. Биологическая активность почв и шкалы для оценки некоторых её показателей // Почвоведение. 1978. № 6. С. 48-54.
- Звягинцев Д.Г. Строение и функционирование комплекса почвенных микроорганизмов. – Структурно-функциональная роль почвы в биосфере. М.: Геос. 1999. С. 101-112.
- Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М., Лысак Л.В., Марфенина О.Е. Роль микроорганизмов в биоценологических функциях почв. – Структурно-функциональная роль почвы в биосфере. М.: Геос. 1999. С.113-121.
- Зенова Г.М. Актиномицеты в биогеоценозах. – Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М.: Наука. 1984. С. 162-170.
- Зенова Г.М. Роль метаболитов во взаимодействиях микроорганизмов в ассоциациях природных экосистем. – Экологическая роль природных метаболитов. М.: Изд-во МГУ. 1986. С. 166-177.
- Иванова А.М., Кирцидели И.Ю., Мельник В.А. Микробицеты в антропогенно-загрязненной среде Санкт-Петербурга. Проблемы лесной фитопатологии и микологии. М.-Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. 2005. С. 158-162.
- Каримбаева Л.Я., Сизова Т.П. Биоценологические отношения в сфере древесных растений. – Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах». Л.: 1977. С. 59-61.
- Литвинов М.А. Структурные и функциональные особенности сообщества почвенных микроскопических грибов в ризосфере растений. – Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах». Л.: Наука. 1977. С. 7-10.
- Марфенина О.Е., Макарова Н.А., Смирнова В.П. Влияние рекреационного вытаптывания на микроскопические грибы в почве // Вестник МГУ. Сер. 17. Почвоведение. 1984. № 2. С. 28-31.
- Медведева М.В., Бахмет О.Н. Состояние почвенного десного микробного комплекса, загрязнённого поллютантами на северо-западе России // Лесоведение. 2001. № 6. С. 47-50.
- Медведева М.В., Бахмет О.Н., Яковлев А.С. Процессы деструктуризации опада ели в условиях аэротехногенного загрязнения // Лесоведение. 2006. № 4. С. 75-77.
- Мишустин Е.Н. Ассоциации почвенных микроорганизмов. М.: Наука. 1975. 107 с.
- Мишустин Е.Н. Ценозы почвенных организмов. – Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М.: Наука. 1984. С. 5-24.
- Носова Л.М., Гельцер Ю.Г., Раськова Н.В., Корганова Г.А., Шапеченкова В.А. Биологическая активность почв лесных и луговых биогеоценозов Подмосковья. – Комплексные биогеоценологические исследования в лесах Подмосковья. М.: Наука. 1982. С.129-144.
- Носова Л.М., Раськова Н.В., Гельцер Ю.Г. Особенности биологической активности сосновых культур Подмосковья. – Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М.: Наука. 1984. С. 171-185.

- Озёрская С.М., Запромётова К.М., Мирчинк Т.Г. Состав комплексов микромицетов в подстилках и почвах лесных биогеоценозов. – Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах». Л.: Наука. 1977. С. 93-94.
- Орехов Д.А. Влияние бактерий ризосферы древесных растений на прорастание семян сосны // Лесоведение. 1975. № 3. С. 85-88.
- Полонская Д.Е., Гукасян А.Б., Минина Е.Н. Влияние эпифитных микроорганизмов некоторых хвойных на прорастание семян сосны // Лесоведение. 1978. № 2. С. 54-59.
- Полянская Л.М. Микробная сукцессия в почве. – Автореф. докт. дисс. М.: Изд-во МГУ. 1996.
- Рунов Е.В. Роль микрофлоры в жизни леса. – Молодые лесоводы – сорокалетию Великого Октября. М.: 1957. С. 69-81.
- Рунов Е.В., Валева С.А. Микробиологическая характеристика лесных почв тайги Вологодской области // Тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР. 1962. Т. 52. С. 230-262.
- Сорокин Н.Д. Микробиологические факторы плодородия лесных почв и продуктивности древостоев // Лесоведение. 1998. № 1. С. 17-23.
- Сорокин Н.Д., Машанов А.И., Пашенова Н.В., Гродницкая И.Д., Евграфова С.Ю. Микробиологическая индикация нарушенных лесных экосистем Сибири // Лесоведение. 2000. № 2. С. 3-7.
- Стебаев И.В. Зоомикробиотические комплексы в биогеоценозах. – Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М.: Наука. 1984. С.40-52.
- Терехов О.С., Еникеева М.Г. Сравнительная микробиологическая характеристика некоторых лесных почв Серебряноборского и Подушкинского лесничеств Московской области. – Стационарные биогеоценологические исследования в южной подзоне тайги. М.: Наука. 1964. С. 171-182.
- Умаров М.М. Роль микроорганизмов в круговороте химических элементов в наземных экосистемах. – Структурно-функциональная роль почвы в биосфере. М.: Геос. 1999. С. 122-134.

## Глава 6. ЭДАФОТОПЫ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Эдафотоп на известной схеме биогеоценоза является одним из его компонентов. По определению В.Н. Сукачёва, это не только почвенные, но и гидрологические условия, а также «поверхностная горная порода». Эдафотоп находится в тесном взаимодействии с другими составляющими биогеоценоза – с растительностью, с животным миром, с микробным населением, с микобиотой, с климатическими условиями, причём он не только испытывает их влияние, но и, свою очередь, воздействует на эти компоненты. Нельзя понять природу сосняка скального, где почва представлена только скоплениями мелкозема в расщелинах между крупными обломками и выходами горных пород, не обращая внимания на эти породы. Точно также не будет «биогеоценологическим» описание сосняка лишайникового на аллювиальных песках, если не учитывать того, что стержневые корни части деревьев углубляются на несколько метров за пределы почвенного слоя в поисках грунтовой воды. У эдафотопы «свой» педоклимат, отличающийся от наземного, но во многом с ним связанный, «свой» животный мир, микробное население и микобиота. Всё взаимосвязано обменными процессами, всё взаимодействует друг с другом. В познании этого взаимодействия и состоит суть биогеоценологии.

Под эдафотопом нередко подразумевается почва в узком смысле – минеральный слой, «освоенный» корнями растений. Но ещё В.В. Докучаев рассматривал почву более широко – как поверхностно лежащие минерально-органические образования, которые всегда более или менее сильно окрашены гумусом и постоянно являются результатом взаимной деятельности живых и отживающих организмов (как растений, так и животных), материнской породы, климата и рельефа местности. По мнению С.В. Зонна (1964, с. 372), с биогеоценологической точки зрения под почвой *«следует понимать поверхностный слой литосферы, участвующий в биологическом круговороте и приобретающий свойства природного компонентного тела, с характерным для него непрерывным обменом вещества и энергии, обуславливающим его образование, плодородие, закономерности формирования и эволюцию»*.

Есть и такая точка зрения – почву следует рассматривать как «самостоятельное природное тело, так же, как самостоятельными при-

родными телами являются горные породы, природные воды, атмосфера» (Владыченский, 1999, с. 10).

Предполагается, что содержание «почвенного» компонента биогеоценоза полнее раскрывается понятием «биопедоценоз» (педосистема; это – «динамическое единство почвы и населяющих её живых организмов и корней») (Никитин, 1999, с. 74). Основными блоками биопедоценоза являются собственно почва и подпочва, образующие в совокупности макропочву, собственно почвенный и подпочвенный биоценоз, вместе составляющие биоценоз почвы. Нижняя граница почвы определяется глубиной активного проявления почвенно-образовательного процесса. В подпочве признаки этого процесса значительно ослаблены, но их можно наблюдать на глубине до 4 м; корни могут достигать глубины 10 м. В состав собственно почвенного биоценоза входят корни и ризоиды, позвоночные и беспозвоночные животные, микроорганизмы, продукты метаболизма растительных и животных организмов; в подпочвенном биоценозе – единичные корни, микроорганизмы, продукты метаболизма. Компонентами собственно почвы являются грубо- и тонкодисперсные минералы, гумус, растительные остатки, обменные ионы, водорастворимые соединения; подпочвы – минералы и подвижные соединения. В обоих случаях дополнительной составляющей является водно-воздушная фаза.

По специфике обмена веществ и энергии все лесные биогеоценозы можно объединить в три класса: аккумулятивно-элювиальный, транзитный и аккумулятивно-гидрогенный; каждому из них соответствуют определённые закономерности формирования и функционирования педосферы. Почвы по особенностям круговорота элементов С.В. Зонн (1995) предложил разделить на следующие типы:

1. Фульватный, с доминированием свободных и связанных кислотных соединений, часто их гумусоиллювиальной миграцией и образованием педохимических барьеров; два подтипа – мерзлотный и безмерзлотный.

2. Фульватный, с преобладанием свободных и фульватно-железистых соединений, интенсифицирующих элювирование большинства растворимых соединений, и образованием барьерных с новообразованиями горизонтов.

3. Гуматно-фульватный, с преобладанием свободных и насыщенных гумускислотных соединений, снижающих разложение минеральной части, периодически промывной, с лессивированием и образованием аккумулятивно-барьерных гумусовых горизонтов.

4. Фульватно-гуматный, с преобладанием гуматов Са и Fe, определяющих интенсивность аккумуляции и преобразования биосоединений со слабо выраженным перераспределением и типичным острук-

тированием гумусовой части профиля с преобладанием периодически промывного гидрорежима.

5. Гуматный, с преобладанием нейтральных и слабощелочных соединений.

6. Фульфатно-аллитный с преобладанием свободных фульво-кислотных соединений.

7. Гуматно-аллитный, отличающийся вторичным обогащением соединениями Са и ослаблением круговорота железисто-органических веществ.

Функции почв в биогеоценозах Е.Д. Никитин (1977) представил в виде следующей схемы:

I. Физические функции:

- 1) жизненное пространство для растений и животных;
- 2) жилище для ряда животных;
- 3) механическая опора для растений.

II. Химические и биохимические функции:

- 1) источник питательных веществ;
- 2) депо веществ;
- 3) катализатор и ингибитор процессов.

III. Физико-химические функции:

- 1) адсорбент поступающих веществ;
- 2) адсорбент микроорганизмов.

IV. Информационные функции:

- 1) сигнал сезонных биологических процессов;
- 2) пусковой механизм сукцессий.

V. Целостные функции почвы:

- 1) трансформация вещества и энергии;
- 2) буферная и защитная функция;
- 3) фактор эволюции организмов;
- 4) условие существования живых организмов.

Оценивая эту схему, Л.О. Карпачевский (1981) считает её не бесспорной, но полезной, так как она позволяет оценить конкретную роль почвы в биогеоценозе. Со своей стороны, он добавил еще несколько функций: хранилище семян растений, терморегуляция, конденсация электрических зарядов, геохимический и биохимический барьер от ряда веществ. Систематизация биогеоценологических функций почв продолжает обсуждаться (Добровольский, 1995; Никитин, 1999; и др.).

Перечисляя экологические функции почвы, Г.В. Добровольский и Л.О. Карпачевский (1999) на первое место ставят то, что она служит средой обитания разнообразных организмов – растений, животных,

грибов, микроорганизмов и в значительной степени определяет разнообразие населения суши. Вторая важнейшая экологическая функция почвы состоит в том, что она является центральным звеном при взаимодействии геологического и биологического вещества в биосфере. Третья важная функция почвы в том, что через неё осуществляется взаимодействие растений, микроорганизмов и животных; в почве продукты распада отмерших организмов переводятся в формы, доступные для растений. Плодородие почвы, наряду с климатом, является основой существования человека и его социальной эволюции.

Уникальная особенность почвы – трёхфазность её состава (одновременное сочетание твёрдой, жидкой и газообразной фаз), что обеспечивает широкую амплитуду экологических ниш для почвенной биоты (Гиляров. 1949). Некоторые авторы (А.А. Роде и др.) говорят о четырёхфазности почвы, считая биоту отдельной фазой.

Разнообразие почв Земли исключительно велико вследствие неоднородности природной среды; ещё В.В. Докучаев писал о пяти основных факторах почвообразования – климате, горных породах, рельефе, организмах и возрасте территории. Каждый фактор имеет множество градаций; ещё значительнее количество сочетаний этих градаций. Конечно, не все математически возможные сочетания в природе реально существуют, но тем не менее классификация их является очень сложной задачей. Приходится учитывать:

- органоминеральный состав почв, формирующихся в результате взаимодействия организмов, продуктов их жизнедеятельности и минеральной основы почвообразующей породы;
- суточную, сезонную, годичную и вековую динамику почвенных процессов и свойств почв;
- высокую пространственную изменчивость почвенных свойств;
- отсутствие чётких границ между разновидностями почв;
- длительность эволюции природных почв, сочетание современных и реликтовых признаков;
- возрастающее влияние деятельности человека на природный почвенный покров и формирование почв, в разной степени антропогенно изменённых;
- неоднородность реакции различных почв на антропогенные воздействия.

Следствием деятельности человека является нивелирование природного разнообразия почвенного покрова в целях большей приспособленности его к возделыванию относительно небольшого числа сельскохозяйственных культур и систем земледелия (Куст, Трофимов, 1999).

Почвенный покров следует рассматривать как «прерывно-непрерывное (дискретно-континуальное) образование» (Строганова, 1999). Почвы очень неоднородны порой даже в пределах участка, выбранного для пробной площади; причинами могут быть неоднородность почвообразующей породы, наличие микрорельефа, деятельность почвенной фауны, пространственная дифференциация растительного покрова. Даже в сосняке лишайниковом, где растительность имеет очень простую вертикальную структуру (древостой и лишайниковый покров) и относительно бедный видовой состав, свойственные этому типу леса поверхностно-подзолистые почвы имеют большую пространственную изменчивость морфологического строения, обусловленную хорошо выраженным микрорельефом и растительностью. В подстилке и почве обнаруживается влияние фитогенных полей деревьев. По направлению от ствола к межкроновому пространству почва подкисляется и обедняется элементами зольного питания. Лишайниковым парцеллам соответствуют самые бедные и самые кислые варианты почвы (Федорев и др., 2006).

Тем не менее, в почвенном покрове прослеживаются структурные единицы, признаками которых являются относительная устойчивость и автономность. Исходной единицей является элементарный почвенный ареал (термин В.М. Фридланда). Это участок территории, не имеющий внутри себя каких-либо почвенно-географических границ; в его пределах изменение свойств почвы имеет только количественный, но не качественный характер. В биогеоценологии ему адекватна (по занимаемой площади и критериям выделения) парцелла. Различают гомогенные и гетерогенные элементарные почвенные ареалы.

«Пестроте» почвенного покрова посвящены многие работы. По мнению Л.О. Карпачевского (1977, 1981) горизонтальную структуру почвенного покрова в лесном биогеоценозе можно уподобить сотам, состоящим из большого количества ячеек (тессер), связанных со структурой древостоев – чередованием фитогенных полей отдельных деревьев и окон. Однако, есть и другая точка зрения – «модель тессеры есть скорее идеал, чем реальность, повсеместно и без труда обнаруживаемая в лесных экосистемах» (Дмитриев и др., 1999, с. 59). Тессеры не могут быть отчётливо выраженными; скорее всего они проявляются только в верхней части почвенного слоя. Тем не менее, «организующая роль древостоя» в формировании пространственной структуры некоторых свойств почв не отрицается – она особенно заметно проявляется в изменчивости  $pH_{КС1}$  и содержании углерода в слоях 0–10 см и 10–20 см.

Вслед за Ю.П. Бялловичем (1960) Л.О. Карпачевский и А.И. Морозов (1994) выделяют биогеоценологические горизонты, в том числе и в



почве. Горизонты объединяются в страты, или свиты. Таковыми являются фитострата, охватывающая растительный компонент, мезострата (подстилка, «фабрика гумуса», слой деструкции органического вещества) и педострата (горизонты  $A_1$ ,  $A_2$  и  $B$ ), «накапливающая и хранящая результаты воздействия двух верхних страт на почвообразующую породу. Взаимодействие трёх страт приводит к вертикальной профильной дифференциации почвы» (Карпачевский, 1995, с. 39). Биогеоценотические горизонты и парцеллярная структура обуславливают анизотропность почвы, чем она отличается от материнской породы, которая, как правило, изотропна. В любом случае, в результате биогеоценотических процессов анизотропность почвы будет отличаться от первичной анизотропности геологических пород.

**Подстилка** в лесном биогеоценозе имеет столь важное и многогранное значение, что по праву рассматривается как один из его основных компонентов; это своего рода экотон между наземной частью фитоценоза и почвой. Лесная подстилка – очень динамичное образование; от скорости и направленности процессов трансформации содержащихся в ней органических веществ во многом зависит вся жизнь лесного биогеоценоза (Добровольский и др., 1999).

В числе условий, определяющих состав и количество лесной подстилки, Т.А. Шиханова (2000) называет широту местности, климат, полноту и бонитет древостоя, его состав, погодные условия и пр. Однако, если говорить о «главном», то это – породный состав, от которого зависит опад, и гидротермический режим приповерхностного слоя воздуха; именно они, в первую очередь, определяют основные параметры и «судьбу» подстилки.

Л.Г. Богатырёв (1995), сравнивая подстилку и почву, называет следующие существенные различия: подстилка – биогенное образование, существующее годы, с преобладанием органических соединений, с содержанием углерода – 30–50%, с содержанием азота – 1–3%, с максимальной пластичностью и минимальной резистентностью; почва – биокосное образование, существующее столетия и тысячелетия, с преобладанием минеральных соединений, с содержанием углерода от 0,5 до 15%, азота – менее 1%, с минимальной пластичностью и максимальной резистентностью. При определённых условиях подстилка может быть источником агрессивных органических кислот, определяющих подзолообразовательный процесс и его интенсивность (Зонн, 1995).

Материалом для формирования подстилки является **опад** – остатки растений, поступающие на поверхность почвы. Классификация лесных подстилок часто производится по составу опада. Значительную

часть года (исключая зимний период с минусовыми температурами) в подстилке с разной интенсивностью идут процессы разложения; разлагающийся опад является резервом питательных веществ, необходимых для растений. Л.О. Карпачевский (1981) выделил в древесном опаде две части: активную и неактивную. К активной относятся листья (хвоя), почечные чешуи, семена, соцветия, к неактивной – ветви, шишки, кора. Значительную часть опада составляют наземные органы травянистых растений и мхов. Важным показателем является скорость разложения опада и преобразования его в подстилку.

В каждом типе леса подстилка имеет свои особенности. В сосновом и еловом лесах поступление опада происходит в течение всего года с минимумом в летние месяцы и максимумом в сентябре-октябре. Это увеличение происходит в результате более интенсивного отмирания хвои, опада лиственных пород, образующих второй ярус древостоев и подлесок, и отмирания травяных растений. В лесах, где основу составляют породы, сбрасывающие листву или хвою перед началом холодного периода, максимум поступления опада приходится на конец вегетации. И масса, и фракционный состав опада в различных парцеллах неодинаковы (Дылис и др., 1975).

Наблюдения Л.Б. Холоповой (1977) в подмосковных лесах – ельнике лещиновом кисличном, сосняке лещиновом хвощово-разнотравном и березняке волосистоосоковом, проводившиеся с начала мая до конца октября, показали, что в лиственном лесу запасы подстилки в течение периода вегетации более изменчивы, чем в хвойных лесах; различия есть не только во фракционном и химическом составе подстилки, но и в характере выноса и накопления продуктов разложения растительного опада. Содержание химических элементов выглядит следующим образом: в сосняке –  $Ca > Al > Mg > K > P$ , в ельнике –  $Ca > Al > Mg > P > K$ , в березняке –  $Ca > Mg > Al > K > P$ . На кальций в подстилках хвойных лесов приходится 70–80% общего количества запаса, в лиственном лесу – более половины.

Даже на одном и том же участке леса количество опада в разные годы неодинаково. Г.А. Рыжкова и О.В. Рыжков (2004) приводят уникальные данные (за 40-летний период) по количеству опада на постоянных пробных площадях, заложенных в дубняках трёх типов в Центрально-Чернозёмном заповеднике. Например, в дубняке крапивно-снытевом масса листьев дуба менялась в пределах 1,43–4,58 т/га<sup>-1</sup>; среднее многолетнее – 2,93 т/га<sup>-1</sup> (коэффициент вариации – 24,4). Еще более вариабильной была масса листьев других пород (граба, ясеня, яблони, клёна татарского, осины) – от 0,08 до 1,62 т/га<sup>-1</sup> (коэффициент вариации – 64,2). Эта изменчивость обычно связана с погодными ано-

малиями (например, с поздними заморозками, повреждающими листовые почки).

Опад разных древесных пород имеет неодинаковый химический состав и разлагается с различной быстротой. По наблюдениям Н.И. Германовой (2000) в южной Карелии, в сосновых лесах на песчаных подзолах большую часть опада составляют трудно разлагаемые компоненты, в результате чего возврат в почву зольных элементов тормозится, а круговорот веществ становится замедленным. В березняках и ельниках на подзолистой суглинистой почве биогенные процессы идут заметно интенсивнее; по скорости разложения опада породы выстраиваются в ряд: сосна > ель > береза. В березняке из опада высвобождается по сравнению с 50-летним сосняком в 13 раз больше кальция, калия, магния и фосфора (в сумме).

Накопление слаборазложившихся растительных остатков характерно для лесных биогеоценозов бореального типа. Биогеоценозы неморального типа отличаются минимальной степенью накопления органических остатков. Даже в лесах сфагновой группы темпы разложения опада листовых пород поддерживаются на уровне, свойственном неморальным ельникам, что обеспечивается активной работой сапрофильного комплекса почвенных организмов (Коробов, 1989).

Наблюдая формирование подстилки в берёзово-осиновом лесу черничного типа на вырубке, пройденной пожаром, Т.А. Шиханова (2000) отметила, что в течение года в процессе разложения убыль в весе листьев берёзы составила 36,4%, листьев осины – 31,9%, хвои сосны – 25,2%, ветвей осины – 20%, шишек сосны – 15,1%. Интенсивность разложения опада кустарничков и трав находилась в интервале 26,6 (злаки)–77,4% (разнотравие). Мхи «поставляют» в подстилку отмирающие нижние части наземных органов и ризоидов. Опад кукушкина льна за год теряет в весе 16,5%.

Опад разлагается тем быстрее, чем значительнее содержание азота в растительных остатках, поскольку его недостаток затрудняет интенсивность деятельности микроорганизмов. Еще один важный критерий – отношение C/N; согласно Т.В. Аристовской (1965), для быстрого разложения опада величина этого соотношения не должна быть больше 25–30. Именно такое соотношение характерно для опада разнотравия, в то время как в неактивной части опада оно составляет 70–72. Поскольку распад растительного материала происходит в результате деятельности микроартропод, бактерий и микроскопических грибов, то большое значение имеет богатство почвы микрофлорой.

В разложении опада активно участвуют беспозвоночные сапрофаги – двупарноногие многоножки, личинки двукрылых, некоторые виды

дождевых червей; большое значение имеют погодные условия (Всеволодова-Перель и др., 1991).

При разложении подстилки в атмосферу поступает значительное количество углекислого газа, причём интенсивность минерализации органического материала коррелирует с температурой воздуха, содержанием азота и соотношением С : зола в разлагающейся массе; этот процесс обстоятельно рассмотрен Э.Ф. Ведровой и Т.Н. Миндеевой (1998)

Мощность и состав подстилки влияют на возобновление древесных пород. Еще в 20-х годах прошлого столетия Н.Н. Степанов (1929) считал химические свойства лесных подстилок основным фактором лесовозобновления. Но значение могут иметь и физические свойства. Подстилка поставляет в почву воднорастворимые минеральные и органические соединения. От нее во многом зависит гумусированность почвы, направленность ряда почвообразовательных процессов, почвенный климат (влажность, температурный режим, глубина промерзания и т.д.), она имеет свой животный мир и микробное население и т.д. Х.К. Ребане (1975, 1981) прослежено влияние опада берёзы, осины и лещины на появление всходов и выживаемость всходов ели; оно может быть и положительным (привносится дополнительное количество веществ, нужных для питания), и отрицательным – неразложившиеся листья придавливают семена и мешают прорастанию и нормальному развитию всходов.

А.Б. Лысиков (1987) пришел к заключению, что подстилка из еловой хвои тормозит прорастание семян и рост проростков ели. Причина – в повышенном содержании подвижных алюминия и закисного железа, а также в образовании в ходе минерализации большого количества низкомолекулярных органических кислот и полифенольных соединений, оказывающих ингибирующее действие. С.Г. Прокушкин и др. (2000) показали, что в сосновых лесах наибольшее ингибирующее воздействие на всхожесть и рост проростков сосны оказывают свежий опад и верхние слои подстилки.

Основными морфологическими показателями подстилки являются мощность, запас, строение, сложение, фракционный состав. А.П. Сапожников (1984) предлагает добавить к этому перечню состояние, связность, степень покрытия, прочность. Даже в лесах одной формации и сходной структуры подстилка может быть очень разной. Э.П. Попова и В.Н. Горбачёв (1987) показали это разнообразие на примере сосновых лесов Среднего Приангарья, сопоставив физические особенности подстилок в сосняках разных типов. В биогеоценозе формирование

подстилки тесно связана с характером фитоценоза. Поэтому обычно она неоднородна пространственно, соответствуя парцеллярному сложению; впрочем, и в пределах одной парцеллы подстилка меняется – от «организатора» парцеллы (дерева, середины окна в пологе и др.) её запасы закономерно изменяются (Карпачевский, 1979).

Все природные почвы заселены **животными**, состав и обилие которых определяются особенностями гидротермического режима, физико-химическими свойствами минеральной массы, составом и структурой растительного покрова и микробного населения. М.С. Гиляров (1949) рассматривает почвенное население как «биоценотический комплекс». «Специфичность почвы как среды обитания находит свое отражение в том, что население почвы по своему составу и даже по своей численности отличается высокой степенью постоянства в различных местностях, повторяемостью этого состава, экологическим сходством и большей или меньшей систематической близостью численно преобладающих групп. В свою очередь, животные влияют на формирование почвенного профиля и динамику гумуса, и их активность в почве в значительной мере определяет пространственную локализацию и темпы деструкционных процессов» (Стриганова, 1999, с. 135). На начальном этапе сингенеза беспозвоночные животные поселяются в скоплениях мелкозёма и создают из продуктов своей жизнедеятельности (экскрементов) органогенный слой – предшественник гумусового горизонта.

Д.А. Криволуцкий (1994) вслед за М.С. Гиляровым (1949) обращает внимание на трехфазность почвы – сочетание твердых частиц и полостей, заполненных воздухом или водой, Это определяет условия существования животного населения почвы и возможное присутствие как физиологически водных видов, так и физиологически строго наземных.

Степень обитающих в почве беспозвоночных присутствия в биогеоценозе является выразительным и объективным показателем интенсивности обменных процессов. Б.Р. Стриганова (1999), ссылаясь на опубликованные данные, приводит следующие цифры: в лесах южной тайги суммарная плотность почвенной микрофауны может превышать 1 млн. экз./м<sup>2</sup>; в лесостепных дубравах Центральной России она значительно ниже – 70 тыс.экз./м<sup>2</sup> и еще ниже в тропических лесах – 16 тыс.экз./м<sup>2</sup>. В обратном направлении меняется численность почвенной мезофауны – 1800, 2000 и 7500 экз./м<sup>2</sup>. Величина зоомассы может меняться от сотен миллиграммов до сотен граммов на 1 м<sup>2</sup>; она относительно невелика в таёжных почвах, несмотря на очень высокую плот-

ность заселения, и значительно выше в почвах широколиственных лесов. Существенные колебания обнаруживает величина суммарного метаболизма, являющаяся одной из важных функциональных характеристик почвенной фауны.

Крот и мышевидные грызуны создают в подстилке и в почве разветвленную сеть ходов; возникают пустоты, существование которых оказывает влияние на многие процессы в верхних почвенных горизонтах (Абатуров, 1966; Абатуров, Бязрова, 1967; Абатуров, Карпачевский, 1965, 1966; и др.). В лесах, нарушенных рекреацией, размеры норной сети уменьшаются, особенно в межкрупных пространствах. Причины: чрезмерное уплотнение почвы, сокращение кормовых запасов и возрастание беспокойства.

Главная биогеоценотическая роль **почвенных беспозвоночных** состоит в переработке растительных остатков и их гумификации – эти процессы протекают в организмах животных при переваривании пищи и продолжают в их экскрементах. Интенсивность их определяется таксономическим и экологическим составом почвенной фауны, соотношением форм с различными типами питания, с различным ферментативным аппаратом, особенностями их связей с другими организмами или типами их пищевых субстратов (Стриганова, Чернов, 1980). Почвенные беспозвоночные размельчают, рыхлят и перемешивают опад, изменяют его химический состав. Основными трофическими группами почвенных животных являются фитофаги, сапрофаги, хищники, некрофаги, паразиты. Типичные фитофаги питаются живыми тканями растений, в основном, корнями и живут в них (ризофаги), но многие способны питаться и отмершими частями растений. Для сапрофагов характерно питание отмершими тканями зелёных растений. Хищники обитают преимущественно в подстилке и в верхнем слое почвы. Некрофаги питаются трупами животных. Впрочем, для многих видов почвенной фауны характерен смешанный тип питания; например, на разных стадиях онтогенеза и в различных условиях (в частности, при разной влажности почвы) фитофагия может замениться сапрофагией. Б.Р.Стриганова (1980) различает два сапроблока почвенных животных:

- первичные разрушители растительных остатков,
- вторичные разрушители, детритофаги, микрофаги.

По связи с почвенной средой М.С. Гиляров (1949) выделил три основные группы почвенных беспозвоночных:

- геобионты – обитают в почве на протяжении всего жизненного цикла (дождевые черви, жуки жукелицы и др.),

– геофилы – с почвой связаны только на отдельных стадиях развития (личинки крылатых насекомых),

– геоксены – в почве находятся кратковременно (при неблагоприятной погоде, спасаясь от хищников и т.д.).

У многих почвенных беспозвоночных есть сложный комплекс микроорганизмов-симбионтов, включающий бактерии и простейшие. Животные не только сами перерабатывают опад, но и стимулируют деятельность микроорганизмов, что в несколько раз убыстряет процесс разложения (Кривоуццкий, 1994).

Основные функции животных организмов в разложении растительных остатков состоят в следующем (Стриганова, 1971; Кривоуццкий, 1994; и др.):

1. Растительная масса, проходя через кишечник животных, размельчается, значительно увеличивает свою поверхность, что является важной предпосылкой более быстрого разложения;

2. С помощью ферментов и энзимов симбиотических микроорганизмов разлагаются целлюлозная составляющая клеток и высвобождается лигнин;

3. Происходит частичная минерализация растительных остатков;

4. Минеральные частицы склеиваются метаболитами кишечника в комочки разных размеров, определяющие структурность почвы;

5. Передвижение животных в почве увеличивает её рыхлость, а лучшая аэрация стимулирует аэробные процессы разложения.

6. В кишечнике почвообитающих животных происходит конденсация лигнина с аммиаком, что ускоряет процессы гумификации.

Дождевые черви живут в подстилке и в верхних горизонтах почвы, перемешивают опад и минеральный почвенный компонент, разрушают и потребляют ткани растений и гнилую древесину. Наряду с растительными остатками они заглатывают и минеральные частицы; их копролиты отличаются высокой водопрочностью и способствуют созданию структуры почвы. Активными первичными разрушителями листового опада являются мокрицы, они также способны заселять и перерабатывать разлагающуюся древесину. В подстилке и в верхнем слое почвы встречаются черви-энхитреиды, поедающие ткани листьев и экскременты других беспозвоночных (кивсаяков и личинок двукрылых), Б.Р. Стриганова (1971) предполагает, что они завершают разложение клетчатки. Колемболам и панцирным клещам принадлежит большая роль в разрушении опада. Обитающие в огромных количествах нематоды после своей гибели образуют субстрат, богатый азотом, значительно убыстряя процессы разложения.

Каждый тип лесного биогеоценоза имеет только ему присущий комплекс почвенных беспозвоночных (Зиновьева, 1955; Перель, 1964; и др.), хотя определить контуры этого комплекса в природе столь же трудно, как и границы биогеоценоза, которому он присущ. Тем не менее, они могут быть использованы для построения эдафо-фитоценологических классификаций (Перель, Уткин, 1972). Вот конкретный пример (Перель, 1964):

В сосняке с липой снытево-кисличном (в статье Т.С. Перель – сосняк рябиново-лещиновый) и в сосняке с липой лещиновом на квадратном метре площади насчитывается примерно 165–170 экземпляров беспозвоночных. Значительно малочисленнее фауна почвенных беспозвоночных в сосняке с дубом лещиновом – примерно 100 экз/м<sup>2</sup>. В последнем случае резко сокращается количество дождевых червей в связи с явно пониженным плодородием почв. В сосняке с липой, где больше масса легко разлагающегося опада, обитает влаголюбивый и требовательный к качеству питания *Lumricus rubellus*. Его присутствие индицирует постоянно достаточную увлажненность почвы – в отличие от других дождевых червей он не способен при снижении влажности сворачиваться в клубок внутри предварительно построенных в почве капсул. Черви этого вида выходят на поверхность и способны перемещаться на большие расстояния. Вид *Allolobophora caliginosa*, доминирующий по численности в биогеоценозах этих типов, в основном, питается перегноем почвы. Значительно выше численность почвенных беспозвоночных, в том числе и дождевых червей, в ельнике с дубом лещиновом и дубняке с липой лещиновом.

Существенные различия обнаруживаются и в отношении других групп почвенных беспозвоночных. Например, в сосняке с дубом насекомые составляли 68,3%, многоножки – 13,3%, черви – 15,1%; в сосняке рябиново-лещиновом это соотношение было 34,4%, 13,3% и 49,8%, в сосняке с липой – 25,1%, 10,8% и 62,0%, в дубняке с липой – 19,8%, 4,7% и 73,7%. В сосняке с дубом оказалась наиболее высокой численность проволочников и личинок долгоносиков. В дубняке в большем, чем в других биогеоценозах, количестве были энхитреиды; только там были обнаружены круглые черви – мерметиды.

Изучая почвообитающих беспозвоночных в нескольких типах лесных биогеоценозов средней тайги в Вологодской области, Н.П. Кривошеина (1966) пришла к выводу, что для их распространения в одних случаях решающее значение имеют почвенные условия (например, наличие мощного гумусового горизонта), для других – толстый слой листового опада. Наиболее многочисленным и разнообразным оказалось животное население березняков черничного и разнотравного (312–



395 экз. на м<sup>2</sup>, в ельниках черничном и зеленомошном – только 40–67 экз. на м<sup>2</sup>). Различия есть в видовом составе. В ельниках на первом месте по обилию находятся личинки двукрылых и жуков (около 60% от общего количества), в березняках – энхитреиды и личинки двукрылых (77–78%). Ряд видов, обычных для березняков, в ельниках не встречается. С другой стороны, многие виды, типичные для ельников, есть и в березняках.

И.Н. Безкорвайная (2002) провела определение биомассы почвенных беспозвоночных в таёжных лесах нескольких типов на территории Красноярского края и пришла к заключению о тесной связи комплексов этих организмов с типами биогеоценозов.

Впрочем, есть и другая точка зрения – Д.М. Ласкова (1997), проводившая наблюдения в разных типах хвойных лесов на территории заповедника «Кивач», считает, что зоокомплексы под биогеоценозами разных типов одинаковы.

Вырубка леса качественно и количественно меняет почвенную фауну, и она не сразу восстанавливается. Т.С. Всеволодова-Перель и др. (1997) установили, что общая численность почвенных животных значительно выше в перестойных дубравах, чем в естественно восстановившейся дубраве, и тем еще более выше, чем в дубовых культурах.

Почвенные беспозвоночные, как и лесные биогеоценозы в целом, испытывают рекреационное воздействие (Захаров и др., 1989; и др.). Особенно сильное влияние оказывает вытаптывание – и на численность, и на состав, и на соотношение морфоэкологических типов населения. Например, в подмосковных березняках при значительных нагрузках общая численность представителей микроартропод снижается в 60–70 раз, а мезофауны – в 4–5 раз. Одновременно уменьшается видовое разнообразие – в 2–3 и в 20–25 раз, соответственно. Участками минимального повреждения являются приствольные участки и заросли кустарников, где хождение рекреантов затруднено. На участках среднеповрежденных численность дождевых червей уменьшилась на 40%, причем обнаружено 7 видов червей, а в зоне максимального воздействия только 3 вида. Разумеется, менее подвержены рекреационному давлению обитатели «глубин» (Юрьева и др., 1976).

Особую группу почвенных организмов составляют **водоросли**. М.М. Голлербах и Э.Л. Штина (1969) подразделяют их сообщества (альгосинузии) на три группы: наземные (в массе разрастаются на поверхности почвы), водно-наземные (растут на поверхности почвы, постоянно насыщенной водой) и собственно почвенные (населяют почвен-

ную толщу). В лесу в подзолистой почве водоросли могут встречаться на глубине до 1,5 м. Численность водорослей в 1 г почвы колеблется в пределах от нескольких тысяч до нескольких сотен тысяч клеток. Жизнедеятельность почвенных водорослей осуществляется за счёт или фотосинтетических реакций (фототрофы), или происходящих в темноте химических реакций (хемотрофы). В случае засухи водоросли способны обезвоживаться до воздушно-сухого состояния, сохраняя жизнеспособность. К числу свойств почвенных водорослей относятся также устойчивость к экстремальным температурам и к радиоактивному излучению (Штина, Голлербах, 1976а, 1976б). Основные систематические группы – водоросли синезелёные, зелёные, желтозелёные, диатомовые, эвгленовые, пирофитовые и красные. В почвах лесных биогеоценозов преобладают зеленые и желтозеленые водоросли. Э.А. Штина и М.М. Голлербах выделяют 9 основных жизненных форм водорослей, используя для их названий в качестве индексов начальные буквы наименований таксонов, которые можно считать эталонными (Ch-форма, C-форма и т.д.). На минеральных обнажённых субстратах водоросли часто являются первыми поселенцами – «пионерами»; активно разрушая минералы, они способны извлекать необходимые для себя минеральные соли и могут участвовать в формировании примитивных почв. В уже сформировавшихся почвах водоросли участвуют во многих биохимических процессах, влияют на физические и химические свойства почв и на их жизнедеятельность, контактируя с высшими растениями и микроорганизмами. Э.А. Штина и М.М. Голлербах (1976б) предполагают, что корни растений в большинстве случаев благоприятствуют существованию водорослей; в свою очередь, водоросли могут оказывать влияние на высшие растения, в их прижизненных выделениях обнаружены вещества высокой биологической активности. Водоросли накапливают в почве органическое вещество и азот, являясь еще одним компонентом биомассы. Для почвенных беспозвоночных и микроорганизмов водоросли – один из основных источников питания.

В описаниях фитоценозов, даже самых обстоятельных, о водорослях практически никогда и ничего не говорится. В этом отношении почти уникальна статья Н.А. Шмелёва и Р.Р. Кабирова (2007), в которой для некоторых типов хвойных и лиственных лесов Южного Урала даны краткие характеристики связанных с ними альгоценозов. В сосняке вейниковом альгоценоз состоит из 74 видов, в ельнике разнотравном – из 68 видов, в ельнике зеленомошнике – из 60 видов и т.д. Показано соотношение основных групп водорослей, названы виды-доминанты. Всего выявлено: 108 видов зеленых водорослей, 32 – хри-

зофитовых, 26 – диатомовых, 15 – сине-зелёных. Сравнительные исследования населения водорослей в сосняках и ельниках Подмосквы провела О.Я. Чаплыгина (1976). Она пришла к выводу, что комплексы доминирующих видов водорослей в обоих случаях близки, но есть и отличия, обусловленные неодинаковой освещенностью поверхности почвы, а также некоторыми физико-химическими параметрами. В сосновых лесах видовой состав водорослей более разнообразен. Роль отдельных групп водорослей зависит от сезона года.

Э.А. Штина (1984) называет водоросли «компонентом биогеоценоза». В другой работе, написанной совместно с М.М. Голлербахом, предлагается несколько иная трактовка: «Природные группировки водорослей в почвах входят составной частью в соответствующие почвенные биоценозы, объединяющие всех обитателей почвенного слоя. Почвенные биоценозы в свою очередь являются частью биогеоценоза...» (Голлербах, Штина, 1969, с. 13). Водоросли растут среди почвенных частиц, в подстилке, разрастаются на поверхности, поселяясь на свободных участках. Поскольку биомасса водорослей очень динамична даже в течение суток, её величина, определенная в какой-то момент, в несколько раз меньше суммарной продукции за относительно длительный промежуток времени, например, за вегетационный период. Основная масса водорослей поедается почвенными беспозвоночными (альгофагами). Это может оказывать существенное влияние на состав и численность водорослевых группировок. Оболочки водорослей способны поглощать и удерживать влагу в больших количествах, многие водоросли выделяют различные органические вещества. Благодаря этому водоросли служат центрами интенсивного развития гетеротрофных микроорганизмов (Штина, 1984). Влияние высших растений на водоросли осуществляется через фитоклимат, почвообразовательный процесс, через опад, но может быть не только косвенным, но и прямым – при контакте с корнями. Водоросли могут прикрепляться к корням, усваивать корневые выделения и влагу. В свою очередь, они способны оказывать влияние на высшие растения через выделяемые ими вещества, мобилизуя азот, а также стимулируя деятельность почвенных животных и микроорганизмов (Штина, 1984). Связь группировок водорослей (альгосинузий) с разными типами биогеоценозов выражается в видовом составе, в наборе видов-доминантов, в экологических особенностях; эти различия могут использоваться для индикационных целей (Голлербах, Штина, 1969; Штина, Голлербах, 1976а, 1976б).

Исследуя особенности почвенных водорослей в лесных биогеоценозах разных типов, Т.И. Алексахина (1971, 1972 и др.) показала их тесную зависимость от специфики типов леса, а в пределах биогеоце-

ноза – от парцеллярной структуры; результаты многолетних исследований, проводившихся в разных регионах и различных типах леса, обобщены в монографии «Почвенные водоросли лесных биогеоценов» (Алексахина, Щтина, 1984). Повышенное содержание водорослей наблюдается в ризосфере древесных пород и некоторых травянистых растений (Алексахина, 1972). Этот так называемый «ризосферный эффект» у ели составил 1,7–2,7, у сосны – 2,2, у осины – 3,1, у дуба – 2.1–2,3, у сныти – 0,8, у осоки волосистой – 1,3.

Т.И.Алексахина (2010) провела сравнительное исследование группировок водорослей в биогеоценозах двух типов – сосняке с дубом лещиновом чернично-разнотравном и липняке волосистоосоковом. Общее число видов сходно (62 вида – в сосняке и 60 видов – в липняке), но есть заметные различия в составе комплекса доминирующих видов, в количественном соотношении различных систем и в степени их развития, в спектрах жизненных форм. Сосновые леса, по сравнению с лиственными, бедны водорослями, но изучавшийся сосняк с дубом является «исключением» что объясняется значительным участием в составе древостоя и подлеска лиственных пород. Есть различия в распределении водорослей в подстилке и в почвенных горизонтах.

Загрязнение почвы промышленными и транспортными токсикантами отрицательно действует на альгофлору как на почвенную, так и на наземную. Существенные изменения обнаруживаются и при рекреационном воздействии, происходит «перестройка» водорослевых группировок – некоторые виды водорослей уменьшают свое обилие и могут почти полностью исчезнуть, другие, напротив, начинают развиваться более успешно (Алексахина, 1987).

Зависимость альгофлоры от породы-эдификатора при сохранении тех же почвенных условий показана Т.И. Алексахиной (1979) на примере нескольких типов леса Мещерской низменности – условно-коренного ельника с липой кислично-зеленчукового и производных от него сосняка с липой, липняка широколиственно-зеленчукового и березняка широколиственно-зеленчукового. Группировки почвенных водорослей в наблюдавшихся биогеоценозах различались по видовому составу, количеству и комплексу доминирующих видов.

### **Лесная растительность и почва**

Лесная растительность является важным фактором почвообразования. Её влияние осуществляется по разным направлениям:

– через изменение фитолимата (тепловой режим и осадки, их количество и химический состав),

– через опад, разный и количественно, и качественно; этой проблеме посвящены работы многих авторов (Абатуров, 1961; Ведрова, 1979; Винокуров и др., 1964; Карпачевский, 1977; Карпачевский и др., 1968, Карпачевский и др., 1987; и др.).

– через деятельность корней.

Влияние леса на климат, в том числе и на почвенный, подробно рассматривается в главе «Атмосфера лесных биогеоценозов». Перехватывая солнечную радиацию в дневное время суток и ослабляя теплоотдачу ночью, лес существенно изменяет температурный режим почвы, который во многом определяет активность жизнедеятельности растений. Летом лесная почва меньше прогревается, нет резких температурных перепадов. Зимой почва в лесу промерзает на меньшую глубину. На территориях с континентальным климатом и существованием многолетней мерзлоты глубина оттаивания почвы – главный экологический фактор, определяющий тип корневых систем древесных пород, скорость роста и характер распределения корней в деятельном почвенном слое (Абаимов и др., 1997; и др.).

Огромное значение имеют влажность и аэрированность почвы биогеоценоза. От степени аэрации зависит быстрота проникновения свободного кислорода в различные слои почвенной толщи, скорость удаления углекислоты, интенсивность накопления ряда восстановленных соединений, образующихся при недостатке кислорода (Орлов, 1968). На сырых, а тем более – затопляемых почвах растения испытывают недостаток или отсутствие кислорода, отмечается повышенное содержание углекислоты, в органах растений содержатся аммиак, метан, сероводород, закисные формы железа и т.д. В составе органических водорастворимых веществ преобладают низкомолекулярные органические кислоты, соединения типа дубильных веществ и продуктов их распада. В составе перегноя преобладают фульвокислоты. Уменьшается доступность большинства важных для растений макроэлементов и одновременно более доступными становятся многие микроэлементы: железо, марганец, медь, молибден, цинк, кобальт (Веретенников, 1989).

Специфика условий среды при затоплении оказывает сильное влияние на жизнедеятельность растений; нарушаются многие физиологические процессы, в частности – транспирация растений (Гулидова, 1958; Гулидова, Афанасьева, 1957; Гулидова, Юрина, 1962; и др.). О.Н. Солнцева (1977) считает, что интенсивность транспирации травяных растений зависит от почвенной влажности только в те периоды, когда высокие температуры воздуха сочетаются с минимальными запасами влаги в почве. Снижается оводнённость листьев (хвои), что сказывается на их

сосущей силе. Меньшей становится интенсивность фотосинтеза, заметно повышается интенсивность дыхания. Предполагается, что усиление энергетической активности листьев является одной из форм адаптации к изменению условий обитания (Веретенников, 1964, 1989).

Нарушаются процессы поглощения основных элементов минерального питания, снижается скорость их перемещения в проводящих корнях и аккумуляция в наземных органах. В период затопления корнеобитаемого почвенного слоя резко уменьшается интенсивность дыхания корней; при длительной высокой влажности почвы дыхание может оставаться затруднённым в течение продолжительного периода.

Скорость роста корней уменьшается. По наблюдениям А.Я. Орлова (1966), корни ели приостанавливали рост и даже частично отмирали в течение двух суток; корни сосны при 2–5 дней затопления не повреждались, а затем быстро возобновляли свой рост. Тонкие корни берёзы повреждались при 1–2-х суточном затоплении, но затем довольно быстро восстанавливались. Отмирание даже части корней, особенно – сосущих корневых окончаний, уменьшает площадь активной поглощающей поверхности.

Для выживания в условиях затопления деревья формируют поверхностную корневую систему. У ряда пород выявлена способность к массовой регенерации корней после ухода воды, придаточные корни отличаются более мезофильным строением.

По наблюдениям Н.А. Воронкова и В.М. Невзорова (1981), в Бузулукском бору на песчаных почвах глубина укоренения сосны и степень освоения корнями субстрата тесно связаны с его плотностью и минералогическим составом. В более бедных почвах, для которых материнской породой служили кварцевые пески, основная масса корней (85–95%) сосредоточена в верхнем почвенном горизонте. На более богатых (полиминеральных) почвах глубже 1 м проникает 35–40% общей массы корней и 30–35% наиболее деятельных тонких корней (диаметр до 1 мм). От глубины проникновения корней зависит жизнеспособность сосны, что особенно ощутимо в засушливые периоды. Тогда часть корней в верхнем почвенном слое отмирает, в глубинных слоях случаи гибели корней единичны.

Динамичность лесных биогеоценозов, обусловленная как естественными, так и антропогенными факторами, отражается и на почве. Изучению этой зависимости посвящено много исследований, проводившихся в самых разных природных условиях; для таких наблюдений особенно удобно сопоставление коренных (условно-коренных) и производных лесов (Паршевников, 1957; Винокуров, Миронов, 1968; Лысков, 1985, 2006 и др.).

## Антропогенное загрязнение почв

Наиболее распространённым видом антропогенного загрязнения почвы является действие кислотных дождей, оно вызвало массовую гибель лесов и в Европе, и в Северной Америке. Нарушается кислотное-основное и ионообменное равновесие, в результате чего возникает дисбаланс в минеральном питании. Для понимания механизмов происходящего наряду с исследованиями в природе очень полезны экспериментальные наблюдения.

Такой опыт был поставлен М.И. Макаровым и Н.П. Недбаевым (1994) в сосняке чернично-зеленомошном, ельнике сложном и березняке разнотравно-осоковым. Длительное искусственное подкисление почвы, имитирующее действие кислых атмосферных осадков, привело к росту кислотности, необратимому выщелачиванию обменных оснований, аккумуляции обменного алюминия. Наиболее значительные изменения захватывают верхний почвенный слой, где находится основная масса корней кустарничков и травянистых растений и значительная часть тонких корней деревьев и кустарников. Это отражается на характере растительности и приводит к её трансформации.

Лесная подстилка подвергается действию атмосферных токсикантов в первую очередь. Исследования в окрестностях комбината «Печенганикель» на Кольском полуострове обнаружило загрязнение подстилок никелем и медью в радиусе 25–35 км от его источника. Очевидно, что подстилка является важнейшим биогеохимическим барьером на пути миграции в почву тяжёлых металлов. В пределах 30–40 км повышена рН и понижено содержание обменных оснований. Нарушается баланс элементов питания (Копчик и др., 2001).

На промышленное загрязнение почвы чётко реагируют почвенные водоросли; это показал Р.Р. Кабиров (1997) на примере различных типов альгосинузий хвойных лесов в районе медно-никелевого комбината «Североникель» (Кольский полуостров); там около 80% выбросов составляют серосодержащие соединения. В меньшем количестве в почву поступают тяжёлые металлы, но их токсичное воздействие значительнее. Разрушение древесного и травяно-кустарничкового ярусов изменяет условия обитания – увеличивается освещённость, уменьшается напряжённость конкурентных отношений, меняется гидротермический режим и т.д. Это увеличивает видовое разнообразие альгофлоры. Но на участках с очень высокими техногенными нагрузками в результате выпадения наиболее чувствительных видов изменение альгофлоры идёт в противоположном направлении – она беднеет.

Значительное загрязнение почвы характерно для придорожных полос автомагистралей. В атмосферу, а затем и в почву поступают оксиды углерода и азота, углеводороды, тяжелые металлы – свинец, медь, кадмий, цинк и др., известные своей экологической опасностью. Их соединения накапливаются в подстилке и в почве, нарушают обменные процессы в растениях и биологический круговорот в целом (Лысков, 1996, 2000; и др.).

Следствием загрязнения почвы тяжёлыми металлами является повышение разветвленности корней у подроста древесных пород – возрастает частота закладки новых поглощающих и проводящих корней. Одновременно активизируется ветвление эктомикориз. В результате формируются более протяжённые корневые системы с большим числом поглощающих органов (Весёлкин, 2006).

Почвенная фауна очень чутко реагирует на состояние почвы в городских условиях и может быть использована в качестве индикатора (Криволуцкий, 1994).

Одним из видов загрязнения почвы может быть радиационное. Оно определяется, в первую очередь, типом излучения и его интенсивностью. Естественно, что в первое время наиболее загрязненными являются подстилка и самый верхний слой почвы, но затем радионуклиды начинают мигрировать вглубь почвы. Интенсивность миграции радионуклидов по почвенному профилю зависит от характера, мощности и условий минерализации лесной подстилки – основного накопителя радиоактивных веществ в биогеоценозе, дисперсности частиц и их растворимости, вида изотопов и формы соединений, которые они образуют, и других причин. Наибольшая подвижность радионуклидов проявляется в почвах гидроморфного ряда с высокой кислотностью и повышенным содержанием органики. Создание норной сети мелкими млекопитающими, перемешивание подстилки и верхнего слоя почвы кабанами снижает опасность вторичного (дефляционного) разноса радионуклидов (Влияние ионизирующего излучения..., 1996). Влияние радиационного заражения на животное население почвы обстоятельно исследовано в экспериментах и в районах Уральского радиоактивного следа, и Чернобыльской АЭС (Радиоэкология почвенных животных, 1985; Криволуцкий, 1994; и др.)

### **Влияние рубок на почву**

Лесосечные работы не только разрушают механически верхние горизонты почвы, но и могут менять характер почвообразовательного процесса, поскольку уничтожается фитоценоз, составляющий с поч-



вой неразрывное целое. Меняются гидротермические условия, растительность и т.д. А.А. Дымов и Е.М. Лаптева (2006), выявляя изменение подзолистых почв на участках концентрированных рубок в среднетаёжных сосняках на территории республики Коми, установили, что почва оказывается наиболее нарушенной на лесопогрузочных площадках (6–15% от площади лесосек). Далее по степени нарушенности следуют трелёвочные волокни (18–29%). Менее поврежденными остаются «пасечные» участки (59–71%). На лесосеках формируются подзолисто-глееватые почвы. Смена хвойных пород на лиственные снижает актуальную и гидролитическую кислотность почвы, изменяет качественное состояние гумуса.

### Литература

- Абаимов А.П., Прокушкин С.Г., Зырянова О.А., Каверзина Л.И. Особенности формирования и функционирования лиственных лесов на мерзлотных почвах // Лесоведение. 1997. № 5. С. 13-23.
- Абатуров Б.Д. Влияние роющей деятельности крота на круговорот веществ в лесном биогеоценозе // ДАН АН СССР. 1966. Т. 168. Вып. 6. С. 935-937.
- Абатуров Б.Д., Бязрова Е.А. Роющая деятельность крота в широколиственном лесу // Лесоведение. 1967. № 3. С. 44-49.
- Абатуров Б.Д., Карпачевский Л.О. О влиянии крота на почву в лесу // Почвоведение. 1965. № 6. С. 24-32.
- Абатуров Б.Д., Карпачевский Л.О. Влияние кротов на водно-физические свойства дерново-подзолистых почв // Почвоведение. 1966. № 6. С. 58-66.
- Абатуров Ю.Д. Влияние сосновых и берёзовых лесов на почвы Южного Урала // Почвоведение. 1961. № 6. С. 47-54.
- Абатуров Ю.Д., Богатырёв Ю.Г., Орлов А.Я. О роли глубоких корней в жизни сосновых молодняков на рыхлопесчаных почвах // Лесоведение. 1976. № 4. С. 18-25.
- Алексахина Т.И. Особенности флоры почвенных водорослей в разных типах леса // Ботан. журн. 1971. Т. 56. № 11. С. 1658-1669.
- Алексахина Т.И. Почвенные водоросли в ризосфере преобладающих растений лесных биогеоценозов // Экология. 1972. № 1. С. 45-48.
- Алексахина Т.И. Группировки почвенных водорослей в коренном и производном типах леса. – Леса Восточного Подмосковья. М.: Наука. 1979. С. 167-174.
- Алексахина Т.И. Сообщества почвенных водорослей в коренных и производных типах леса. – Леса Западного Подмосковья. М.: Наука. 1982. С. 219-226.
- Алексахина Т.И. Изменение почвенной альгофлоры сложных сосняков под влиянием рекреационных нагрузок. – Природные аспекты рекреационного использования леса. М.: Наука. 1987. С. 126-137.
- Алексахина Т.И. Группировки водорослей в некоторых естественных и антропогенно нарушенных лесах. – Серебрянборское опытное лесни-

- чество. 65 лет лесного мониторинга. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. С. 174-195.
- Алексахина Т.И., Штина Э.А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. – М.: Наука. 1984. 150 с.
- Аристовская Т.В. Микробиология подзолистых почв. М.-Л.: Наука. 1965. 183 с.
- Безкорвайная И.Н. Биомасса почвенных беспозвоночных таёжной зоны Красноярского края // Лесоведение. 2002. № 1. С. 38-44.
- Богатырев Л.Г. О классификации лесных подстилок // Почвоведение. 1990. № 3. С. 118-127.
- Богатырев Л.Г. Генезис лесных подстилок в различных природных зонах Европейской части России // Лесоведение. 1995. № 4. С. 3-11.
- Богатырёв Л.Г. Образование подстилок – один важнейших процессов в лесных экосистемах // Почвоведение. 2000. № 4. С. 501-511.
- Богатырёв Л.Г., Шенина Т.Г., Дуженко В.С. Формальные критерии для классификации лесных подстилок // Почвоведение. 1993. № 12. С. 57-64.
- Быков А.В. Норная сеть крота и мышевидных грызунов в рекреационных лесах Подмосковья // Лесоведение. 1991. № 3. С. 53-62.
- Бяллович Ю.П. Биогеоценологические горизонты // Тр. МОИП. 1960. Т. 3. С. 43-60.
- Ведрова Э.Ф. Влияние сосновых лесов на свойства почвы. Новосибирск: Наука. 1980. 102 с.
- Ведрова Э.Ф. Разложение органического вещества лесных подстилок // Почвоведение. 1997 № 2. С. 216-223.
- Ведрова Э.Ф., Миндеева Т.Н. Интенсивность продуцирования углекислого газа при разложении лесных подстилок // Лесоведение. 1998. № 1. С. 30-41.
- Веретенников А.В. Влияние временного избыточного увлажнения на физиологические процессы древесных растений. М.: Наука. 1964. 88 с.
- Веретенников А.В. Древесные растения на затопляемых почвах // Лесоведение. 1989. № 6. С. 64-72.
- Весёлкин Д.В. Морфология корневых систем и микоризообразование у семян пихты и ели в условиях воздействия выбросов медеплавильного комбината // Лесоведение. 2006. № 4. С. 52-60.
- Винокуров М.А., Миронов Н.А., Шакиров К.Ш. О пестроте химических свойств верхних горизонтов дерново-подзолистых почв в лесу. – Взаимоотношения леса с почвой. Казань: Изд-во Казан. ун-та. 1964. С. 119-133.
- Винокуров М.А., Миронов Н.А. Влияние смены березняков еловыми насаждениями на свойства дерново-подзолистых почв. – Вопросы генезиса и плодородия почв. Казань. Казан. ун-т. 1968. С. 51-60.
- Владыченский А.С. Понятие о почве как особом естественно-историческом теле. – Структурно-функциональная роль почвы в биосфере. М.: Геос. 1999. С. 10-19.
- Влияние ионизирующего излучения на сосновые леса в ближней зоне Чернобыльской АЭС. М.: Наука. 1996. 240 с.
- Воронков Н.А., Невзоров В.М. Корневая система сосны в связи с водным режимом песчаных почв // Лесоведение. 1981. № 6. С.14-23.

- Всеволодова-Перель Т.С., Егорова С.В., Надточий С.Э. Участие различных групп беспозвоночных-сапрофагов в разложении опада в дубравах южной лесостепи // Лесоведение. 1991. № 1. С. 80-84.
- Всеволодова-Перель Т.С., Романовский М.Г., Ильющенко А.Ф. Почвенное население естественных и искусственных дубрав лесостепи // Лесоведение. 1997. № 3. С. 60-68.
- Германова Н.И. Разложение опада как показатель интенсивности круговорота элементов в лесных насаждениях Южной Карелии // Лесоведение. 2000. № 1. С. 30-35.
- Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и её значение в эволюции насекомых. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1949. 278 с.
- Гиляров М.С. Роль почвенных животных в формировании гумусового слоя почв // Успехи совр. биол. 1951. Т. 31. Вып. 2. С. 161-169.
- Гиляров М.С. Почвенные животные как компоненты биогеоценозов // Журн. общей биологии. 1969. Т. 26. № 3 С. 276-289.
- Гиляров М.С. Беспозвоночные – разрушители подстилки и пути повышения их полезной деятельности // Экология. 1970. № 2. С. 8-21.
- Гиляров М.С., Криволицкий Д.А. Радиоэкологические исследования в почвенной зоологии // Зоол.журн. 1971. Т. 50. Вып. 3. С. 329-342.
- Голлербах М.М., Штина Э.А. Почвенные водоросли. Л.: Наука. 1969. 228 с.
- Горбачёв В.Н., Дмитриенко В.К., Попова Э.П., Сорокин Н.Д. Почвенно-экологические исследования в лесных биогеоценозах. Новосибирск: Наука. 1982. 184 с.
- Гулидова И.В. Транспирация деревьев и трав в зоне средней тайги и её зависимость от метеоусловий // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1958. Т. 41. С. 110-121.
- Гулидова И.В., Афанасьева Е.А. Влияние влажности почвы на интенсивность транспирации древесных и кустарниковых пород // Почвоведение. 1957. № 8. С. 46.
- Гулидова И.В., Юрина Е.В. Водный режим почвы и сезонный ход фотосинтеза и транспирации в древостоях // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1962. Т. 67. № 6. С. 102-112.
- Дмитриев Е.А., Рекурбатский И.В., Горелова Ю.В., Витязев В.Г. К организации свойств почвенного покрова под елями. – Структурно-функциональная роль почвы в биосфере. М.: Геос. 1999. С. 59-69.
- Добровольский Г.В. Структурно-функциональное разнообразие лесных почв. – Роль почвы в лесных биогеоценозах. М.: Наука. 1995. С. 22-37.
- Добровольский Г.В., Карпачевский Л.О. Введение. – Структурно-функциональная роль почвы в биосфере. М.: Геос. 1999. С. 3-6.
- Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. Функции почв в биосфере и экосистемах. М.: Наука. 1990. 259 с.
- Добровольский Г.В., Трофимов С.Я., Дорофеева Е.И., Лузиков А.В., Гей К.А. Скорость разложения лесных подстилок южнотаёжных ельников // Лесоведение. 1999. № 1. С. 3-9.
- Дылис Н.В. Лесная подстилка в биогеоценологическом освещении // Лесоведение. 1985. № 5. С. 3-8.
- Дылис Н.В., Носова Л.М., Сперанская Е.С. Особенности накопления и разложения подстилки в хвойных лесах Подмосковья // Лесоведение. 1975. № 6. С. 10-18.

- Дымов А.А., Лаптева Е.М. Изменение подзолистых почв на двучленных отложениях при рубках // Лесоведение. 2006. № 1. С. 42-49.
- Захаров А.А. и др. Почвенные беспозвоночные рекреационных ельников Подмосковья. М.: Наука. 1989. 224 с.
- Зиновьева Л.А. Почвенная фауна в различных типах леса Белорусского Полесья // Зоол. журн. 1955. Т. 34. Вып. 5.
- Зонн С.В. Почва как компонент лесного биогеоценоза. – Основы лесной биогеоценологии М.: Наука. 1964. С. 372-457.
- Зонн С.В. Состояние и перспективы изучения педосферы лесного биогеоценологического покрова. – Роль почвы в лесных биогеоценозах. М.: Наука. 1995. С.3-21.
- Кабилов Р.Р. Альгосинузии южной тайги и их изменения в процессе промышленного освоения территории // Ботан. журн. 1990. Т.75. № 12. С. 1717-1727.
- Кабилов Р.Р. Альгосинузии хвойных лесов в районе комбината «Североникель» (Кольский полуостров) // Лесоведение. 1997. № 3. С. 33-39.
- Карпачевский Л.О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во МГУ 1977. 312 с.
- Карпачевский Л.О. Закономерности распределения подстилки в некоторых лесах Подмосковья // Лесоведение. 1979. № 2. С. 99-102.
- Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. М.: Лесная промышленность. 1981. 263 с.
- Карпачевский Л.О. Роль биогеоценоза в формировании почв. – Роль почвы в лесных биогеоценозах. М.: Наука. 1995. С. 38-52.
- Карпачевский Л.О., Зубкова Т.А., Пройслер, М. Кенел, Г.Гитл, Горчарук Н.Ю., Минаева Т.Ю. Воздействие полога ельника сложного на химический состав осадков // Лесоведение. 1998. № 1. С. 50-59.
- Карпачевский Л.О., Киселёва Н.К. Пестрота почвенного покрова под широколиственно-еловым лесом // Почвоведение 1968. № 1. С. 10-24.
- Карпачевский Л.О., Морозов А.И. Вертикальное строение биогеоценоза // Почвоведение. 1994. № 2. С. 119-124.
- Карпачевский Л.О., Носова Л.М., Лозинов Г.Л. Влияние сосны на суглинистую дерново-подзолистую почву. – Динамика естественных и искусственных лесных биогеоценозов Подмосковья. М.: Наука. 1987. С. 34-51.
- Карташёв Ф.В., Чесноков С.В. Особенности строения системы анизотропности почв в пределах сфер влияния 300- и 120-летней елей // Лесоведение. 2000. № 1. С. 56-61.
- Козловская Л.С. Почвенная фауна и её сезонная динамика в заболоченных типах леса Кадниковского лесничества Вологодской области // Тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР. 1962. Т. 52. С. 210-229.
- Козловская Л.С. Отношения почвенных беспозвоночных с микроорганизмами. – Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука. 1980. С.237-250.
- Козловская Л.С. Особенности взаимоотношений почвенных беспозвоночных с микроорганизмами. – Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М.: Наука. 1984. С.53-65.
- Копчик Г.Н., Копчик С.В., Мурашкина-Миис М.А. Химические свойства лесных подстилок в условиях атмосферного загрязнения // Лесоведение. 2001. № 6. С. 22-30.

- Коробов Е.Д. Скорость разложения опада в южнотаёжных ельниках в связи с деятельностью беспозвоночных сапрофагов // Вестник МГУ. Сер. 17. Почвоведение. 1984. № 1. С. 36-42.
- Коробов Е.Д. Разложение опада листовных пород в ельниках южной тайги // Лесоведение. 1989. № 3. С. 66-69.
- Кошельков С.П. О формировании и подразделении подстилок в хвойных южнотаёжных лесах // Почвоведение. 1961. № 10. С. 19-29.
- Криволицкий Д.А. Роль панцирных клещей в биогеоценозах // Зоол. журн. 1976. Т. 55. Вып. 2. С. 226-236.
- Криволицкий Д.А. Почвенная фауна в экологическом контроле. М.: Наука. 1994. 269 с.
- Кривошеина Н.П. Почвообитающие позвоночные основных типов леса Кадниковского лесничества Вологодской области. – Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов. М.: Наука. 1966. С. 166-180.
- Курчева Г.Ф. Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков. – М.: Наука. 1971. 155 с.
- Куст Г.С., Трофимов С.Я. Разнообразие почв на Земле как следствие географического разнообразия факторов и условий почвообразования. – Структурно-функциональная роль почвы в биосфере. М.: Геос. 1999. С. 29-36.
- Ласкина Д.М. Влияние типа леса и смен древесных пород на почвенных беспозвоночных в средней тайге (Карелия) // Лесоведение. 1997. № 2. С. 85-88.
- Лысиков А.Б. Влияние химических веществ еловой подстилки на прорастание семян и всходы ели // Лесоведение. 1987. № 6. С. 77-81.
- Лысиков А.Б. Изменение некоторых свойств почвы при смене берёзовых древостоев еловыми // Лесоведение. 1985. № 2. С. 88-91.
- Лысиков А.Б. О фитотоксических свойствах подстилки и почвы ельников // Лесоведение. 1989. № 3. С. 31-36.
- Лысиков А.Б. Влияние автомагистрали на почвенно-экологические условия сосновых насаждений // Лесоведение. 1996. № 2. С. 73-84.
- Лысиков А.Б. Изменение химических и фитотоксических свойств почвы сосновых лесов вдоль автодорог // Лесоведение. 2000. № 1. С. 51-55.
- Лысиков А.Б. Трансформации лесорастительных свойств почвы под влиянием смены пород в южной тайге. – Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении. М.: Наука. 2006. С. 82-96.
- Макаров М.И., Недбаев Н.П. Изменение свойств лесных почв под воздействием кислых осадков в условиях эксперимента // Лесоведение. 1994. № 5. С. 26-35.
- Никитин Е.Д. О биогеоценологических функциях почв // Вестник МГУ. Сер. почв. 1977. № 1. С. 13-19.
- Никитин Е.Д. Почва как биокосная полифункциональная система, разнообразие и взаимосвязь почвенных экотипов. – Структурно-функциональная роль почвы в биосфере. М.: Геос. 1999. С. 74-81.
- Орлов А.Я. Влияние избытка влаги и других почвенных факторов на корневые системы и продуктивность еловых лесов южной тайги. – Влияние избыточного увлажнения на продуктивность лесов. М.: Наука. 1966. С. 5-56.
- Орлов А.Я. Аэрация лесных почв и методы её оценки // Лесоведение. 1968. № 3. С. 80-90

- Орлов А.Я., Кошельков С.П. Почвенная экология сосны. М.: Наука. 1971. 322 с.
- Орлов А.Я., Кошельков С.П., Взнуздаев Н.А. Водный режим сосняков южной тайги // Лесоведение. 1970. № 2.
- Паршевников А.Л. Влияние смены ели берёзой на лесорастительные свойства торфянисто-перегнойных почв. – Молодые лесоводы – сорокалетию Великого Октября. М.: 1957. С. 26-35.
- Перель Т.С. Комплексы почвенных позвоночных в некоторых типах леса Серебряноборского опытного лесничества. – Стационарные биогеоэкологические исследования в южной подзоне тайги. М.: Наука. 1964. С. 183-194.
- Перель Т.С., Уткин А.И. Характеристика экологических условий в широколиственно-еловых типах леса по почвенно-зоологическим данным // Лесоведение. 1972. № 1. С. 29-423.
- Попова Э.П., Горбачёв В.Н. Состав и физические свойства подстилок в сосновых лесах Среднего Приангарья // Лесоведение. 1987. № 5. С. 11-19.
- Прокушкин С.Г., Бузыкин А.И., Каверзина Л.Н., Прокушкин А.С. Роль водных экстрактов лесных подстилок в возобновительных процессах южнотаёжных сосняков // Лесоведение. 2000. № 5. С. 59-65.
- Рахтеенко И.Н. Рост и взаимодействие корневых систем древесных растений. Минск: Изд-во АН БССР. 1963. 254 с.
- Радиоэкология почвенных животных. М.: Наука. 1985.
- Ребане Х.К. Влияние опада листьев берёзы, осины и лещины на появление всходов и выживаемость семян ели обыкновенной // Лесоведение. 1975. № 1. С. 64-72.
- Ребане Х.К. Влияние опада листьев осины и берёзы на всхожесть семян ели // Лесоведение. 1981. № 2. С. 42-51.
- Ремезов Н.П. Разложение лесной подстилки и круговорот элементов в дубовом лесу // Почвоведение. 1961. № 7. С. 1-12.
- Роль подстилки в лесных биогеоценозах. М.: Наука. 1983. 240 с.
- Рыжкова Г.А., Рыжков О.В. Динамика листового опада в дубравах Центрально-Чернозёмного заповедника // Лесоведение. 2004. № 4. С. 20-27.
- Сапожников А.П. Лесная подстилка – номенклатура, классификация и индексация // Почвоведение. 1984. № 5. С. 96-105.
- Солнцева О.Н. Связь транспирации травяного покрова с особенностями внутренней среды хвойных насаждений в Подмосковье // Лесоведение. 1977. № 4. С. 43-49.
- Степанов Н.Н. Химические свойства подстилки как основного фактора естественного лесовозобновления // Тр. по лесному опытному делу ЦЛЮС М.: 1929. Вып. 2. 86 с.
- Стриганова Б.Р. Сравнительная характеристика деятельности разных групп почвенных беспозвоночных в процессах разложения лесной подстилки // Экология. 1971. № 4 С. 36-43.
- Стриганова Б.Р. Структура и функции сообществ почвообитающих животных. – Структурно-функциональная роль почвы в биосфере. М.: Геос. 1999. С. 135-143.
- Стриганова Б.Р., Чернов Ю.И. Трофические отношения почвенных животных и их зонально-ландшафтные особенности. – Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука. 1980. С. 269-288.

- Строганова М.Н. Почвенный покров и его структура как компонента наземных экосистем. – Структурно-функциональная роль почвы. М.: Геос. 1999. С. 37-43.
- Федорец Н.Г., Морозова Р.М., Солодовников А.Н. Пространственная изменчивость почвенного покрова в сосняке лишайниковом // Лесоведение. 2008. № 3. С. 64-67.
- Холопова Л.Б. Особенности динамики свойств дерново-подзолистых почв в связи с их пространственной мозаичностью. – Комплексные биогеоценологические исследования в лесах Подмосковья. М.: Наука. 1982. С. 102-129.
- Чаплыгина О.Я. Почвенные водоросли сосновых и еловых лесов Московской области // Ботан. журн. 1976. Т. 61. № 8. С. 1077-1088.
- Шиханова Т.А. Формирование лесной подстилки в хвойно-мелколиственном насаждении средней тайги // Лесоведение. 2000. № 6. С.33-39.
- Шмелёв Н.А., Кабилов Р.Р. Сообщества почвенных водорослей основных типов леса Южно-Уральского заповедника // Лесоведение. 2007. № 1. С. 20-27.
- Штина Э.А. Почвенные водоросли как компонент биогеоценоза. – Почвенные организмы как компонент биогеоценоза. М.: Наука. 1984. С. 66-81.
- Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука. 1976а. 143 с.
- Штина Э.А., Голлербах М.М. Почвенные водоросли как индикаторы генезиса и состояния почвы. – Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.: Наука. 1976б. С. 341-349.
- Шумаков В.С. Принципы классификации, номенклатуры и картирования лесных подстилок. – Сб. работ по лесному хозяйству. М.: 1958. Вып. 35. С. 199-216.
- Юрьева Н.Д., Матвеева В.Г., Трапидо И.Л. Рекреационное воздействие на комплексы почвенных беспозвоночных в березняках Подмосковья // Лесоведение. 1976. № 2. С. 27-33.
- Яруткин И.А. Влияние состава опада, подстилки и почвы на влажность семян и рост сеянцев ели // Лесоведение. 1974. № 2. С. 50-56.

## **Глава 7. АТМОСФЕРА ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ**

Атмосфера - газовая оболочка Земли, состоящая из трёх основных слоёв: тропосферы, стратосферы и ионосферы. Верхняя граница тропосферы (тропопауза) находится на высоте 16–18 км – над экватором, на 10–12 км – в умеренных широтах и 7–10 км – над полюсами. Стратосфера простирается до высоты порядка 80 км. Верхняя граница ионосферы находится на высоте около 1300 км. В биогеоценологических процессах участвует примыкающий к поверхности Земли нижний слой тропосферы толщиной 30–50 м. Атмосфера влияет на все остальные компоненты биогеоценоза и, в свою очередь, в значительной степени трансформируется под их воздействием. Атмосферный многолетний режим определяет климат местности; он является важнейшим лесообразующим фактором.

### **Газовый состав атмосферы**

Благодаря турбулентному обмену воздух находится в постоянном движении, перемешивается, вследствие чего имеет, за исключением некоторых ситуаций, постоянный состав: 78,08% азота, 20,95% кислорода, 0,94% аргона, 0,03% углекислого газа; примесь других газов составляет незначительную величину.

Газообразный азот в кругообороте вовлекается в очень небольших количествах некоторыми микроорганизмами. Значительно большее значение имеют кислород и углекислый газ. Атмосферный кислород поглощается при реакциях окисления, обеспечивает дыхание организмов; с его участием связаны многие химические процессы. Благодаря глобальной турбулентности воздушных потоков количество кислорода в атмосфере остается практически всегда постоянным и его достаточно для живых организмов, но в определенных условиях возникает его недостаток в почве, что отрицательно сказывается на жизнедеятельности корней растений, ведет к снижению продуктивности, ослабляет интенсивность обменных процессов.

Содержание углекислого газа в приземном слое атмосферы в значительной степени зависит от жизнедеятельности организмов. Главными источниками являются дыхание растений и животных и разложение органических веществ в почве («почвенное дыхание»). В ат-



мосфере биогеоценоза хорошо выражен профиль концентрации углекислоты – её постепенное падение от поверхности почвы к горизонту расположения основной массы ассимилирующих органов. Весомое значение имеют и типы биогеоценозов. По определениям К.И. Кобак (1967), осенью концентрация углекислоты у поверхности почвы в березняке составляла 129% (по сравнению с открытым местом), в осиннике – 126%, в ельнике – 122%, в сосняке – 119%. Содержание углекислоты под пологом леса постоянно меняется (Молчанов; 1964; и др.) – в разные сезоны года, в зависимости от погодных условий и т.д. Её концентрация в атмосфере существенно повышается во время крупных пожаров, которые далеко не всегда связаны с человеком, и могут иметь естественное происхождение; лесовосстановление на гарях может компенсировать пожарную эмиссию только спустя длительное время.

### **Световой режим лесных биогеоценозов**

Почти сто лет назад в Риге была издана небольшая по объему работа Понсета де Сандона «Роль света в лесу и его значение в лесоводстве» (1914). И сейчас эта проблема исследуется в самых разных аспектах; и в нашей стране, и за рубежом ей посвящено огромное число работ, в том числе монография В.А. Алексеева «Световой режим леса» (1975). В Институте леса АН СССР, позднее – Лаборатории лесоведения АН СССР, а ныне – Институте лесоведения РАН с 50-х годов прошлого столетия проводятся многоаспектные исследования физиологических процессов, протекающих в древесных растениях в разных условиях освещенности. Организатором этих исследований был член-корр. АН СССР Л.А. Иванов (1946); позднее плодотворно работающий коллектив возглавляла Ю.Л. Цельникер.

От Солнца исходит непрерывное электромагнитное излучение с очень большим диапазоном волн. Количественной характеристикой этого излучения является поток лучистой энергии, приходящей в единицу времени на единицу поверхности, расположенной перпендикулярно солнечным лучам. Большая часть энергии солнечного излучения сосредоточена в пределах 200–4000 нанометров; это так называемая коротковолновая радиация. Она подразделяется на ультрафиолетовую (< 400 нм), видимую (400–750 нм) и инфракрасную (750–4000 нм). Радиацию с длинами волн > 4000 нм называют дальней инфракрасной. Видимая часть спектра делится на участки, соответствующие цветовому восприятию человеческого глаза: фиолетовый цвет – 390–455 нм, синий – 455–485 нм, голубой – 485–505 нм, зелёный –

505–550 нм, желто-зеленый – 550–575 нм, жёлтый – 575–585 нм, оранжевый – 585–620 нм, красный – 620–750 нм.

Значение солнечной энергии, как одного из необходимых условий жизни на Земле, выразительно охарактеризовал Н.В. Дылис (1969, с.6): «Её поток через систему биогеоценоза начинается с поглощения хлорофиллом зелёных клеток растений сообщества квантов видимого света. Часть её, превращенная растениями в энергию химических связей различных органических веществ, строящих тела растений, служит источником, за счёт которого существуют все гетеротрофные организмы и совершается большинство химических и физических процессов. Кроме того, растительный компонент биогеоценоза через синтез органических веществ, рост тела растений, их дыхание, поглощение ими минеральных веществ и воды, транспирацию ускоряет, расширяет и усложняет общую миграцию веществ и энергии в оболочках Земли, образует новые цепи материально-энергетических превращений – биологическую аккумуляцию веществ, биологический круговорот веществ и энергии, формирует новые природные процессы (почвообразование, торфообразование), тела (почва, торф, газы), климат биогеоценоза и уменьшает энтропию солнечной энергии в космическое пространство».

Сложный процесс поглощения растениями диоксида углерода и выделения свободного кислорода называется фотосинтезом. Еще в начале прошлого столетия Л.А. Иванов ввёл понятие «фотосинтетически активной радиации» (ФАР), способной привести в активное состояние молекулу хлорофилла для последующего образования органического вещества; она почти соответствует видимой радиации. В исследованиях учитываются «прямая» радиация, поступающая на Землю в виде почти параллельных лучей, «рассеянная» радиация, поступающая с разных точек небосвода, «суммарная» радиация – совокупность прямой и рассеянной, «отражённая» радиация – рассеянная поверхностями Земли и «остаточная» радиация – разность суммарной и отражённой. Отношение отраженной радиации к падающей называется «альбедо». Величина альбедо в лесу зависит, в первую очередь, от породного состава древостоя и сомкнутости древесного полога; в лиственных биогеоценозах она меняется еще и в зависимости от фенологического состояния растительности. Например, альбедо древесного яруса ясенёвника при высоте Солнца  $> 45^\circ$  в начале вегетационного периода составляло 0,19, а позднее, после полного развертывания листьев – 0,15.

Проходя через атмосферу, солнечная радиация меняется количественно (её становится меньше) и качественно (в частности, атмосферным озоном поглощаются губительные для всего живого лучи с

длиной волны короче 290 нм – «бактерицидная» радиация). На количество поступающей радиации влияют положение Солнца, состояние атмосферы (её толщина, содержание водяных паров и др.), время суток, характер поверхности (рельеф) и ряд других факторов. Р. Гейгер (1960) в своей известной монографии «Климат приземного слоя воздуха» выделяет в качестве отдельной главы «Освещенность Солнцем склонов различной экспозиции» и того, кто работал в лесах горных территорий, это не удивляет. Действительно, растительность склонов разных экспозиций, особенно северных и южных, очень различна. Конечно, дело здесь не только в освещении, но и в поступающем количестве тепловой энергии. Впрочем Н.Н. Выгодская с группой сотрудников (1978), изучавшая приход прямой солнечной радиации на облесённые склоны на юге Приморского края, пришла к выводу, что на склонах всех экспозиций освещенность выше прежде всего потому, что древостои там разрежены, и плотность полога древесного яруса ниже; «оптические свойства растительного покрова являются вторичным фактором, значение которого проявляется при равных ситуациях по рельефу и равной сомкнутости полога крон древесного яруса различного видового состояния. Однако абсолютные величины сумм прямой радиации и их распределения на уровне подстилающей поверхности облесенных склонов в первую очередь зависят от пространственного распределения растительного покрова и его структуры» (с. 37).

Характеризуя особенности энергообмена в сосняках Европейского Севера, Э.П. Галенко (2004) обращает внимание на значение природной зональности. Например, выявлена тенденция к уменьшению пропуска солнечной радиации в 1,5–3,5 раза древесным пологом сосновых лесов по мере продвижения с севера на юг лесной зоны и улучшения условий произрастания. Еще одна очевидная закономерность – небольшая сомкнутость полога сосняков Севера и достаточно высокая отражательная способность нижних ярусов растительности служат причиной увеличения альbedo на 5–7% по сравнению с альbedo сосняков южной тайги и подзоны хвойно-широколиственных лесов. Суммы интегральных потоков коротковолновой радиации, поступающих к поверхности полога северо- и среднетаёжных лесов за летний день, неадекватны аналогичным показателям более южных районов, что обусловлено большей длительностью светового дня в северных широтах.

Специфические особенности характеризуют радиационный режим городских территорий, на которых тоже могут быть зелёные насаждения. Атмосфера над городом менее прозрачна из-за загрязнения, иной характер подстилающей поверхности меняет величину альbedo, более частыми становятся туманы и т.д.

Внешняя поверхность крон деревьев перехватывает большую часть радиации; лесной подстилки достигает менее 5% (Гейгер, 1960). Это, конечно, средние цифры, дающие общее представление. Например, в тропическом девственном лесу даже на высоте 2 м, относительная освещенность составляет около 1%. В разных типах биогеоценозов величины поглощаемой ФАР очень различны (Золотокрылин, 1978). В разнотравных и высокотравных ельниках северной тайги древостои перехватывают 75–80% ФАР, в ельниках зеленомошных – 50%. В ельниках средней тайги древостоями поглощается до 90% ФАР, в сосняках северной и средней тайги – до 60%. В сложных сосняках подзоны хвойно-широколиственных лесов сквозь кроны проходит всего лишь 25–40% ФАР. Полог высоко сомкнутых елово-пихтовых лесов на Южном Сахалине пропускает только 1,1–3,8% ФАР; в берёзовом лесу с густым подлеском из курильского бамбука или с высокотравием поступление ФАР может достигать 5–9% (Клинцов, 1976). С ухудшением условий обитания снижаются полнота древостоев и сомкнутость древесного полога; соответственно возрастает количество проходящей радиации. К.С. Бобкова и Э.П. Галенко (1982) определили КПД использования ФАР на текущий прирост в северотаёжных сосняке и ельнике чернично-зеленомошных; в первом случае он составил для фитомассы древостоя 1,03%, для ствольной древесины – 0,38%; во втором – 0,97% и 0,34%.

Радиационный режим изучался и в лесах других формаций – М.К. Гавриловой (1969) в лиственничных в юго-западной Якутии и т.д.

Пронизывая древесный полог, лучистая энергия поглощается и трансформируется под влиянием многих факторов (Алексеев, 1967). Полог хвойных и лиственных пород неодинаково пропускает ближнюю инфракрасную радиацию; например, в березняке её подпологовый уровень значительно выше, чем под пологом хвойных пород. В безоблачную погоду величина ФАР закономерно (в зависимости от положения Солнца) меняется в течение дня. При пасмурном небе основное значение имеют строение и фенологическое состояние древостоев. Ю.Л. Цельникер (1978) называет следующие три основные особенности радиационного режима под пологом леса.

1. Изменение спектрального состава радиации по сравнению с радиацией на открытом месте, выражающееся в увеличении доли дальних красных и ближних инфракрасных лучей. Для теневых участков разреженных древостоев в ясную погоду характерно также увеличение доли синих лучей.

2. Ослабление потока радиации, особенно сильно выраженное для области ФАР. Полог сомкнутого древостоя пропускает всего 1–2% ФАР.

3. Временная и пространственная неравномерность радиационных условий в ясную погоду.

Оптические свойства древесного полога определяются не только его породным составом и сомкнутостью, но имеют и типологические особенности. Например, в дубняках, растущих на солонцеватых почвах, поверхность листьев меньше, в них ниже содержание хлорофилла. К падающим лучам Солнца листья имеют меньший угол наклона, что способствует большему рассеиванию прямой радиации. В результате количество световой энергии, поглощаемой древостоем, снижается (Выгодская, Зукерт, 1967). В любом лесном биогеоценозе солнечная радиация имеет широкую амплитуду и пространственной, и временную изменчивости (Золотокрылин, 1982; и др.).

У листьев, находящихся на свету, интенсивность транспирации в 2–4 раза выше, чем у затененных листьев; это особенно заметно в южных районах с континентальным климатом. Изучение Н.А. Хлебниковой и М.И. Марковой (1958) влияния освещенности на водный режим древесных пород (вяз мелколистный, лох узколистный и ясень зелёный) в условиях Прикаспийской низменности показало, что работа устьичного аппарата зависит не только от почвенных условий, но и от степени освещенности листьев. При достаточном количестве влаги длительность работы устьиц у освещенных листьев была значительно большей, чем у листьев затененных. В жаркую суховейную погоду устьица освещенных листьев в полуденные часы закрывались, тогда как у затененных листьев они в большинстве случаев оставались открытыми. В среднем интенсивность транспирации у освещенных листьев была в 2,4 раза выше, чем у затененных.

Освещенность в лесу меняется в течение вегетационного периода в связи с сезонным изменением состояния растительности. В течение двух лет в пяти биогеоценозах разных типов леса в Подмосковье мы наблюдали динамику освещенности на протяжении большей части периода вегетации – от середины апреля до конца августа (Рысин, 1964).

В сосняке с липой кислично-разнотравном в последней декаде апреля, когда чешуи на листовых почках лиственных пород ещё только стали раздвигаться, средняя суммарная освещенность составляла 28% от освещенности открытого места; максимальная освещенность колебалась в пределах 40–65%, минимальная – 5–17%. В лесу светло, преобладают полутени. По мере того, как разворачиваются листочки лиственных деревьев и кустарников, освещенность начинает постепенно снижаться. Уже спустя четыре дня после начала наблюдений она понизилась до 22%, а к концу второй декады мая – до 14%, что является следствием дальнейшего увеличения листовой поверхности. В се-

редине третьей декады мая рост листьев у берёзы, липы, лещины, бересклета продолжается, а у рябины и жимолости заканчивается. Разворачиваются листья дуба. Средняя суммарная освещенность уменьшается до 11%. В первой декаде июня, когда завершается рост листьев, затенение становится наибольшим – всего лишь 4%, мозаичность освещения минимизируется. Такая ситуация сохраняется до конца августа, когда начинают опадать первые листья и в лесу становится немного светлее. В сосняке с дубом лещиновом чернично-разнотравном сезонное изменение освещенности было примерно таким же – в середине августа она составляла около 6%.

Иная картина наблюдается в лесах, где эдификаторами являются листопадные породы – в липняке, дубняке и осиннике. Там отсутствие полога вечнозелёной сосны придает сезонной изменчивости светового режима значительно большую амплитуду. В дубняке с липой средняя освещенность под пологом леса, лишённого листвы, составляет около 50%. Именно в это время массово цветут эфемероиды, создавая красочный аспект. Только в середине мая после начала массового развертывания листьев средняя освещенность уменьшается до 40%, а к концу мая – до 25%. К середине июня она снижается до 6% и остается на этом уровне до начала осени. Аналогичный режим действует в липняке и в осиннике с липой – около 50% в начале вегетационного периода и 5–6% в середине июня. В разные годы темпы снижения освещенности могут варьировать в зависимости от погодных условий, так как на время распускания и скорость роста листьев большое влияние оказывает температура воздуха (Цельникер, 1996). В течение вегетационного сезона меняется спектр проникающей радиации (Акулова, Жмур, Цельникер, 1966; Иванов, Жмур, Цельникер, 1964; Цельникер, 1969). В лиственных древостоях летом преобладает пропускание зелёных лучей, а весной и осенью – красных. Это связано с изменением площади листвы и количеством содержащихся в ней пигментов. В искусственных насаждениях (лесных культурах) определяющее значение имеют главная порода и густота посадки (Пинчук, 1965).

Большое значение имеет ажурность древесного полога; в густом лесу состав света сильно изменен, в разреженном – близок к открытому месту (Цельникер, Князева, Акулова, 1967). В высокополнотных древостоях прямые солнечные лучи достигают уровня нижних ярусов растительности (а тем более – поверхности почвы) только в просветах древесного полога; освещенность часто становится мозаичной и пульсирующей в связи с перемещением Солнца по небосводу. Нижний ярус древостоя и подлесок также поглощают часть радиации. Специфический характер имеет освещенность в «окнах» - в просветах древесного

полога. В.А. Алексеев (1970) выполнил расчёт дополнительного пропускания ФАР сквозь «окна» различного диаметра и констатировал следующее:

1. Чем больше размеры «окон», тем выше дополнительный приход рассеянной радиации.

2. С увеличением высоты Солнца над горизонтом доля рассеянной радиации в «окне» увеличивается, особенно в его северной части.

Ветер увеличивает степень пропускания лучистой энергии – «сминаются» кроны, увеличиваются число и размеры промежутков. С возрастом древостоя освещенность увеличивается, потому что уменьшается сомкнутость крон.

«Потребность в свете – генетически закрепленный комплекс структурных признаков и функциональных особенностей организации вида. Это означает, что взаимоотношения растений со светом управляются генетически, вместе с развитием растения меняются его потребности в световой энергии» (Мелехов, 1980, с 89). Степень зависимости от освещенности у разных видов растений неодинакова. Принято различать растения светолюбивые растения (гелиофиты), теневыносливые (семигелиофиты) и тенелюбивые (сциофиты). И.С. Мелехов (1980) пишет, что «всё зелёные растения нуждаются в свете (т.е. все любят свет)» и считает, что в отношении древесных пород можно говорить только относительно их различной теневыносливости – очень умеренной или очень высокой. Светолюбие характеризует способность растений максимально использовать свет для создания продукции, теневыносливость отражает нижний предел продукционных способностей вида (Евстигнеев, 1996).

Существует несколько шкал теневыносливости древесных пород (Н.Зайденштиккера, К.Фишбаха, Н.Гейера, Е.Варминга, Г.Крафта, К.Гайера, М.К. Турского, Я.С. Медведева, И.И. Сурожа, Ю.Визнера, Л.А. Иванова и Н.Л. Коссович, Н.С. Нестерова, В.Н. Любименко и др.); для их построения использовались разные методы – таксационные (например – метод относительной высоты С.Я. Медведева), анатомические, фотометрические, физиологические. Физиологические основы теневыносливости древесных растений обстоятельно рассмотрены в монографии Ю.Л. Цельникер (1978).

Визуальными показателями теневыносливости являются характер кроны и насаждения и его состояние, характер лесного полога, очищаемость от сучьев, энергия роста, интенсивность естественного изреживания, наличие подроста под пологом. И.С. Мелехов предложил такое деление: породы невыносливые или мало выносливые к тени – лиственница, берёза, осина, сосна обыкновенная, акация белая, ясень;

умеренно выносливые – дуб, ольха серая, клён остролистный, ольха чёрная; теневыносливые – кедр сибирский, липа, граб, ель, бук, пихта, тис, самшит.

Древостой и подлесок, создавая сильное затенение, подавляют лесовозобновительный процесс. Экспериментальное изучение влияния затенения на рост и развитие сеянцев сосны и ели проводилось еще в конце XIX века (Никольский, 1881; и др.). Подобные опыты ставились и позднее, как в нашей стране, так и за рубежом, и сейчас в этой области мы располагаем весьма обширным материалом. Доказано уменьшение теневыносливости подроста с увеличением возраста. Например, у ели повышенная теневыносливость сохраняется только до 8–9 лет (Алексеев, 1958; Афанасьев, 1962). Теневыносливость подроста может увеличиваться при улучшении почвенного плодородия. Локальное изменение светового режима под пологом леса в результате вывала одного или группы деревьев, как правило, убыстряет прирост подроста; такой прирост называют «световым».

Свет влияет на качество семян, на их прорастание, на рост и развитие всходов и подроста. Этой проблеме, в частности, посвящена монография Н.Д. Нестеровича и Г.И. Маргайлика (1969). От интенсивности освещения во многом зависит развитие ассимилирующих органов – их морфолого-анатомическое строение. Например, у сосны различают хвою световую, теневую и промежуточную; от освещенности кроны деревьев зависят вес хвои, её поверхность и линейные размеры. В условиях достаточного освещения хвоя более крупная и тяжёлая, светло-зелёная, с большей ассимиляционной поверхностью; внутри полога – хвоя мелкая, укороченная, легкая, тёмно-зеленая. У высокорослых деревьев преобладает световая хвоя, у низкорослых – теневая. Листья, расположенные в верхней части кроны, имеют более ксероморфное строение, чем листья средних и нижних частей кроны. Потребность в свете увеличивается с возрастом – эта истина имеет уже более, чем вековую давность

На примере подроста нескольких лиственных пород И.С. Малкина (1967) показала, что для определения степени светолюбия древесных пород целесообразно использовать два основных показателя – «функциональную лабильность листьев и величину освещенности, при которой наступает световое насыщение фотосинтеза у растений, выросших при максимальной из допустимой для них освещенности» (с. 227). Во многих работах показана тесная связь освещенности и фотосинтеза у подроста (Гар, Гулидова, 1960; Катрушенко, 1964, 1967; Леина, 1967; Малкина, 1977; Малкина, Цельникер, Якшина, 1970; Соколова, 1967; и др.). (Обстоятельную сводку литературных данных относительно



но влияния древостоя на возобновление посредством изменения светового режима см. Рысин, 1970).

Очень различны потребности в освещении у растений нижних ярусов. Есть виды, развивающиеся и активно цветущие ранней весной, когда листва на деревьях только начинает разворачиваться (так называемые весенние эфемероиды). В лесных биогеоценозах они занимают особую экологическую нишу (высокая интенсивность освещенности, относительно низкие весенние температуры воздуха и почвы, обилие почвенной влаги). За короткий срок вегетации они успевают накопить значительную фитомассу.

Есть виды, которые выдерживают сильное затенение и не выносят яркого света (кислица, седмичник). Для большинства видов характерна та или иная теневыносливость – они «терпят» сильное затенение, но резко меняют свое состояние при изменении светового режима. Один из типичных обитателей подмосковных лесов – вейник тростниковый. Это рыхлокустовой злак, под сомкнутым пологом обычно только вегетирующий. Увеличение освещения (например, при вырубке подлеска) приводит к тому, что куст из нескольких побегов уже через год превращается в небольшую клумбу с многочисленными генеративными побегами. Еще один пример... В 70-х годах в Подмосковье были настолько холодные зимы, что вымерзли ветви лещины, образующей в сложных сосняках густой подлесок. На следующий год обычно однообразный фон травяного покрова превращался в красочный ковёр с большим числом цветущих растений – сныти, звездчатки жестколистной и др. По мере того, как засохшие ветви лещины заменяли новые побеги, прежняя ситуация восстанавливалась. Там, где сомкнутость древесного полога особенно велика, кустарничково- травяного покрова может вообще не быть; такие биогеоценозы называют «мёртвопокровными».

Анализируя итоги собственных многолетних наблюдений, а также результаты многочисленных работ других авторов, В.Крокер (1950) пришел к выводу, что для прорастания семян большинства видов травянистых растений требуется достаточная освещенность; у другой группы видов свет, напротив, тормозит этот процесс, и только относительно небольшое количество видов относится к условиям освещения индифферентно. Поскольку большая часть опытов была проведена с луговыми и сорными видами растений, мы использовали и семена лесных видов (Рысина, Рысин, 1966). В лесу у большинства видов травянистых растений семенное возобновление подавлено; значительно чаще можно наблюдать вегетативное размножение. Из почти сотни видов, ставших объектами опыта, исключительно на свету проросли только семена овсяницы гигантской. В темноте проростков вообще не по-

явилось, но когда, после месячного затемнения, семена были выставлены на свет, всхожесть составила 96%. У вероники лекарственной на свету проросли 60% семян, в темноте только 2%. После выставления на свет всхожесть очень быстро приблизилась к 50%. У многих видов семена прорастали и на свету, и в темноте, но всхожесть существенно различалась; например, у перловника поникшего – 80 и 22%, у звездчатки жёстколистной – 68 и 16%. Довольно многочисленную группу составили виды, для которых свет не имел существенного значения; у вероники дубравной – 99 и 78%, у мятлика дубравного – 89 и 80%, у подмаренника мягкого – 64 и 59%, у кошачьей лапки – 58 и 47%. Одинаково успешно прорастали семена ожики волосистой – почти 100%. Единственным видом, у которого прорастание в темноте было успешнее, оказалась чина весенняя. Для некоторых видов большое значение имело время посева. Например, семена зверобоя квадратного, собранные в 1962 г. и посеянные в мае 1963 г. прорастали на свету и в темноте в соотношении 78 и 4%, в июле – 72 и 58%, в августе – 70 и 52%, в сентябре – 88 и 2%. Значительно хуже прорастали свежесобранные семена – 8 и 2%. Искусственно вызванное резкое увеличение освещенности под пологом леса (был вырублен густой подлесок) вызвало появление большего количества всходов травянистых растений и способствовало их лучшему развитию (Рысин, Рысина, 1965).

Таким образом, освещенность под пологом леса принадлежит к числу факторов, влияющих на семенное размножение растений. Можно считать доказанным, что семена большинства видов прорастают как на свету, так и в темноте, но в первом случае процесс идёт более интенсивно, а всхожесть оказывается более высокой.

Из выше сказанного следует, что освещенность является одним из важнейших экологических факторов в жизни леса. От нее во многом зависят процессы роста и развития растений, прирост древесины, возобновительный процесс и др. Регулируя освещенность различными лесохозяйственными приемами, можно в известной степени управлять этим фактором, трансформировать световой режим в лесу в нужном направлении для того, чтобы повысить его потенциал и функциональные возможности. Особенно это касается многоярусных насаждений, где достаточный прирост даёт только верхний ярус древостоя, а остальные ярусы постоянно испытывают «световое голодание»; входящие в их состав деревья не способны развить более мощную корневую систему и полнее использовать верхние слои почвы (Кайрюкштитс, 1967). Основным видом проводимых мероприятий являются рубки ухода (Косович, 1945, 1962; Тимофеев, 1950, 1957; Савина, 1961; и др.).

## Тепловой режим лесных биогеоценозов

Основным источником тепловой энергии на Земле является солнечная радиация. На поверхность земной атмосферы поступает около 2 кал. в мин. на см<sup>2</sup> (эта величина называется «солнечной постоянной»). Но только часть этой радиации достигает поверхности Земли. Температура приземного слоя воздуха и почвы имеет важнейшее значение для многих природных процессов, для жизнедеятельности организмов, населяющих нашу планету, в том числе и для человека. Природные зональность и поясность, географическое распределение лесов во многом определяются тепловым режимом, возможностью обеспечить необходимым количеством тепла все физиологические процессы, протекающие в растениях и притом на разных стадиях их развития, начиная от прорастания семян. В северных широтах только при достаточном прогревании почвы начинается вегетационный период.

От температуры окружающей среды в тесной зависимости находятся:

- деятельность ферментов, которые катализируют биохимические реакции, особенно фотосинтез и дыхание,
- растворимость двуокиси углерода и кислорода в клетках растений,
- транспирация,
- способность корней поглощать воду и минеральные вещества из почвы,
- проницаемость мембран (Спурр, Барнес, 1984).

По отношению к теплу древесные породы (как и все прочие растения) делятся на группы. Вот шкала, составленная П.С. Погребняком (1968):

Очень теплолюбивые – эвкалипты, кипарисы, саксаулы;

Теплолюбивые – каштан съедобный, платан, белая акация, берест;

Среднетребовательные к теплу – дуб черешчатый, граб, клёны, ильм, вяз, ясень, бук, бархат амурский, липа, ольха чёрная;

Малотребовательные – осина, ольха серая, рябина, берёза, ель, пихта сибирская, сосна обыкновенная, сосна сибирская кедровая, лиственницы.

И.С. Мелехов (1980) считал эту шкалу одной из наиболее удачной, хотя и высказывал некоторые замечания. Например, осина считается холодостойкой породой, но при движении к северу она всё чаще предпочитает расти на лучше прогреваемых почвах и раньше берёзы выпадает из состава древостоев; весной её побеги часто обмерзают. Тот же автор замечает, что следует различать два понятия холодостойкости; в

смысле географическом (имея в виду ареал породы) и в смысле реакции породы на низкие температуры в пределах ареала. Ель – порода холодного климата, способная расти в высоких широтах и в ряде случаев образующая северную границу леса; в то же время, она в большей степени, чем сосна, подвержена заморозкам.

Для растений могут быть одинаково пагубны и очень высокие, и очень низкие температуры воздуха. Чрезмерное повышение температуры ослабляет многие физиологические процессы. К этому фактору древесные растения особенно чувствительны на ранних стадиях своего существования. У всходов хвойных пород при температуре 50–60°C на поверхности почвы разрушается камбий в нижней части стволиков («опал шейки»). У взрослых деревьев возможен ожог коры, при котором происходит локальное отмирание камбия (Мелехов, 1980). Огромный ущерб лесам наносят пожары не только верховые, когда выгорает весь древостой, но и низовые, когда горит трава, поскольку огневые повреждения получают стволы и корни деревьев. В этом случае большое значение имеет толщина коры, защищающей камбий, высота до начала живой части кроны, глубина корней. Относительно огнестойкими древесными породами являются сосна, лиственница, дуб; наименее огнестойкими – пихта и ель.

Низкие температуры особенно опасны весной, когда вымерзают только что начавшие рост почки, ещё лишённые защитных покровов. Погибают цветки, побиваются молодые листья. С действием этого фактора связано выжимание из почвы молодых древесных растений; оно происходит от того, что в уже оттаявшей почве образуются кристаллы льда. Почва «вспухает» вместе с растениями, а когда позднее оседает, то растения с оголёнными корнями оказываются на её поверхности и погибают. Раннеосенние заморозки могут сильно повредить молодые побеги, следствием чего становится многовершинность. Действие заморозков особенно значительно на полянах, вырубках, в котловинных понижениях. На стволах взрослых деревьев при сильных зимних морозах образуются морозобойные трещины; особенно часто поражается дуб. В дальнейшем через глубокие трещины в ствол дерева может проникнуть грибная инфекция, что в конечном итоге приведёт к его гибели.

В свою очередь лес способен оказывать существенное влияние на температурный режим. Летом в лесу днем прохладнее, ночью – теплее, чем на открытом месте; древесный полог в дневное время поглощает часть поступающей тепловой энергии, в ночное – уменьшает теплоотдачу. При этом значение имеют густота леса, высота древостоя,

его структура, наличие подлеска и др. Наши трёхлетние наблюдения в сложном сосняке 150-летнего возраста со вторым ярусом из липы и лещиново-рябиновым подлеском показали, что в течение всего вегетационного периода среднемесячные температуры воздуха в лесу были меньше соответствующих температур на открытом участке. В утренние и дневные часы эти различия проявлялись особенно чётко в приземном слое воздуха (20 см), достигая в отдельные месяцы 5–6,5°C. В вечерние часы они сглаживались. Влияние подлеска на вертикальное распределение температур под пологом леса сказывается сравнительно мало. В направлении от яруса древостоя к поверхности почвы температура воздуха снижается постепенно, и какого-либо заметного температурного «перепада» на поверхности полога кустарников мы не обнаружили, хотя и этот ярус имеет некоторое мезоклимато-трансформирующее значение, несколько снижая температуру воздуха днём и препятствуя теплоотдаче в ночные часы (Рысин, 1969).

Различия в температурном режиме в лесных биогеоценозах разных типов в Беловежской пуще наблюдал Е.Ольшевский (1993), Они были наибольшими при ясной погоде в середине вегетационного периода и при безветренной морозной погоде.

Влияние леса на температуру воздуха несколько выходит за поверхность древесного полога и распространяется на 40–50 м по горизонтали (Молчанов, 1964)

В лесу заметно меняется температурный режим почвы. В том же сосняке с липой понижение температуры по сравнению с открытым участком наблюдалось по всему почвенному профилю, причем даже на глубине 3,5 м достигало 2–3°C. В верхнем (корнеобитаемом) слое эта разница была ещё более заметной, особенно в июне и июле; в эти месяцы она составляла 4–5°C. Суточные амплитуды температур в лесу прослеживались до глубины 60–70 см, на безлесном участке они затрагивали и более глубоко расположенные почвенные горизонты. Разумеется, эти изменения зависят от характера растительности, гранулометрического состава почвы, её плотности, теплопроводности, степени увлажнения. Плотные почвы прогреваются сильнее рыхлых, сухие сильнее влажных и т.д. Очень большое значение имеет экспозиция участка.

Еще один важный фактор – наличие мощного напочвенного покрова. Он резко снижает теплообмен между приповерхностным слоем воздуха и верхним почвенным слоем. При наличии такого покрова почва медленнее оттаивает; в местах распространения многолетней мерзлоты этот процесс распространяется на значительно меньшую глубину. Это создает неблагоприятные условия для жизнедеятельности

ти корневых систем; для многих древесных пород они не приемлемы, и это ограничивает их распространение.

### **Осадки и влажность воздуха в лесных биогеоценозах**

Влага – еще один экологический фактор, во многом определяющий жизнь и характер леса. Вода требуется для прорастания семян. При участии воды растения извлекают из почвы необходимые для питания минеральные вещества. Вода участвует в фотосинтезе. Отдача растениями воды (транспирация) регулирует многие жизненные процессы и т.д. Недостаток влаги вызывает спад тургора клеток; если к этому добавляется высокая температура, растение может погибнуть.

Минимальная потребность лесной растительности во влаге неодинакова и зависит от прочих природных условий, прежде всего, от температурного режима. Например, в областях, где длительное время из-за низких температур деревья находятся в состоянии анабиоза (восточная Сибирь), влаги нужно меньше; там, где процесс вегетации идёт круглогодично, значительно больше.

Водный баланс леса складывается из прихода влаги в виде осадков и расхода вследствие потребления части влаги организмами (в первую очередь, растительностью), испарения, поверхностного стока воды и её инфильтрации в глубинные слои. Изучению водного баланса лесов разных типов посвящено большее число исследований; они были начаты ещё в середине XIX столетия. В нашей стране в этой области успешно работали Г.Н. Высоцкий, А.А. Молчанов, В.В. Рахманов и многие другие исследователи.

Количество выпадающих осадков является одним из важнейших климатических показателей. При этом очень большое значение имеет их распределение по сезонам года, а также их характер – интенсивность и продолжительность. Существует общая закономерность – чем больше выпадает осадков, тем большее их количество проникает под полог и относительно меньше задерживается на кронах (Лучшев, 1940; Молчанов, 1960, 1973; Ботман, Гиршевич, 1978).

Основные формы осадков – дождевая вода и снег. Влияние последнего имеет несколько значений. Это не только необходимая лесу влага, но и защита растений от низких зимних температур (если снеговой покров достаточно мощный и плотный). С другой стороны, снег может нанести лесу ущерб, вызывая снеголомы (ломаются стволы деревьев) и снеговалы (деревья выворачиваются вместе с корнями). Есть так называемые «горизонтальные осадки» – наморось (туманная капель, образующаяся при понижении облачности до уровня крон), роса,

иней, изморозь (зернистая и кристаллическая), ожеледь, в образовании которых участвует лес – его поверхность (листва, хвоя, ветви и др.) при охлаждении конденсирует влагу, содержащуюся в воздухе. Доля горизонтальных осадков становится особенно заметной в горных районах. По наблюдениям В.И.Таранкова (1974), склоновые леса Южного Приморья улавливают за теплый период 100–155 мм горизонтальных осадков. Пихтово-еловые леса Среднего Урала в годы с нормальным увлажнением получают дополнительно до 80 мм осадков (Шевелев, 1977).

В лесном биогеоценозе распределение осадков существенно отличается от безлесного участка. Часть осадков перехватывается и временно удерживается поверхностью наземных органов растений, при этом частично эта влага испаряется. В наших наблюдениях в сложном сосняке с подлеском из лещины дождемеры в период с мая по сентябрь зафиксировали 173 мм осадков на участке без подлеска и только 136 мм на участке с густым подлеском. На открытом участке за тот же период выпало 228 мм. По данным В.П. Корнева (1960), наибольшей водоудерживающей способностью обладают листья рябины; далее следуют жимолость, бересклет, липа и лещина. Зимние осадки на 50–60% могут задерживаться кронами, особенно, если это густой хвойный лес. Лиственные породы задерживают около 5% снега. Кроны деревьев перераспределяют жидкие осадки, направляя их сначала по ветвям к стволу, а затем к основанию ствола. Количество воды, достигающей поверхности почвы, в этом случае зависит от поверхности ствола (гладкий или шероховатый). Больше всего жидких осадков выпадает в просветах древесного полога. Очень интенсивно поглощают влагу мхи и лишайники.

Распределение осадков под пологом леса в значительной степени зависит от лесообразующих пород. А.В.Волокитина (1979) определила, что в ельнике сомкнутостью 0,3–0,5 насыщение полога влагой достигается при количестве осадков 15 мм, причём удерживается 3–4 мм. В сосняке с той же сомкнутостью для насыщения полога достаточно 12 мм осадков, удерживается 3 мм. В ельниках ветер на распределение осадков влияет сравнительно мало, в сосняках – существенно.

По наблюдениям В.Н. Мины (1965, 1967), под елями осадки располагаются эксцентрически, с увеличением к краям кроны, под соснами часть осадков задерживается в большем количестве у ствола и по краям кроны. Почва у ствола ели по сравнению с сосной меньше увлажняется осадками, проникающими сквозь кроны, и почти не получает дополнительной влаги за счёт стока по стволам. Различен и химический состав дождевой воды, что сказывается на кислотности подстилки и верхнего слоя почвы. У оснований стволов сосны в радиусе 40–50

см она заметно увеличивается. Напротив, количество обменных оснований возрастает по мере удаления от ствола. У ели подкисления подстилки и верхнего слоя почвы не происходит из-за небольшой величины стока. При смене поколений новые деревья вырастают на других местах, и там почва тоже начинает подвергаться действию стоковых вод. Этот непрерывный процесс служит одним из факторов, вызывающих пространственную неоднородность почвенного покрова лесного биогеоценоза.

Пример влияния древесного яруса средневозрастного березняка на выпадение осадков приводит В.В. Осипов (1967). Здесь на га поверхности почвы приходится 8–10 га листовой поверхности и около 1 га поверхности стволов. При полном промачивании кроны удерживают около 1 мм дождевых осадков, но поверхности почвы достигает на 5 мм меньше. Это объясняется тем, что часть влаги испаряется в атмосферу, часть стекает по стволам. Сложные разновозрастные древостои с господством ели задерживают за год до 25% жидких осадков, листовые – 12–14%.

А.А. Молчанов (1958) исследовал распределение осадков в широколиственных лесах. Он пришел к выводу, что одним из факторов, определяющих количество осадков под пологом леса, является тип биогеоценоза, но есть и другие причины, в том числе, сомкнутость крон, связанная с возрастом древостоев. По мнению А.А. Молчанова в дубняках меньше всего проникает осадков в 60-летнем возрасте. Большое значение имеют сила и продолжительность дождя.

Скорость весеннего таяния снега также во многом зависит от характера древостоев – в густых хвойных ценозах его меньше, но лежит он дольше благодаря сильному затенению и ослабленной инсоляции.

Изменение химического состава дождевых осадков связано с тем, что древесный полог задерживает атмосферную пыль. Именно этим объясняется повышенное содержание кальция и магния в дождевой воде; оно особенно значительно после длительного засушливого периода (Карпачевский и др., 1998). Состав древесного полога оказывает определенное влияние на химический состав осадков, поступающих на поверхность почвы; А.А. Соколов (1972) показал эту зависимость на примере ельника кисличного и березняка кислично-разнотравного. Трансформация химического состава осадков в сосновом лесу обстоятельно изучена Э.Ф. Ведровой (1980).

По мнению ряда авторов (Карпачевский, 1981; Медведев и др., 1986; Морозова, Куликова, 1974; и др.), осадки, проходящие сквозь кроны хвойных деревьев, приобретают большую кислотность и обогащены минеральными и органическими компонентами, что особенно харак-



терно для еловых древостоев. Г.В.Шильцова (1996) полагает, что количество вымываемых из растений азота, кальция и калия может быть столь значительным, что его нужно учитывать при изучении обменных процессов. Т.А. Пристова (2005) исследовала влияние древесного полога на химический состав осадков в производном биогеоценозе с составом древостоя 5Ос4Б1С+Е и выявила заметное увеличение концентрации органического углерода (особенно под кронами сосны и ели), кальция (особенно под кронами осины), калия, натрия, азота и уменьшение серы. Неоднородность состава и структуры растительного покрова является одной из причин различий в химическом составе осадков, а это, в свою очередь, имеет следствием пестроту почвенного покрова в лесу.

Несколько десятилетий назад оживленно обсуждался вопрос – влияет ли лес на количество осадков. Существуют разные точки зрения, но, как отмечает И.С. Мелехов (1980, с.137), «нельзя исключать роль леса во внутриматериковом влагообороте, имея в виду не только огромную испаряющую поверхность, но также и своеобразную неровность этой поверхности, которая способствует образованию турбулентных течений над лесом с вытекающими отсюда следствиями. Применительно к большим территориям эта роль, возможно, значительна».

Лес оказывает существенное влияние на влажность воздуха, повышая её по сравнению с открытым местом на несколько процентов (имеется в виду относительная влажность воздуха). В дневные часы она закономерно уменьшается по мере удаления от поверхности почвы. Например, в сложном сосняке, где мы проводили фитоклиматические наблюдения, с высоты 20 см от поверхности до 3 м эта разница достигала 15%. В утренние и вечерние часы, а особенно ночью, она становилась менее заметной. Отсутствие подлеска существенно меняло режим влажности приземного слоя воздуха (Рысин, 1969).

Существует несколько шкал требовательности к влаге древесных пород.

Вот, например, шкала, предложенная П.С.Погребняком (1968):

0 – ультраксерофиты (с наименьшей потребностью): саксаул, можжевельники, грабинник;

1 – ксерофиты: сосна обыкновенная, вяз мелколистный, самшит;

2 – ксеромезофиты: дуб черешчатый, клён остролистный, берест;

3 – мезофиты: липа, граб, ясень, лиственница, бук, береза повислая, осина, сосна кедровая сибирская, пихта, ильм, бархат амурский, лещина;

- 4 – мезогигрофиты: вяз, черёмуха, берёза пушистая, ольха серая;  
5 – гигрофиты (с наибольшей потребностью): ольха чёрная.

Впрочем, надо иметь в виду, что любое подобное деление в известной мере является условным, так как ряд древесных пород имеет широкую амплитуду местообитаний. Если, например, чёрная ольха растёт только на низинных болотах или в местах выхода богатых грунтовыми вод, то сосна обыкновенная является лесообразующей породой и на сухих песчаных дюнах, и на сфагновых болотах. В первом случае она достаточно успешно переносит сухость физическую, во втором – сухость физиологическую.

Засухи могут значительно снизить годовой прирост древесины, особенно, если недостаток влаги сочетается с высокими температурами. Влияние засухи, как и прочих короткопериодических аномалий в жизни леса (например, нападение насекомых), выразительно отражается на ширине и строении годичного кольца ствольной древесины (Тольский, 1904; Молчанов, 1970, 1976; Битвинская, 1974; и многие другие). Недавним событием стала засуха 2010 года, но многие помнят засушливое лето 1972 г. с аномалиями температуры воздуха и дефицитом осадков. М.Д. Мерзленко (1977), исследуя влияние этого природного феномена на строение годичного кольца сосны в культурах разных типов, установил, что оно особенно заметно проявилось в бедных условиях местопроизрастания (на песках) и было менее ощутимым в более благоприятных (на легкосуглинистых почвах на тяжелых материнских породах).

Сильные и продолжительные засухи могут быть причиной гибели еловых лесов. У многих деревьев она начинается с отмирания камбия; нарушаются обменные процессы между корнями и хвоей. Сильнее страдают высокопродуктивные древостои. Предполагается, что здесь более напряжённой является корневая конкуренция, а кроме того, высокая сомкнутость полога таких древостоев уменьшает и без того низкое количество осадков, достигающих поверхности почвы. Ослабление деревьев провоцирует вспышки размножения ксилофагов (Абражко, 1964).

## **Ветер**

Воздух только в относительно редких случаях «неподвижен»; для него обычны разнонаправленные турбулентные движения. Влияние ветра на лес очень многообразно. Временное сильное физическое давление воздуха может вызвать ветролом (ломаются стволы) и ветровал (деревья вываливаются с корнями, образуя в почве характерные уг-

лублиния). От ветролома чаще страдают деревья с мягкой древесиной и относительно глубоким укоренением. Ветровалу подвержены деревья, которые или в силу своих морфологических особенностей, или в результате специфики условий обитания (почвы заболоченные, каменистые и др.), имеют поверхностные корневые системы, или густые и плотные кроны, испытывающие большое давление ветра. С возрастом сопротивляемость деревьев уменьшается, чему, в частности, способствуют появляющиеся гнилевые заболевания – корневые (корневая губка) и стволовые. Более ветроустойчивы древостои смешанного состава (Мелехов, 1980). Сильные ураганы способны повалить или поломать лес на полосе длиной в несколько сот метров и шириной в несколько десятков метров. Постоянный ветер, дующий в одном направлении, вызывает деформацию крон; они приобретают флагообразную форму, поскольку замедляется рост на наветренной стороне. Это явление можно часто наблюдать на морском побережье, у верхней границы леса в горах, в лесотундре.

Полезное значение ветра состоит в «обновлении» воздуха в лесу. Благодаря ветру происходит опыление и разнос семян у многих растений, в том числе и некоторых древесных пород (сосна, ель, берёза и др.), и следовательно, и их расселение. Ветер может оказывать влияние на взаимоотношения деревьев разных пород при их совместном произрастании; например, совместная посадка сосны и березы может окончиться неудачей от того, что береза, раскачиваясь при ветре, своими ветвями «охлестывает» сосну и та со временем погибает.

В начале прошлого века Н.С. Нестеров (1908) под Москвой провел экспериментальные исследования влияния леса на ветер. Он установил, что при ветре только часть воздушной массы входит в лес, другая часть поднимается вверх. В лесу ветер быстро теряет скорость, особенно в подпологовом пространстве. Значительнее снижают скорость движения воздуха деревья с длинными и широкими кронами. По данным Н.С. Нестерова, в сложном сосняке с подлеском из лещины ветер теряет половину своей скорости уже на расстоянии 50–55 м от опушки. В наибольшей степени ветер ослабляют кроны деревьев, на поверхности почвы движение воздуха обычно вообще не ощущается. Наши наблюдения на высоте 2 м в сложном сосняке в течение всего вегетационного периода фиксировали лишь минимальное движение воздуха, а то и полный штиль. Интенсивность движения воздуха зависит не только от силы ветра, но и от фенологического состояния деревьев – степени их облиственности. Способность леса «гасить» ветер была использована в южных засушливых регионах созданием полезащитных лесополос.

Многие процессы на нашей планете зависят от солнечной активности, которая обнаруживает определенную цикличность. Рядом авторов высказывается предположение, что максимумы солнечной активности и прироста древесных пород совпадают (Костин, 1961; Феклистов, 1978; и др.).

С.М. Оленин (1976) пришёл к заключению о связи радиального прироста сосны в сфагновых сосняках с вековыми солнечными циклами со средней продолжительностью 81 год. Изменения климатических условий меняют гидрологический режим болотных почв; периодам с повышенным увлажнением соответствуют понижения прироста древесных пород. Впрочем, по мнению Ф.З. Глебова и В.И. Литвиненко (1976), не во всех типах болотных лесов эта зависимость выражена достаточно чётко. Примерами могут служить кедровник болотно-разнотравный с напорным грунтовым питанием и постоянно высоким уровнем проточных вод и сосняк кустарничково-сфагновый с высоким уровнем подземных вод; напротив, эта связь очевидна в сосняке чернично-сфагновом с низким уровнем вод в период вегетации.

С периодическими изменениями климата в лесу связаны многие процессы, в том числе – формирование древостоев. Чередование сухих периодов с высокой пожарной опасностью и периодов сырой погоды, урожайных и неурожайных лет отражается и на состоянии лесных биогеоценозов, и на характере лесовозобновительного процесса, в результате чего в ряде случаев формируются ступенчато-разновозрастные древостои (Бирюков, 1968).

### **Влияние загрязнения воздуха и роль леса в его оздоровлении**

По мере освоения нашей планеты человеком воздух во всё большей степени «обогащается» не свойственными ему элементами, при этом часто являющимися токсикантами. Эти примеси могут быть в газообразном, жидком и твёрдом виде. По своему «происхождению» они делятся на первичные (привнесённые в атмосферу) и вторичные (образовавшиеся в ней в результате синтеза). У.Х. Смит, автор капитальной монографии «Лес и атмосфера» (1985), к первичным загрязнителям относит не только ряд химических соединений, но и пыль разного состава, споры, пыльцу, микроэлементы, ко вторичным – многочисленные виды газообразных примесей – неорганических и органических. Источниками загрязнения являются не только промышленные предприятия, но и автомобильный транспорт – в непосредственной

близости от магистралей с напряженным движением особенно сильно загрязняются и атмосфера, и почва.

По экспертным оценкам, на рубеже XX и XXI столетий общая площадь возможного повреждения лесов на территории России из-за загрязнения атмосферы составляла 1,3 млн. га, причём наиболее интенсивно действующими источниками токсикантов были предприятия цветной металлургии и энергетики; в их окрестностях лесу наносится особенно большой ущерб.

Влияние содержащихся в воздухе загрязнителей разного рода на лесные экосистемы исключительно разнообразно. Прежде всего страдает репродуктивный механизм древесных пород: уменьшается пространство и интенсивность прорастания пыльцы, снижаются продукция плодов и семян, их всхожесть и скорость прорастания. Например, Е.В. Бажина (1998) показала, что по мере приближения к Байкальскому ЦБК у пихты сибирской возрастает число пустых семян и семян без зародыша, что, вероятно, объясняется уменьшением жизнеспособности пыльцы этой породы. В.А. Осколков (1998) обнаружил в пыльце сосны обыкновенной в Приангарье при разном уровне загрязнения целый комплекс негативных изменений – уменьшение количества крахмала, недоразвитость пыльцы к моменту пыления, снижение ферментативной активности, уменьшение количества проросшей пыльцы и длины пыльцевых трубок. Эти аномалии были особенно сильно выражены в районах с высоким уровнем загрязнения.

Очень уязвимы всходы древесных пород, поскольку они ещё не имеют защитных покрытий. Загрязнение атмосферы отрицательно сказывается и на взрослых растениях.

Твердые частицы (пыль и др.) оседают на поверхности листьев. Пыль может иметь самое разное происхождение – это может быть результат ветровой эрозии (дефляции) почвы, лесных пожаров, сжигания топлива, вулканической деятельности и т.д. Если пыль содержит вещества, вредные для растения, листья и хвоя желтеют, буреют, а затем отмирают. В среднем лес на площади один гектар может задерживать 30–70 т пыли. Многоярусные древостои в этом отношении эффективнее одноярусных, лиственные эффективнее хвойных, но зато хвойные породы сохраняют свои пылеулавливающие функции круглогодично. Определено, что больше всего улавливает пыли вяз гладкий – 3,39 мг/м<sup>2</sup>; затем следуют липа мелколистная – 1,32 и клён остролистный – 1,05 мг/м<sup>2</sup> (Машинский, 1973). Успешными «пылеулавливателями» являются и другие вязы – шершавый, мелколистный, перистоветвистый (Путенихин, 2005).

В условиях загрязнения атмосферы токсикантами достоверно изменяется химический состав хвои сосны. Например, на Кольском по-

луострове в районе расположения двух медно-никелевых комбинатов накопление тяжелых металлов может превысить фоновый уровень более, чем в 100 раз; максимальная продолжительность жизни хвои сокращается до трёх лет при фоновой – 7–8 лет (Лукина и др., 1994). Происходят структурно-функциональные изменения хвои – уменьшается её длина, увеличивается количество устьиц, повышается её плотность, поскольку возрастают количество и размеры смоляных каналов (Онучин, Козлова, 1993). Изучение микроэлементного состава хвои подроста ели обыкновенной и пихты сибирской в непосредственной близости от автодорожной магистрали показало, что содержание свинца у ели в 15 раз превышает фоновое, а пихты – в 25 раз. Значительно повышено содержание бария, бора, никеля. Большинство микроэлементов накапливается в хвое третьего года жизни (Винокурова, Денисова, 2008).

Большое число исследований имело целью изучение влияния на лес сернистых соединений; одной из последних работ в этой области является монография В.Ф. Цветкова и И.В. Цветкова (2012); в её основе лежат материалы многолетних наблюдений в районе Мончегорска (Кольский полуостров).

И.С. Федотов и др. (1983) исследовали действие двуокиси серы на сосновые древостои. Наиболее чувствительными оказались мужские генеративные органы. При концентрации  $SO_2$  в объёме 0,02–0,03 мг/м<sup>3</sup> в несколько раз снижается масса пыльников и пыльцы. Одновременно ухудшается её качество (снижается жизнеспособность). Уменьшается годовой прирост побегов, сокращается продолжительность жизни хвои. Страдает и ассимиляционный аппарат сосны (Коновалов и др., 2001). Двуокись серы образует соединения, разрушающие клеточную мембрану клеток хвои, а также вызывает деструкцию хлорофилла. По сравнению с контролем в 2,5 раза снизилась масса хвои и в 1,5 раза – её длина.

Разные виды растений, в том числе древесные породы, неодинаково реагируют на одни и те же виды загрязнения. Минимальную газоустойчивость имеют пихта, ель, сосна обыкновенная. Следующую группу составляют сосна сибирская кедровая, каштан конский, берёза, бук, рябина. В составе группы со средней устойчивостью – ясень обыкновенный, клён остролистный, липа мелколистная, можжевельник обыкновенный. Еще более газоустойчивы лиственницы, дуб черешчатый, вяз, ива козья. Наибольшую устойчивость обнаруживают ильм, ольхи черная и серая. Это – одна из многих шкал; между собой эти шкалы во многом сходны, но есть и различия. Например, К.Арусте и К.Рея (1982) предложили схему, согласно которой наиболее газоус-

тойчивыми породами являются клён остролистный, черёмуха, бузина, крушина и калина. Далее следует ясень обыкновенный. В следующей группе (среднеустойчивые) – берёза поникшая, осина, вяз шершавый, ива козья, карагана древовидная. Минимальная газоустойчивость, по мнению этих авторов, у сосны обыкновенной и берёзы пушистой.

Проблеме газоустойчивости растений посвящено огромное число работ, но, как заключает Ю.З. Кулагин (1980), это явление остаётся ещё недостаточно исследованным. Признавая наличие анатомо-морфологической и физиолого-биохимической устойчивости, этот автор предпочитал говорить не о «биологической», а о «регенерационной» газоустойчивости, понимая под этим способность растений в процессе вегетации восстанавливать взамен поврежденных новые листья и побеги. Целесообразно пользоваться ещё одним понятием – «анабиотическая газоустойчивость», применяя его к осенне-зимнему периоду, когда морфологически хорошо защищённые побеги находятся в состоянии покоя. Газоустойчивость этого типа проявляется не сразу после прекращения верхушечного роста побегов, а спустя некоторое время, и сохраняется до весны, когда начинают раскрываться почки и разворачиваются листья.

Накопление различных техногенных элементов у разных пород имеет избирательный характер. Например, среди 23 древесных пород, обитающих во Владивостоке, черемуха Маака в наибольшей степени накапливает свинец, берёза маньчжурская – цинк, клён мелколистный – кобальт. Высокая толерантность к тяжёлым металлам установлена у черемухи Маака и ильма низкого. Хвойные породы накапливают тяжёлые металлы лишь в очень небольшой степени (Шихова, 1997).

Одним из последствий длительного и интенсивного атмосферного загрязнения является упрощение вертикальной структуры лесов – на Кольском полуострове в зоне влияния металлургического комбината трехъярусные сосняки превратились в одноярусные, причем исчезла и внеярусная растительность – эпифитные лишайники. Нарушились количественные соотношения между видами, изменился видовой состав, уменьшилась мощность подстилки. Изменчивость биологических показателей тесно коррелирует с уровнем загрязнения (Черненкова, 1964).

Влияние загрязнения в той или иной степени, непосредственно или косвенно, испытывают все компоненты биогеоценозов. По наблюдениям в окрестностях Воронежа, где источниками загрязнения являются стационарные промышленные предприятия и автотрассы с напряженным движением (Таранков, Матвеев, 2000), в древесине сосны, в

почве и, тем более, в подстилке накапливаются тяжёлые металлы (цинк, медь, железо, свинец и др.). Величина накопления возрастает при приближении к источнику загрязнения и с увеличением времени его функционирования.

Проблема атмосферного загрязнения давно уже стала глобальной, поэтому предприняты попытки решать её на международном уровне. Примером таких совместных действий может служить Соглашение о советско-американском сотрудничестве в области охраны окружающей среды (Москва, 1972 г.). Основными направлениями разрабатывавшегося проекта были (Алексеев, Дочинжер, 1981):

1. Диагностика атмосферных загрязнений растений и лесных сообществ и фитоиндикация загрязнений,
2. Влияние атмосферных загрязнителей на состав, структуру и продуктивность растительности лесных экосистем,
3. Изучение химизма осадков и их трансформации пологом древостоев и кронами отдельных видов деревьев,
4. Выявление потенциальных возможностей лесных сообществ в поглощении атмосферных загрязнителей,
5. Выявление потенциальных возможностей почв лесных экосистем в поглощении и трансформации атмосферных загрязнителей,
6. Физиологические механизмы устойчивости растений к атмосферному загрязнению,
7. Структурные механизмы устойчивости растений к атмосферному загрязнению,
8. Выработка предложений к ведению хозяйства в загрязнённых лесах.

Эта программа исследований, сформулированная 40 лет назад, в полной мере сохраняет своё значение и в настоящее время.

В последнее время большое внимание уделяется так называемому «парниковому эффекту». Интенсивная хозяйственная деятельность имеет, с одной стороны, своим следствием разрушение естественного растительного покрова, который наряду с Мировым океаном является одним из основных регуляторов газового состава атмосферы, с другой – усиленное выделение в атмосферу так называемых парниковых газов и, прежде всего, углекислого газа.

В биосфере длительное время существовал баланс между поглощением и приходом углекислого газа биогенного происхождения. Оценить величину потока биогенного  $\text{CO}_2$  очень сложно. К.И. Кобак с соавторами (1993) считают, что в 1860–1983 гг он был равен 35–50% промышленного выброса углерода; в последние десятилетия его учас-



тие уменьшилось до 15% в связи с тем, что доля промышленных выбросов продолжала расти.

Подсчитано, что в течение нескольких последних тысячелетий (за так называемое «историческое время») из резервуаров углекислоты биосферы (в основном, это леса) в атмосферу и океан перешло около 900 млрд. т. «органического» углерода, причём пятая часть этого количества поступила от сжигания ископаемого топлива (нефть, каменный уголь, природный газ). Темпы этого процесса нарастают. За период с 1850 по 1950 г масса органического вещества на суше сократилась на 120 млрд. т. За 150 лет (с 1850 по 2000 г. нетто-поток двуокиси углерода увеличился более, чем в 40 раз (Семенов, 2004).

В настоящее время основными факторами антропогенной эмиссии двуокиси углерода являются сжигание ископаемого топлива, производство цемента, продолжающаяся вырубка лесов, лесные пожары. Другими «парниковыми» газами являются метан и закись азота, но величины их эмиссии менее значительны. Уже в течение ряда лет обсуждается проблема потепления климата и связанного с этим глобального изменения ландшафтов (смещение природных зон, повышение уровня Мирового океана и др.), но общепринятой точки зрения пока не существует. В прошлом климат Земли не был постоянным; даже в нашей эре в доиндустриальный период отмечались колебания температуры в амплитуде 0,5–1,5°C. Причины естественных колебаний климата – циклические изменения потока излучения Солнца, циклические изменения земной орбиты и т.д. Глобальный цикл диоксида углерода для периодов порядка 1000 лет можно считать замкнутым. «Каждая дополнительная порция диоксида, эмитируемая в атмосферу ..., просто распределяется между атмосферой, океаном и наземными резервуарами в определенной пропорции и, в том числе, вносит свой вклад в рост содержания диоксида углерода в атмосфере. Поэтому полной стабилизации концентрации диоксида углерода в атмосфере можно добиться, лишь сократив глобальную эмиссию, связанную со сжиганием технологического и попутного газа, практически до нуля» (Семенов, 2004, с.151).

В 1990 г. сорок девять лауреатов Нобелевской премии обратились к президенту США Бушу с призывом принять меры к уменьшению выбросов в атмосферу парниковых газов, заявив: глобальное потепление является наиболее серьезной экологической угрозой XXI столетия, и только принимая меры уже сейчас, мы можем быть уверены, что грядущие поколения не столкнутся с этой угрозой. В том же году был опубликован доклад Гринпис «Глобальное потепление», подготовленный ведущими учеными и аналитиками в области энергетики из США,

Великобритании, Швеции, Бразилии и Индии. Спустя три года этот доклад был опубликован и в России.

Одним из важнейших наземных резервуаров углерода являются леса, но они продолжают вырубаться и деградировать в результате загрязнения воздуха и почвы, чрезмерного рекреационного использования и прочих форм антропогенного воздействия. Количество поглощаемого лесом углерода зависит от возраста древостоев, полноты, породного состава и ряда других факторов. Например, наши исследования в подмосковных лесах, показали, что в сосняках 1а класса бонитета максимальное количество углерода поглощается древостоями второго класса возраста (около 40 лет), затем годичный прирост снижается, а следовательно, уменьшается интенсивность накопления. В 140-летних древостоях оно в три раза меньше, по сравнению с максимальным. В сосняках 11 класса бонитета наибольшая активность поглощения углекислого газа приходится на более старший возраст – 40–50 лет; к 140 годам она снижается в два раза. В липняках 11 класса бонитета максимум поглощения наблюдается у древостоев 40–60 лет; к 150 годам оно двукратно снижается. В липняках 111 класса бонитета максимум приходится на 80 лет (Карманова, Рысин, 1990).

Поглощая углекислый газ, лес выделяет кислород, и в этом состоит одна из его важнейших биосферных функций. Ф.Ф. Давитая (1990), обращая внимание на то, что человеком сведено почти 2/3 лесов нашей планеты, высказал предположение, что уже в первой половине текущего столетия в газовом составе атмосферы могут произойти ощутимые изменения. В этом направлении действует осушение болот, потеря плодородия возделываемых земель, их эрозия, урбанизация. Академик Б.С. Соколов (1988) назвал увеличение расхода кислорода «тревожным явлением» для биосферы.

В Институте леса АН СССР изучение газообмена углерода в связи с фотосинтезом в лесных биогеоценозах было начато в 50-х годах прошлого столетия. В Институте лесоведения РАН оно остаётся одним из основных направлений стационарных исследований. Потоки  $\text{CO}_2$  в лесу являются функцией нескольких процессов (Цельникер, 2006): поглощения  $\text{CO}_2$  ассимилирующими органами растений днем при фотосинтезе и выделения его при дыхании различными органами растений, в процессе деятельности микроорганизмов почвы, при разложении опада и отпада. Древостоем фиксируется менее половины углерода, находящегося в круговороте; это соотношение получило название «carbon use efficiency (CUE)», его среднее значение – 0,45. В более высоких широтах оно несколько повышается; в древостоях уменьшается с увеличением возраста и высоты деревьев.

В последние десятилетия возникла новая форма загрязнения атмосферы (а затем и почвы) – радиационное. Причиной его становятся аварийные ситуации на предприятиях, вырабатывающих или использующих атомную энергию. «Точечные» аварии приводят к радиоактивному заражению местности, сохраняющемуся на долгое время. Лесные биогеоценозы, по сравнению с травянистыми и культурными ценозами, менее устойчивы. Для степени их поражения имеют значение тип лесного биогеоценоза, вид излучения, его мощность, кумулятивная доза, экологические условия, сезон года в период облучения и др. (Карабань и др., 1977). Наименее устойчив деревостой; происходящие в нем после облучения изменения служат причиной различных преобразований в других компонентах биогеоценоза (Карабань и др., 1978). Травянистые растения в целом более устойчивы. Поскольку пораженный древесный полог редет и освещенность увеличивается, то травяной покров становится более густым и флористически более разнообразным. Большинство представителей мезо- и микрофауны почв, населяющих подстилку и верхний почвенный слой, относительно радиорезистентны, но есть и радиочувствительные виды. Наиболее радиостойчивы микроорганизмы; дозы, летальные для сосудистых растений, не оказывают существенного влияния ни на их количество, ни на жизнеспособность; изменения, происходящие в структуре микробиоценоза, вторичны и вызваны опосредованно (Карабань и др., 1977).

Одним из внешних проявлений облучения хвойных деревьев является пожелтение и последующее опадение хвои. В районе Чернобыльской АЭС в зоне с летальными дозами радиации уже через несколько месяцев после аварии погибли все сосны, хвоя на них приобрела коричневатую-бурю окраску («рыжий лес»). В зоне с сублетальными дозами погибли только отдельные деревья. При этом было отмечено интенсивное повреждение побегов в нижней части кроны, а также отмирание подроста. В зоне среднего повреждения полностью погибшие деревья единично встречались только на опушках. В зоне слабого повреждения внешние признаки поражения у сосны отсутствовали (Козубов и др., 1987; цит. по Влияние ионизирующего излучения..., 1996).

Радиоэкологический мониторинг, организованный в 30-километровой зоне Чернобыльской АЭС в 1986 г., позволил установить, что в природных условиях в этих случаях создается чрезвычайно сложное и многообразное взаимодействие радиационных факторов с живыми организмами. Последние «испытывают одновременное действие как внешнего альфа-, бета- и гамма-облучения, так и «букета» инкорпорированных радионуклидов. При этом облучение может быть острым и хроническим с более высокой биологической эффективностью» (Тас-

каев, 2000, с. 53). Значение имеют не только многочисленные экологические факторы, но и физиологическое состояние организмов, их видовые и половозрастные особенности, структура популяций (Криволицкий и др., 1988; Тихомиров, 1972; и др.).

В районе Чернобыльской аварии реакцией на острое облучение у сосны и ели стали многопочечность, появление укороченных древесных побегов, массовое развитие покоящихся почек на укороченных вторичных побегах (у сосны), гигантизм листового аппарата, образование побегов с сильно сгущённой хвоей. Наблюдались отклонения в ритмике роста и в ориентации побегов в пространстве. Особенно пострадали от излучения молодые древостои 15–20-летнего возраста (Козубов, Таскаев, 1994). Существенно нарушился репродуктивный процесс (Радиационное воздействие..., 1990).

Эксперимент с действием острого гамма-облучения на травяной покров сосново-берёзового леса не изменил видового состава яруса, но вызвал (при высоких дозах) у растений отдельных видов морфологические изменения (гигантизм, пятнистость листьев, их суженность, курчавость) и сдвиги в прохождении фаз; впрочем на следующий год эти явления уже не наблюдались (Смирнов, Меланхолин, 1979).

Лесные биогеоценозы в общем обнаружили высокую степень устойчивости даже к высоким уровням радиоактивного воздействия и оказались очень активными стабилизаторами радиэкологической ситуации. Накапливая радионуклиды, они минимизировали их пространственное распространение. Признаки нарушений в репродуктивной сфере были обнаружены у ряда видов травянистых растений, из чего был сделан вывод о возможной трансформации генофонда отдельных, наиболее чувствительных видов (Попова, Таскаев, Фролова, 1992).

Разносторонние наблюдения над мышевидными грызунами установили гибель части популяции, но уже на следующий год убыль восстанавливается за счёт мигрантов с сопредельных территорий. В организмах животных выявлен сложный комплекс многообразных морфофункциональных сдвигов, ставших реакцией на облучение (Воздействие радиоактивного загрязнения..., 1996). Изменения носят фазовый характер.

## Литература

- Абражко В.И. О водном режиме еловых древостоев в засуху // Лесоведение. 1994. № 6. С. 36-45.
- Акулова Е.А., Жмур Д.Г., Цельникер Ю.Л. Количество и, спектральный состав света под пологом леса разной сомкнутости и состава // Ботан. журн. 1979. Т. 51. № 6. С. 805-819.

- Алексеев В.А. О пропускании солнечной радиации пологом древостоев. – Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука. 1967. С 15-35.
- Алексеев В.А. Приход фотосинтетически активной радиации к растительности нижних ярусов сквозь «окна» в пологе древостоев. – Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука. 1970. с. 19-31.
- Алексеев В.А. Световой режим леса. Л.: Наука. 1975. 227 с.
- Алексеев В.А., Дочинджер Л.С. Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение // Лесоведение. 1981. № 5. С. 64-71.
- Алексеев П.В. Форма существования мелкого елового подроста в ельниках и требование ели к освещенности в первые годы. – Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука. 1967. С 270-273.
- Арусте К., Реа К. Поражение древесных пород соединениями серы и фтора в лесах зелёной зоны г. Таллина. – Взаимодействие между лесными экосистемами и загрязнителями. Таллин: 1982. С. 61-62.
- Афанасьев А.В. О росте молодняка ели под пологом лиственных пород // Лесн. журн. 1962. № 5. С. 34-35.
- Бажина Е.В. Семенная продуктивность и качество семян пихты сибирской в зоне влияния Байкальского целлюлозно-бумажного комбината // Лесоведение. 1998. № 2. С. 10-15.
- Битвинская Т.Г. Дендроклиматические исследования. Л.: Гидрометеоздат. 1974. 170 с.
- Бирюков В.Н. Формирование древостоев в связи с колебаниями климата в лесных массивах Казахского мелкосопочника // Лесоведение. 1968. № 5. С. 43-49.
- Ботман К.С., Гиршевич М.Л., Карабань Р.Т., Назаров И.М. Мониторинг повреждаемых загрязняющими веществами лесных экосистем России // Лесоведение. 2000. № 1. С. 23-31.
- Ведрова Э.Ф. Влияние сосновых насаждений на свойства почв. Новосибирск: Наука. 1980. 104 с.
- Ведрова Э.Ф., Спиридонова Л.В., Стаканов В.Д. Круговорот углерода в молодняках основных лесообразующих пород Сибири // Лесоведение. 2000. № 3. С. 40-48.
- Волокитина А.В. Особенности распределения дождевых осадков под пологом хвойного леса // Лесоведение. 1979. № 2. С. 40-48.
- Воздействие радиоактивного загрязнения на наземные экосистемы в зоне аварии на Чернобыльской АЭС (1986-1996 гг.). Т. 1. // Тр. Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар: 1996. № 145. 204 с.
- Выгодская Н.Н., Зайцева И.И., Красникова Н.В.Ю Лебедева М.Г., Лунина Г.А., Некрасов В.П., Шерман Е.В. Приход прямой солнечной радиации к открытым и облесенным склонам на юге Приморского края // Лесоведение. 1978. № 1. С. 27-45.
- Выгодская Н.Н., Зукерт Н.В. Изменение оптических свойств дубрав под влиянием засоления почв // Лесоведение. 1967. № 5. С. 37-44.
- Гаврилова М.К. Радиационный режим в лиственных лесах Юго-Западной Якутии // Лесоведение. 1969. № 1. С. 16-23.
- Галенко Э.П. Фитоклимат и энергетические факторы продуктивности хвойного леса Европейского Севера. Л.: Наука. 1983. 129 с.

- Галенко Э.П. Особенности энерго- и водообмена в сосняках Европейского Севера // Лесоведение. 2004. № 5. С. 36-44.
- Гар К.А., Гулидова И.В. Режим освещения и фотосинтез у елового подраста в берёзово-еловых древостоях Вологодской области. – Физиологические основы роста древесных растений. М.: Изд-во АН СССР. 1960. С. 5-12.
- Гейгер Р. Климат приземного слоя воздуха. М.: Изд-во иностранной литературы. 1960. 486 с.
- Глебов Ф.Э., Литвиненко В.И. Динамика ширины годичных колец в связи с метеорологическими показателями в различных типах болотных лесов // Лесоведение. 1976 № 4. С. 56-62.
- Давитая Ф.Ф. Изменение газового состава атмосферы и проблемы биосферы // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1972. № 3. С. 22-25.
- Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука. 1969. 55 с.
- Евстигнеев Е.И. Отношение лиственных деревьев к свету и водообеспеченности в связи со структурой леса // Лесоведение. 1996. № 6. С. 26-35.
- Золотокрылин А.Н. Экспериментальные исследования солнечной радиации в равнинных лесах Европейской части СССР // Лесоведение. 1978. № 1. С. 68-77.
- Золотокрылин А.Н. Временная и пространственная изменчивость солнечной радиации в хвойных и лиственных насаждениях. – Комплексные биогеоценологические исследования в лесах Подмосковья. М.: Наука. 1982. С. 79-87.
- Иванов Л.А. Свет и влага в жизни наших древесных пород. М.: Изд-во АН СССР. 1946. 60 с.
- Иванов Л.А., Жмур Д.Г., Цельникер Ю.Л. Радиационный режим в липодубняке кленово-лещиновом и сосняке дубово-лещиновом (Серебряноборское опытное лесничество). – Стационарные биогеоценологические исследования в южной подзоне тайги. М.: Наука. 1964. С. 110-129.
- Кайрюкштитс Л.А. Рациональное использование солнечной энергии как фактор повышения продуктивности лиственно-еловых насаждений. – Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука. 1967. С. 151-166.
- Карабань Р.Т. Пристер Б.С., Алексахин Р.М., Тихомиров Ф.А., Мишенков Н.Н., Романов Г.Н., Нарышкин М.А. Последствие ионизирующих излучений на лесные биогеоценозы // Лесоведение. 1977 № 1. С. 27-35.
- Карабань Р.Т., Мишенков Н.Н., Пристер Б.С., Алексахин Р.М., Тихомиров Ф.А., Романов Г.Н., Нарышкин М.А. Радиационные эффекты у древесных растений в первый год после острого гамма-облучения леса // Лесоведение. 1978. № 1. С. 39-45.
- Карманова И.В., Рысин Л.П. Опыт расчёта количества кислорода, продуцируемого древостоями. – Оптимизация рекреационного лесопользования. М.: Наука. 1990. С. 95-101.
- Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. М.: 1981. 264 с.
- Карпачевский Л.О., Зубкова Т.А., Пройслер, М. Кеннел, Г.Гитл, Горчарук Н.Ю., Минаева Т.Ю. Воздействие полога ельника сложного на химический состав осадков // Лесоведение. 1998. № 1. С. 50-59.
- Катрушенко И.В. О потенциальной интенсивности фотосинтеза подроста ели в различных условиях освещения // Ботан. журн. 1964. Т. 90. № 1.

- Катрушенко И.В. Фотосинтез подроста ели во вторичных сообществах южной тайги. – Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука. 1967. С 237-242.
- Клинцов А.П. О радиационном режиме под пологом леса на Сахалине // Лесоведение. 1976. № 3. С. 31-36.
- Кобак К.И. Углекислота воздуха как характеристика атмосферы лесного биогеоценоза. – Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука. 1967. С 180-199.
- Кобак К.И., Кондрашѐва Н.Ю., Турчинович И.Е. Влияние лесного покрова на эмиссию углекислого газа на атмосферу // Лесоведение. 1993. № 3. С. 7-15.
- Козубов Г.М., Таскаев А.И. Радиобиологические и радиоэкологические исследования древесных растений. СПб.: Наука. 1988. 240 с.
- Коновалов В.Н., Тарханов С.Н., Костина Е.Г. Состояние ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной в условиях аэрального загрязнения // Лесоведение. 2001. № 6. С. 43-46.
- Корнев В.П. Задержание осадков листьями подлеска // Тр. Брянского технолог. ин-та. 1969. Т.9.
- Коссович Н.Л. О фотосинтезе ели в связи с приростом при сильном изреживании в лесных биоценозах // Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР. 1945. Т. 4. вып. 2. С. 174-182.
- Коссович Н.Л. Динамика световых условий под пологом елово-лиственного древостоя в связи с рубками ухода за лесом. – Физиология древесных растений. 1962. М.: Изд-во АН СССР.
- Костин И.С. Солнечная активность и влияние её состояния на прирост деревьев и лесных насаждений в центральной части лесостепи Русской равнины. – Труды ГГО. 1961. Т. 111. С. 108-117.
- Криволуцкий Д.А., Тихомиров А.И., Федоров Е.А., Покаржевский А.Д., Таскаев А.И. Действие ионизирующей радиации на биогеоценоз. М.: Наука. 1988. 240 с.
- Крокер В. Рост растений. М.: Иностранная литература. 1950. 250 с.
- Леина Г.Д. Фотосинтез елового подроста под пологом и на вырубках ельника черничника свежего в связи с давностью рубки. – Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука. 1967. С 232-236.
- Лукина Н.В., Никонов В.В., Райтио Х. Химический состав хвои сосны на Кольском полуострове // Лесоведение. 1994. № 6. С. 10-21.
- Лучшев А.А. Осадки под пологом леса. – Водоохранная роль леса. М.: ВНИИЛХ. 1940. С. 113-148.
- Малкина И.С. Световые кривые фотосинтеза подроста лиственных пород. – Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука. 1967. С 220-231.
- Малкина И.С. Влияние освещенности местообитания на световые кривые фотосинтеза клѐна и берѐзы // Лесоведение. 1977. № 3. С. 21- 25.
- Малкина И.С., Цельникер Ю.Л., Якшина А.М. Фотосинтез и дыхание подроста. М.: Наука. 1970. 184 с.
- Машинский Л.О. Город и природа. М.: Стройиздат. 1973. 228 с.
- Медведев Л.В., Шитикова Т.Е., Алексеенко В.А. Трансформация жидких атмосферных осадков древостоями южной тайги (на примере Валдая).

- Структура и функционирование экосистем южной тайги. М.: 1986. С. 26-55.
- Мелехов И.С. Лесоведение. М.: Лесная пром-ность. 1980. 406 с.
- Мерзленко М.Д. Влияние засухи на строение годичного кольца сосны в культурах // Лесоведение. 1977. № 4. С. 29-32.
- Мина В.Н. Выщелачивание некоторых веществ атмосферными осадками из древесных растений и его роль в биологическом круговороте // Почвоведение. 1965. № 6. С. 7-17.
- Мина В.Н. Влияние осадков, стекающих по стволам деревьев на почву // Почвоведение. 1967. № 10. С. 44-52.
- Молчанов А.А. Сосновый лес и влага. М.: Изд-во АН СССР. 1953. 344 с.
- Молчанов А.А. Распределение осадков в широколиственных лесах // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1958. Т. 37. С. 67-82.
- Молчанов А.А. Гидрологическая роль леса. М.: Изд-во АН СССР. 1960. 487 с.
- Молчанов А.А. Атмосфера как компонент лесного биогеоценоза. – Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука. 1964. С. 50-90.
- Молчанов А.А. Изменчивость ширины годичного кольца в связи с изменением солнечной активности. – Формирование годичного кольца и накопление органической массы у деревьев. М.: Наука. 1970. С. 7-49.
- Молчанов А.А. Влияние леса на окружающую среду. М.: Наука. 1973. 360 с.
- Молчанов А.А. Дендроклиматические основы прогнозов погоды. М.: Наука. 1976. 168 с.
- Морозова Р.М., Куликова В.К. Роль атмосферных осадков в круговороте азота и зольных элементов в еловых лесах Карелии. – Почвенные исследования в Карелии. Петрозаводск: 1974. С. 145-149..
- Нестеров Н.Д., Маргайлик Г.И. Влияние света на древесные растения. Минск: Наука и техника. 1969. 176 с.
- Нестеров Н.С. О влиянии леса на силу и направление ветра // Лесопромышленный вестник. 1908. № 8,9.
- Никольский В. Влияние отенения на рост однолетней сосны и ели // Изв. Петровск. землед. и лесной акад. СПб : 1881. Вып. 3.
- Оленин С.М. Радиальный прирост сосны в сфагновых сосняках в связи с вековыми солнечными циклами // Лесоведение. 1976. № 2. С. 35-41.
- Ольшевский Е. Температура воздуха в лесных экосистемах // Лесоведение. 1993. № 3. С. 25-33.
- Онучин А.А., Козлова Л.Н. Структурно-функциональные изменения хвои сосны под влиянием поллютантов в лесостепной зоне Средней Сибири // Лесоведение. 1993. № 2. С. 39-45.
- Осипов В.В. К вопросу о влиянии леса на распределение осадков // Лесоведение. 1967. № 4. С. 76-80.
- Осколков В.А. Качество пыльцы сосны обыкновенной в древостоях Приангарья при разных уровнях загрязнения // Лесоведение. 1998. № 2. С. 16-21.
- Пинчук А.М. Освещенность в культурах разной густоты // Лесное хозяйство. 1965. № 4. С. 15-17.
- Погребняк П.С. Общее лесоводство. Изд. 2-е. М.: Колос. 1968. 440 с.
- Понсет де Сандон Б. Роль света в лесу и его значение в лесоводстве. Рига: Изд. Зейберлиха. 1914.



- Попова О.Н., Таскаев А.И., Фролова Н.П. Генетическая стабильность и изменчивость семян в популяциях травянистых фитоценозов в районе аварии на Чернобыльской АЭС. СПб.: Наука. 1992. 144 с.
- Пристова Т.А. Влияние древесного полога лиственно-хвойного насаждения на химический состав осадков // Лесоведение. 2005. № 5. С. 49-55.
- Путенихин В.П. Дендрофлора – иммунная система города. – Экология фундаментальная и прикладная: проблемы урбанизации. Екатеринбург.: Изд-во Уральского гос. ун-та. 2005. С. 273-275.
- Радиационное воздействие на хвойные леса в районе аварии на Чернобыльской АЭС. Сыктывкар; 1990. 136 с.
- Рысин Л.П. Сложные боры Подмосковья. М.: Наука. 1969. 112 с.
- Рысин Л.П. Световой режим в некоторых хвойных и лиственных типах леса. – Стационарные биогеоценотические исследования в южной подзоне тайги. М.: Наука. 1964. С. 74-89.
- Рысин Л.П. Влияние лесной растительности на естественное возобновление древесных пород под пологом леса. – Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ его роста. М.: Наука. 1970. С. 7-53.
- Рысин Л.П., Панкова Ф.Н. Фитоклиматическая роль травяного покрова в лесах Серебряноборского опытного лесничества. – Стационарные биогеоценотические исследования в южной подзоне тайги. М.: Наука. 1964. С. 104-109.
- Рысин Л.П., Рысина Г.П. Почвенный запас семян травянистых растений в лесу и факторы, влияющие на их прорастание. – Леса Подмосковья. М. Наука. 1965. С. 5-27.
- Рысина Г.П., Рысин Л.П. Влияние света на прорастание семян лесных и лугово-лесных растений // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1966. № 2. С. 107-110.
- Савина А.В. Физиологическое обоснование рубок ухода. Издание 2-е. М.-Л.: Гослесбуиздат. 1961. 97 с.
- Сахаров М.И. Влияние ветра на освещенность в лесу // Докл. АН СССР. 1949. Т. 67. № 2.
- Семёнов С.М. Парниковые газы и современный климат Земли. М.: Изд. центр «Метеорология и гидрология». 2004. 176 с.
- Смирнов Е.Г., Меланхолин П.Н. Действие острого гамма-облучения леса на травяной ярус сосново-берёзового насаждения // Лесоведение. 1979. № 2. С. 85-90.
- Смит У.Х. Лес и атмосфера. М.: Прогресс. 1985. 430 с.
- Соколов А.А. Химический состав атмосферных осадков, прошедших сквозь полог елового и берёзового леса // Лесоведение. 1972. № 3. С. 103-106.
- Соколов Б.С. Проблемы эволюции биосферы: историзм и актуализм в проблемах глобальной экологии // Вест. АН СССР. 1988. № 11. С.17-21.
- Соколова Л.Н. Освещенность и фотосинтез соснового подростка под пологом спелых сосняков Московской области. – Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука. 1967. С 255-265.
- Спурр С.Г., Барнес Б.В. Лесная экология. М.: Лесная промышленность. 1984. 480 с.
- Таранков В.И. Гидроклиматический режим лесов Южного Приморья. – Автореф. доктор. дисс. Свердловск: 1974.

- Таранков В.И., Матвеев С.М. Содержание тяжёлых металлов в сосновых биогеоценозах при аэральном техногенном загрязнении // Лесоведение. 2000. № 1. С. 39-45.
- Таскаев А.И. Воздействие радиоактивного загрязнения на наземные экосистемы в зоне аварии на Чернобыльской АЭС. – Радиационное загрязнение и биогеоценозы. М.: 2000. С. 52-65.
- Тимофеев В.П. Осветление и прочистки. Л.: Гослесбумиздат. 1950. 88 с.
- Тимофеев В.П. Рубки ухода за лесом. М.: Гослесбумиздат. 1957.
- Тихомиров Ф.А. Действие ионизирующих излучений на экологические системы. М.: Атомиздат. 1972. 176 с.
- Тольский А.П. К вопросу о влиянии температуры и осадков на прирост сосны в толщину // Лесной журн. 1904. Вып. 5.
- Федотов И.С., Карабань Р.Т., Тихомиров Ф.А., Сисигина Т.И. Оценка действия двуокиси серы на сосновые насаждения // Лесоведение. 1983. № 6. С. 23-27.
- Хлебникова Н.А., Маркова М. И. Влияние степени освещённости на водный режим древесных пород в условиях Прикаспийской низменности // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1958. Т. 37. С.216-227.
- Феклистов П.А. Дендроклиматический анализ прироста по диаметру в сосняке мохово-лишайниковом северной тайги // Лесоведение. 1978. № 2. С. 23-28.
- Цветков В.Ф., Цветков И.В. Промышленное загрязнение окружающей среды и лес. Архангельск: ИПЦ Северный (Арктический) федеральный ун-т. 2012. 312 с.
- Цельникер Ю.Л. Радиационный баланс под пологом леса. М.: Наука. 1969. 100 с.
- Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука. 1978. 216 с.
- Цельникер Ю.Л. Пульсации интенсивности света в лесу как фактор воздействия на фотосинтез подроста // Лесоведение. 1973. № 3. С. 60-63.
- Цельникер Ю.Л. Влияние температуры на сроки распускания и скорость роста листа у лиственных деревьев. – Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. СПб: Гидрометеиздат. 1996. Т. 16. С. 164-175.
- Цельникер Ю.Л. Изучение физиологических процессов в лесных биогеоценозах. – Серебряноборское опытное лесничество. 65 лет лесного мониторинга. М.: Тов-во научных изданий КМК. 2010. С. 98-111.
- Цельникер Ю.Л., Князева И.Ф., Акулова Е.А. Видимая и инфракрасная радиация под пологом хвойных и лиственных древостоев. – Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука. 1967. С. 48-64.
- Черненко Т.В. Фитоценотические исследования ельников кустарничково-зеленомошных в окрестностях Мончегорского металлургического комбината // Лесоведение. 1995. № 1. С. 57-65.
- Читашвили С.Ш. Фотосинтез сосновых и буковых древостоев в связи рубками ухода различной интенсивности. – Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука. 1967. С. 167-179.
- Шильцова Г.В. Трансформация атмосферных осадков древостоями средней тайги. – Проблемы антропогенной трансформации лесных биогеоценозов в Карелии. Петрозаводск: 1996. С. 78-91.
- Шихова И.С. Аккумуляция тяжёлых металлов древесными породами в условиях интенсивного техногенеза // Лесоведение. 1997. №5. С. 32-42.

## Глава 8. ОБМЕННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Вещества на нашей планете находятся в процессах перемещения в пространстве и времени; признано существование двух основных типов их круговорота – большого (геологического) и малого (биологического). Участниками большого круговорота являются и горные породы, и вода. Породы в процессе выветривания постепенно разрушаются, продукты этого разрушения водотоками сносятся в моря и океаны, превращаясь в осадки и покрывая морское дно. Но тектонические движения то в одном, то в другом месте приподнимают подводные участки, превращают их в сушу, которая вновь заселяется организмами. Малый круговорот является частью большого и состоит в непрерывном создании органического вещества и одновременном его разложении и минерализации.

Представления о процессах, связывающих живое и неживое вещество, формировались издавна и постепенно. В конце XVIII в. химик А. Лавуазье в докладе «Круговорот элементов на поверхности земного шара» говорил: «Растения получают из окружающего их воздуха, из воды и из всей неживой природы в целом вещества, необходимые для организма. Животные питаются либо растениями, либо другими животными, так что в конечном счете вещества, из которых строится их организм, берутся из воздуха или из минерального царства. Брожение, гниение и сгорание непрерывно возвращают в воздух атмосферы и в минеральное царство те исходные вещества, которые у них позаимствовали растения и животные» (цит. по Криволуцкий, Покаржевский, 1990).

М.С. Гиляров (1949, с. 7) цитирует опубликованную в 1800 г. статью Кирби; автор считает одним из удивительнейших явлений, требующих изучения, то, что все «широкое разнообразие веществ, создаваемых животными и растениями, получаемое ими из земли, после их смерти снова распадается, но так, что сохраняется соотношение элементов, необходимое для существования всей системы». Распад органического вещества стал объектом многих исследований, но зачастую объяснение имело односторонний характер. С развитием микробиологии исключительное значение нередко придавалось бактериальной деятельности, в то время как роль животных и тем более – грибов не учитывалась.

Познание обменных процессов веществ и энергии в биогеоценозах В.Н. Сукачёв считал важнейшей задачей их изучения, подчёркивая, что тип обмена веществом и энергией является одним из главных признаков биогеоценоза. В «Основах лесной биогеоценологии» (1964) эта тема «заявлена», но не обсуждается. По существу, все исследования в этой области были выполнены в последующие годы. К настоящему времени опубликовано огромное количество работ, в которых более или менее детально характеризуется биологическая продуктивность биогеоценозов (а точнее – их растительности) разных типов леса. Развитию исследований в этой области в большой мере способствовала Международная биологическая программа, действовавшая в 1964–1974 гг. Результаты этих исследований очень важны для того, чтобы понять, как «работает» биогеоценоз, какова роль его структурных компонентов. Обобщением накопленной информации в этой области стало «Введение в биогеоценологию» (Криволуцкий, Покаржевский, 1990), изданное как учебное пособие к лекциям на географическом факультете МГУ.

Первичное органическое вещество создается зелёными растениями в процессе фотосинтеза; при этом в организме накапливается энергия, преобразуясь из световой в энергию химических связей. Кроме того, синтез органического вещества может осуществляться бактериями; возможно, что деятельность именно этой группы организмов стала началом формирования биосферы Земли.

Организмы исключительно разнообразны по своему месту в биогеоценологических системах. Зелёные растения строят свои тела самостоятельно, продуцируя вещество; поэтому их называют автотрофами, или продуцентами. Организмы, живущие за счёт других организмов, используя их для питания, называют гетеротрофами, или консументами. Травоядные животные – консументы первого порядка. Плотоядные животные не могут удовлетворяться растительной пищей, им нужны животные белки со специфическим набором аминокислот – это консументы второго порядка. Разные трофические цепи, переплетаясь друг с другом, образуют сложную трофическую сеть. П.М. Рафес (1975) говорил, что в каждом биогеоценозе действуют два трофических цикла: один начинается растениями-автотрофами, потребляющими неорганические вещества, и продолжается гетеротрофами-биофагами, среди которых большинство составляют животные, Второй начинается гетеротрофами-сапрофагами, питающимися мёртвым органическим веществом. В этой группе – животные и растительные (главным образом, микроскопические) организмы.

У трофической цепи есть «отходы». Листопадные древесные породы сбрасывают листья и тем больше, чем ближе завершение периода

вегетации; происходит отмирание многих растений. Отходами являются продукты жизнедеятельности животных, а также и умирающие животные. Попадающие на поверхность органические остатки разлагаются организмами, получившими название редуцентов. Результатом этого разложения является минерализация органики при одновременном выделении углекислого газа. В разложении особенно велика роль почвенной фауны, грибов и микроорганизмов.

Биогеоценотический обмен в основных природных зонах имеет свою специфику. Для лесного типа этого обмена характерны следующие основные особенности (Уткин, Дылис, 1968):

- большой удельный вес лигнопродуктов в составе продуцируемого органического вещества;
- более или менее сбалансированный тепловлагообмен;
- максимальный по радиальной протяженности и круглогодичный контакт фитоценозов с атмосферой и почвой;
- максимально выраженная аккумуляция органического вещества в стволах, ветвях, корнях;
- преобладание надземных запасов органического вещества над подземными;
- преимущественно микотрофный тип питания растений;
- повышенная подвижность почвенных растворов;
- доминирующая роль в составе микробценозов лигно- и целлюлозоразрушающих грибов-аэробов, а среди микроорганизмов – аммонифицирующих бактерий;
- наличие лесной подстилки – временного консерванта органики;
- специфическая трансформация воды, поступающей в биогеоценозы;
- преобладание комплексов животных, биотически тесно связанных с древесно-кустарниковой растительностью, и др.

Радиальная мощность слоя активного биогеоценотического обмена, его продолжительность и ряд других признаков используются для дифференциации лесов и построения их классификации.

Одним из основных компонентов биологического круговорота является **углерод**. Он потребляется растениями в процессе фотосинтеза, выделяется при дыхании и разложении. При фотосинтезе образуются углеводы и высвобождается кислород, уходящий в атмосферу. Роль дыхания особенно заметна ночью, когда прекращается фотосинтез, для которого необходима световая энергия. В процессе разложения часть углерода в виде газообразных соединений (углекислый газ и др.) возвращается в атмосферу, другая при определенных условиях сохраняет-

ся в виде неживой органики (каменный уголь, торф, нефть). Сжигание этой органики в процессе хозяйственной деятельности переводит углерод в газообразное состояние. К настоящему времени накоплена обширнейшая информация об углеродном балансе многих типов лесных биогеоценозов – поглощении углерода различными органами растений, его накоплении в различных биогеоценологических горизонтах и скорости разложения, его динамики в течение года и суток. Леса, болота и Мировой океан являются основными резервуарами связанного углерода.

В последние десятилетия особенно часто обсуждается проблема углеродного обмена в биосфере, Этот повышенный интерес, в первую очередь, связан с увеличивающимся содержанием  $\text{CO}_2$  в атмосфере (на 35% за период с 1770 по 1990 гг). Основные причины – сжигание ископаемого топлива и уничтожение лесов и болот, которые наравне с Мировым океаном играют главную роль в поддержании углеродного баланса. Как следствие – возникновение так называемого парникового эффекта, вызывающего повышение температуры. В связи с этим резко увеличилось количество работ, связанных с изучением накопления фитомассы и процессов, в которых участвует углерод – фотосинтеза и дыхания. Тема эта особенно актуальна, еще и потому, что леса на территории России являются огромным биосферным резервуаром органического углерода (Уткин и др., 2001).

Для определения запасов углерода и их изменения в сезонной и возрастной динамике биогеоценоза очень важно иметь информацию относительно его биологической продуктивности. Оригинальная схема потоков углерода (преимущественно, в форме органического вещества) предложена А.И.Уткиным (1995). При расчете углеродного баланса лесного биогеоценоза очень важно учитывать дыхание корней, особенно тонких (Мамаев, 1987, 1993; Цельникер, 2005; и др.).

Круговорот углерода в биогеоценозе упрощенно можно представить следующим образом: атмосфера – живая фитомасса – подстилка – почва – атмосфера. Большинство авторов характеризует цикл углерода в лесных экосистемах балансом между поглощением надземной растительностью содержащегося в атмосфере углекислого газа и его эмиссией при разложении мертвого органического вещества, сконцентрированного на поверхности почвы и в почве. Получаемая разность (чистая нетто-продукция) характеризует количественные изменения запаса углерода в биогеоценозе. Расчеты углеродного цикла для различных типов лесных биогеоценозов выполнены рядом авторов (Ведрова, 1996, 1998; Романовский и др., 2004; и др.).

Все определения следует вести с учётом специфики древесных пород, их различий в продуктивности, которая в одних и тех же усло-

виях может быть различной. И.С.Малкина (1995) показала, что у лиственницы сибирской лучше, чем у сосны и ели, развит ассимиляционный аппарат, что обеспечивает высокую интенсивность фотосинтеза, а более благоприятное соотношение по площади ассимилирующих и неассимилирующих органов позволяет уменьшить у последних расход на дыхание. Всё это способствует образованию лиственницей большего количества органического вещества и, следовательно, более интенсивно накапливать углерод, забирая его из атмосферы.

Результаты исследований углекислотного режима публиковались многими авторами; как пишет автор одной из недавних публикаций (Щербатюк, 2000) об итогах своей работы, они «в основном подтвердили широко известные представления о характере суточных и сезонных-концентраций  $\text{CO}_2$  в деятельном слое воздуха лесных ценозов». Конечно, каждый лесной биогеоценоз имеет «свой» режим, но для того, чтобы исследования в этом направлении не повторяли друг друга, нужно их проанализировать, обобщить и выявить те вопросы, которые до сих пор остаются нерешёнными.

Существенные изменения в структуре углеродного баланса вызывают крупномасштабные лесные пожары, которые даже в настоящее время обычны для территории Сибири и Дальнего Востока, а в отдельные годы захватывают и Европейскую часть России. При верховых пожарах особенно интенсивно горят кроны хвойных деревьев, тонкие побеги и сухие сучья. У стволов частично обгорает кора. Почти полностью сгорает растительность нижних ярусов. Она страдает также и при низовых пожарах. Выгорает подстилка, причём в течение длительного времени она может находиться в тлеющем состоянии. При горении углерод выделяется в виде газов  $\text{CO}_2$ ,  $\text{CO}$ ,  $\text{CH}_4$ . При пламенном горении соотношение этих газов 90,2 : 6,6 : 0,6%, при тлении – 84,3 : 12,3 : 1,3%. Несгоревший материал составляет примерно 2% (цит. по Софронов и др., 2000).

Около 80% атмосферного воздуха составляет **азот**. Он содержится также в почве и в воде в виде неорганических соединений, входит в состав растений и животных. В наземных биогеоценозах азот содержится в 1) живых органах автотрофных растений, обычно в виде разнообразных органических соединений, 2) в живых органах гетеротрофных организмов, 3) в отмерших органах автотрофных организмов, находящихся на различных стадиях разложения, 4) в гумусе в очень стойких формах органического вещества, образующихся в процессе разложения и гумификации отмерших авто- и гетеротрофов, 5) в ми-

неральной форме и в б) газообразной форме – в виде окислов азота, образующихся при денитрификации, аммиака и молекулярного азота (Работнов, 1980). Растения, поглощая азот из почвы, используют его для создания фитомассы и возвращают вместе с опадом; процент использования азота у разных пород очень неодинаков – от 19% у ольхи серой до 81% у берёзы (Манаков, 1970). Очень большое значение имеет почвенное плодородие; на бедных почвах реутилизация азота может быть в десятки раз выше, чем на богатых почвах. Уменьшенное содержание азота в опаде задерживает его разложение, в результате чего накапливается подстилка.

Ряд видов микроорганизмов способен поглощать азот из воздуха; это – азотфиксаторы, живущие свободно в почве, и азотфиксаторы, живущие в симбиозе с растениями (клубеньковые бактерии). Последние проникают в ткани корней некоторых видов растений, вызывая вздутия – клубеньки, постепенно заполняющиеся размножающимися бактериями. От них растения получают азотистые соединения, отдавая взамен углеродсодержащие и минеральные вещества. Клубеньки образуются на корнях некоторых древесных пород – серой ольхи, лоха, облепихи и др.

Благодаря большому числу степеней окисления азот может создавать многие биологически важные соединения. Содержащие азот органические соединения после гибели организмов или отмирания их частей, при разрушении остатков пищи подвергаются процессам аммонификации и нитрификации с образованием аммиака, нитратов и нитритов. Последние частично вновь ассимилируются растениями, а частично подвергаются восстановлению до молекулярного азота или окиси азота, после чего азот в газообразном состоянии возвращается в атмосферу.

Схема «азотного цикла» в биогеоценозах широколиственных лесов разработана М.Г. Романовским и В.В. Мамаевым (2004). В почву азот поступает с осадками и с пылью, при разложении опада, в небольшой мере поглощается некоторыми видами растений из атмосферы, фиксируется микроорганизмами. По мнению названных авторов, его общий годовой приток составляет  $10\text{--}12 \text{ кг на га}^{-1} \text{ в год}^{-1}$ . Изменение запасов подвижных, растворимых форм азота (солей аммония, нитритов и нитратов) в течение сезона в системе биогеоценоза составляет около  $100 \text{ кг на га}^{-1}$ . В результате денитрификации и поверхностного и внутрипочвенного стока убыль составляет  $7\text{--}9 \text{ кг на га}^{-1} \text{ в год}^{-1}$ . В биогеоценозах с 220-летними древостоями запасы азота могут исчисляться центнерами, а запасы почвенного азота, накопленные на протяжении периода голоцена, – тоннами.



По мнению Н.Г. Федорца (1996), круговорот азота по сравнению с другими химическими элементами наиболее сложен, поскольку азот участвует во всех процессах синтеза, деструкции и ресинтеза органических веществ. Автор предлагает различать два цикла – внутренний и внешний. Внутренний цикл включает поглощение азота растениями из пула его минеральных соединений, переход при отмирании организмов в мортмассу, переработку мортмассы и гумуса микроорганизмами, минерализацию азотсодержащих органических соединений до минеральных форм, иммобилизацию минерального азота микроорганизмами, гумификацию, фиксацию аммонийного азота почвенными частицами. Внешний цикл – это совокупность поступления азота в биогеоценоз из атмосферы вместе с осадками и пылью, азотфиксации, а также потерь азота в результате его вымывания в нижележащие почвенные горизонты и за счёт газообразного выделения. В качестве примеров автором представлено несколько «концептуально-балансовых моделей» в сосняках разного возраста и состояния. Во всех изученных биогеоценозах азот накапливался и во внутреннем, и во внешнем циклах; высокая степень замкнутости круговорота свидетельствует, по мнению автора, о значительной устойчивости сообществ.

Предполагается, что жизнедеятельность первых организмов на Земле была основана на брожении, субстратом для которого служили органические вещества, образовавшиеся в результате химических реакций. Появление растений, способных выделять **кислород** посредством фотосинтеза, стало важнейшим этапом и непременным условием дальнейшей эволюции всего живого. В настоящее время содержание кислорода в атмосфере – 21%. Его источником служит двуокись углерода. Установившийся кислородный бюджет Земли способен нарушить человек. «Он не только вдыхает кислород и выдыхает углекислый газ, но и снижает содержание кислорода и повышает содержание двуокиси углерода в воздухе, сжигая горючие ископаемые и заливая бетоном некогда зелёную землю. Кроме того, он начал обширный, хотя отнюдь не планируемый эксперимент по воздействию нефти и всевозможных пестицидов на фитопланктон Мирового океана. Молекулярный слой нефти на поверхности океана повышает альбедо (отражающую способность) Земли, в результате чего может снизиться температура и замедлиться рост растений» (Клауд, Джибор, 1972. с. 89). Пока трудно предсказать будущую ситуацию, но очевидно, что к ней нельзя относиться безразлично.

В любом биогеоценозе есть **вода**, участвующая во многих жизненных процессах. Она может находиться в жидком, твердом (лёд) и газо-

образом (пар) состояниях. Постоянно присутствуя в растениях, составляя значительную часть живой биомассы, вода необходима для фотосинтеза и для транспирации; в растворах по сосудам перемещаются вещества – из корней в наземные органы и в противоположном направлении. Д.А. Криволицкий и А.Д. Покаржевский (1990) высказываются категорично – обмен веществ в растительных организмах – это прежде всего водообмен, растения – это «живая вода» природы, благодаря которой на Земле появились более сложные формы жизни, возник мир животных.

У древесных пород наибольшую поглощающую поверхность имеют так называемые первичные корни, снабженные большим числом корневых волосков. По мере старения корней или в неблагоприятных почвенных условиях первичная кора и корневые волоски отмирают и способность к всасыванию влаги уменьшается. Основная масса сосущих корней располагается в верхнем почвенном слое, куда поступают атмосферные осадки. Но часть корней достигает уровня грунтовых вод; роль таких корней особенно велика в засушливые периоды. Кроме того, в песчаных почвах пучки тонких корней могут формироваться на глубине нескольких метров в супесчано-суглинистых линзах и прослоях, выделяющихся на фоне почвенного профиля повышенным содержанием влаги.

Поглощение воды корнями обусловлено разностью водоудерживающей силы почвы и сосущей силы живых клеток корня. Скорость поглощения воды зависит от температуры среды, от разности водоудерживающей силы почвы и сосущей силы корней, от сопротивления живой протоплазмы клеток корня передвижению воды и от скорости передвижения воды в почве к корневым окончаниям (Дылис, Цельникер, Карпов, 1964). Влагопроводность почвы зависит от её структуры, а также от влажности. При высыхании непрерывность водных потоков в капиллярах почвы нарушается, в результате чего снабжение влагой растения перестаёт быть достаточным.

Расходование влаги растениями (транспирация и физическое испарение) происходит в процессе её испарения, в значительной степени зависящей от температуры воздуха. Максимальная потребность растения в воде определяется по испаряемости – по количеству воды, испаренной со свободной водной поверхности. Но реальный расход воды может быть большим, так как могут нагреваться листья. Если влаги в почве недостаточно, то начинает действовать физиологическая регуляция процесса транспирации – растение сокращает расход воды. Прежде всего, это достигается закрыванием устьиц. Повышается водоудерживающая сила органов ассимиляции. Уровень водоснабжения оказы-

вает большое влияние на ростовые процессы и синтез органических веществ.

М.Г. Романовский и Н.Г. Жиренко (2004) разработали схему «водного цикла» широколиственных лесов лесостепи. В районе, где проводились исследования, среднегодовое количество осадков составляет около 530 мм, в вегетационный период выпадает около 250 мм. Часть осадков тут же испаряется с поверхности листьев. Весенние запасы влаги в почве составляют около 80% осадков, выпавших за зиму. При снеготаянии преобладает почвенно-грунтовой сток (поверхностный сток отмечается только в отдельные годы). 7–10% годовых осадков проникает глубже 4 м. Весной в толще 0–4 м содержится в среднем 1335 мм воды (в разные годы – от 1100 до 1520 мм), к осени остается от 860 до 1140 мм. Общий расход влаги (транспирация растений, физическое испарение, сток и инфильтрация воды) составляют 410–480 мм. Скрытый резервуар воды (40–50 мм) – ткани растений и животных. Составленная авторами таблица затрат воды на единицу растительной продукции даёт представление о различиях величин в разных типах леса. Эта работа является продолжением многоаспектных исследований, начатых под руководством А.А. Молчанова (1952, 1960).

В немалом числе работ сделана попытка показать **биологический круговорот веществ** в том или ином конкретном биогеоценозе (Германова, Иванчиков, 1996; Казимиров, Морозова, 1973; Казимиров, Морозова, Куликова, 1978; Казимиров, Волков, Зябченко и др., 1977; Молчанов, 1971; Ремезов, Быкова, Смирнова, 1959, Чагина, 1976. и др.). Для этого используются данные по содержанию многих химических элементов в возможно большем числе фракций. Вот конкретный пример – среднетаёжный сосняк лишайниковый на надпойменной террасе р. Вычегды (Русанова, Слобода, Бушуева, 1977). Запас фитомассы – 902 ц/га, из них на многолетние надземные органы приходится 62,6%, на зеленые ассимилирующие органы – 13,6%, на корни – 23,8%. Далее приводится развернутая таблица, где для разных фракций, начиная с хвои текущего года и кончая лишайниками, с точностью до четвертого знака сообщаются данные по содержанию N, Si, Ca, K, Mn, P, Al, Fe, S, Na, Mg, Cl.. Подсчитано, что всего в фитомассе сосняка содержится 325 кг/га зольного вещества и 258 кг/га азота. Годовое потребление на прирост составляет 26 кг/га зольного вещества и 22 кг/га азота. Общая масса опада составляет 34 кг/га, или 71%. Удерживается 14 кг/га. Проводятся и другие расчеты, на основании которых делается общий вывод – древостой характеризуется очень малой емкостью и зольностью и «азотным типом химизма».

Другой пример – Н.И. Пьявченко (1967) провёл расчёт биологической продуктивности и круговорота веществ в нескольких типах болотных лесов Западной Сибири. У основных лесообразующих пород – сосны, кедра, берёзы для стволов, ветвей, хвои и корней было определено содержание N, Si, Al, Fe, P, Ca, Mg, Mn, K, Na, S. У кустарничков объектами исследований были стебли, листья, корни, у разнотравия – надземные и подземные органы, у мхов – растущие побеги. Были прослежены количества ежегодного прироста и опада фитомассы и его химический состав. Установлено, что в опаде сосняка кустарничково-сфагнового в круговороте веществ особенно активно участвуют N, Si, K, в опаде сосняка с берёзой травяно-сфагнового – N, K, Si, Ca, в опаде кедровой согры кочкарноосоковой – N, K, Ca, M Si. Возвращение азота составляет 70–89%, кальция – 71–90%, калия – 73–88%, фосфора – 77–90%, серы – 70–84%. Меньший возврат происходит а сосняке кустарничково-сфагновом, больший – в кедровой согре. Моховой покров удерживает некоторое количество кремнезема и других элементов.

В.Н. Второва (1982) проследила изменение химического состава ели и сосны по «вертикали» и в разных частях деревьев, установив при этом, что содержание зольных элементов и азота убывает в следующем направлении: хвоя старше 2 лет > хвоя 2 лет > хвоя 1 года > побеги 1 года > кора > тонкие ветви > толстые ветви > неохвоенные ветви > древесина ствода. Аналогичная работа была проделана в осиннике (Второва, Жукова, 1982), Л.Б. Корецкая (1970) охарактеризовала особенности вертикально-фракционного распределения зольных элементов у липы мелколистной.

Публикаций по этой теме очень много, есть и объёмистые сводки данных, полученных разными авторами. Однако нужно иметь в виду, что лес очень разнообразен; поэтому каждая публикуемая таблица характеризует только конкретное модельное дерево или конкретный участок леса. Даже в биогеоценозах одного и того же типа данные по продуктивности, по поглощению и возвращению вещества могут существенно меняться в зависимости от изменений в составе древостоя, его полноты, возрастной структуры, от времени года.

С.В. Зонн был одним из ближайших сотрудников В.Н. Сукачёва и соавтором «Основ лесной биогеоценологии», но и у него возникли вопросы (Зонн и др., 1969):

1. Отвечает ли изучение зольного состава и азота растительности, а также вычисляемых на их основе количественных показателей потребности и возврата этих элементов в почву понятию «круговорот веществ»?

2. Не придаём ли мы подобным данным слишком большого значения, считая их показателями обмена веществ и энергии в отдельных типах биогеоценозов?

3. Не делаем ли мы слишком далеко идущих выводов о формировании различных типов почв и их эволюции, также основанных на годичных данных по потреблению, удержанию и возврату зольных элементов и азота растительности?

Ответ может быть следующим: эти данные полезны для понимания структурно-функциональных особенностей биогеоценозов, но их нельзя абсолютизировать и экстраполировать как в пространстве, так и во времени.

Значение продуктивности биогеоценоза можно оценивать по произведенной древесине, но и с других позиций; например, по величинам поглощения углекислоты и выделяемого кислорода (Уткин и др. 1980).

У ряда авторов древостои с максимальной для данного региона продуктивностью (в том числе и лесные культуры) принято называть «эталонными». Например, А.А. Молчанов (1967) относит к этой категории посадки Тюрмера в западной части Московской области, культуры сосны и лиственницы в Лесной опытной даче Московской сельскохозяйственной академии и т.д. Однако такой подход противоречит смысловому значению термина «эталон». Это установленная мера, которая не подлежит изменению. С нашей точки зрения, эталонными следует называть коренные леса, в которых все компоненты и биоты, и среды находятся в состоянии максимально полного соответствия друг другу. Например, эталонным является сфагновый сосняк на верховом болоте, у которого продуктивность не выше У класса бонитета. Осушением можно повысить продуктивность до IV класса, но за счёт потери «эталонности».

В подавляющем количестве работ, посвященных обменным процессам веществ, речь идет о древесных породах; растения нижних ярусов не учитываются вообще или характеризуются в целом. Т.К. Горышиной, Ю.Н. Нешатаевым и И.А. Терешенковой (1975) показана роль травяного покрова в биологическом круговороте 300-летней лесостепной дубравы. От общего запаса фитомассы травостой составляет всего лишь 0,25%, но в годовом «обороте» его значение больше – около 7%. Опад травостоя составляет 15–20% ежегодного опада с учётом только наземных частей растений (разумеется, если не считать возможного вывала крупных деревьев). В отличие от опада древесных пород возвращение в почву веществ травяными растениями происходит более равномерно в

течение вегетационного периода, причём максимум приходится на конец лета. По сравнению с опадом древесных пород опад травяного покрова имеет большую зольность, содержит повышенное количество азота, богаче калием и фосфором. Таким образом, роль травяного яруса в биологическом круговороте достаточно значима.

Для того, чтобы получить достаточно полное представление о малом биологическом круговороте веществ в биогеоценозе, нужно иметь представления и о химическом составе кустарничков и травянистых растений разных видов. Мы задались целью определить химический состав большого числа видов (свыше 50) трав и кустарничков, обитающих в сосновых лесах Подмосковья, а кроме того на примере нескольких видов проследить изменчивость этого состава в разных типах сосняков (и простых, и сложных) и в различные периоды вегетационного сезона (Рысин, Антюхина, 1977).

Зольность даёт представление об общем количестве веществ, вовлеченном растениями в биологический круговорот. В наших наблюдениях наибольшая зольность была у адоксы мускусной (21,43%) и крапивы двудомной (20,75%); далее шли хвощ луговой (17,90%) и бутень ароматный (16,63%). Виды с наименьшей зольностью (менее 6%) росли в сосняке редкотравно-зеленомошном; там же была наименьшей и средняя зольность – 6,83%, в то время как в сосняке с липой и дубом она была почти вдвое выше – 11,35%. Содержание кальция и магния выше 2% было отмечено у тех же трёх видов. Более 4% калия содержали купырь лесной, дудник лесной и адокса. Кремния больше всего (до 6%) было в хвощах, меньше всего (0,1%) – в костяннике и кислице. По соотношению поглощенных элементов растения дифференцируются на группы; как правило, наиболее накапливаемым оказывается азот, на втором месте чаще стоит калий, кальций занимает третье место. Вот в качестве иллюстрации несколько рядов поглощения:

Герань лесная, ветреницевидка дубравная, пролесник, копытень, звездчатка жестколистная –  $N > K > Ca > P > Mg > Si > Mn$ ;

Купырь лесной, ветреницевидка лютиковая –  $K > N > Ca > P > Si > Mg > Mn$ ;

Коротконожка перистая, хвощи лесной и луговой –  $Si > K > N > Ca > P > Mg > Mn$ .

Наблюдения за одними и теми же видами в биогеоценозах разных типов обнаружили чрезвычайно значительную вариабильность всех без исключения показателей. Например, зольность листьев вейника тростникового менялась в пределах от 6,54% (сосняк редкотравно-зеленомошный) до 11,12% (сосняк с липой), у ландыша – от 7,24% до 10,92% (в тех же типах). Наибольшая изменчивость содержания каль-

ция была отмечена у бокоцветки (0,34 и 0,91%). магния – у вейника тростникового (0,08 и 0,23%) и т.д. Различия есть не только среди растений разных типов биогеоценозов. Н.К. Киселёвой и Л.О. Карпачевским (1971) показано, что они есть и среди растений разных парцелл. Несомненно, что основной причиной этих различий являются неодинаковые почвенные условия (богатство почвы элементами питания, условия аэрации и влажности), но очевидно, что и сами растения имеют различную избирательную способность к отдельным элементам.

В литературе очень мало данных, характеризующих изменчивость химического состава растений в течение периода вегетации. Наши наблюдения показали, что зольность у большинства видов растений возрастала к осени и только у ожики волосистой она оставалась фактически постоянной. Наибольшие отклонения были у сныти, звездчатки жестколистной и черники. Кальций у всех видов накапливался, причем в некоторых случаях (ландыш, косяника) его содержание увеличивалось по сравнению с началом лета в 4 раза. Менее интенсивно накапливался магний, напротив, содержание калия у половины видов сократилось к концу лета в 1,5–2 раза по сравнению с исходным.

Различия в химизме растений проявляются с связи с географическим происхождением растений, даже, если в течение длительного времени они растут рядом друг с другом в одних и тех же условиях. Пример – анализ содержания азота и зольных элементов в листьях 8-летних дубков, выращенных из жолудей, которые были получены из самых разных районов Восточной Европы (Лукиянец, 1980). Содержание азота менялось в пределах 2,47–1,78% от абсолютно сухой массы, кальция – 2,56–1,74%, калия – 0,83–0,54%, фосфора – 0,19–0,12%, сумма зольных элементов – 3,35–2,63%. Различались листья ранней и поздней форм дуба.

Выявлены различия в химическом составе хвое сосны разного географического происхождения (Патлай, 1973; Тюкин, 1975). Географические особенности обмена веществ и энергии в сосняках (черничном и воронично-черничном) Карелии и Мурманской области охарактеризованы С.С. Зябченко и А.А. Иванчиковым (1980). Сезонную динамику химического состава сосны на Кольском полуострове исследовала Н.В. Лукина (1996), отметив её вариабильность в зависимости от доступности элементов, возраста хвои и дерева и его физиологического состояния.

Приведённые примеры говорят о значительной лабильности химического состава растений и в пространстве (в биогеоценозах разных типов), и во времени (на протяжении вегетационного периода). И.Л.

Шидловская и О.Н. Солнцева (1982) показали зависимость содержания минеральных веществ в растениях от содержания их в почве, но влияют и другие факторы: условия увлажнения, световой режим, возраст растения, фаза развития и др. Из этого авторы справедливо делают вывод – трудно вычленировать вклад того или иного фактора в результирующие величины содержания минеральных элементов в растениях из разных ценозов. Зависимость минерального состава растения от экологических условий была показана и на примере лесных мхов; факторами, лимитирующими их рост, признаны содержание фосфора и влажность субстрата (Шидловская, 1982).

Мультифакторность химического состава растений нужно принимать во внимание при построении моделей обмена веществом, учитывающих и виды кустарничково-травяного яруса. Следует помнить об «индивидуальности» каждого результата и не использовать его как нечто среднее.

В.Я. Частухин и М.А. Николаевская (1969) говорят о двух типах распада растительных остатков – фитогенном и зоогенном, причём к числу «действующих лиц» первого типа они относят грибы, актиномицеты и бактерии, а второго типа – не только животных, но и простейшие организмы.

Основная часть биомассы лесного биогеоценоза состоит из многолетних частей древесных растений – стволов, ветвей и корней. 90–95% абсолютно сухого веса древесины составляют гемицеллюлоза, целлюлоза и лигнин, образующие стенки клеток; остальное – белки, смолы, воска, жиры, дубильные вещества, эфирные масла и другие соединения. У хвойных пород содержание лигнина, который наиболее трудно разлагается, находится в пределах 28–34%, у лиственных – 18–28% (Никитин, 1962). Содержание целлюлозы у ели обыкновенной – 59%, у сосны обыкновенной – 57%, у дуба черешчатого – 37%, у липы сердцелистной – 45,5%, у берёзы повислой – 34%. Средняя зольность древесины – 0,3–1%, коры – 6–7% (Частухин, Николаевская, 1969). В разложении (деструкции) древесины участвуют различные группы и комплексы бактерий, грибов и беспозвоночных животных, они последовательно сменяют друг друга, находясь при этом в сложных взаимоотношениях между собой.

Пять трофических групп ксилобионтных насекомых выделяются по характеру своего участия в процессе разложения древесины (Мамаев и др. 1977): 1) фитоксилофаги – личинки, обитающие на границе отмирания тканей усыхающего дерева и потребляющие как живую, так и отмершую кору и древесину; 2) амброзивные ксиломицетофаги – личинки, питающиеся, в основном, грибами; они заносят в древеси-



ну грибные споры; 3) ферментативные ксилофаги – личинки обладают набором ферментов и переваривают клетчатку; 4) деструктивные ксиломицетофаги – личинки питаются древесиной, пронизанной мицелием грибов; 5) сапроксилофаги – личинки питаются грибами, содержащимися в сильно разложившейся древесине.

Зоокомплексы последовательно сменяют друг друга, меняется характер их деятельности, в связи с чем в разложении древесины Б.М. Мамаев (1975) предлагает различать следующие стадии:

**Лимексилоидная.** В древесине поселяются личинки сверлильщиков, короедов-древесинников и плоскоходов. Они прогрызают ходы, выбрасывая опилки наружу, и вносят внутрь споры грибов; мицелий, развивающийся на стенках ходов, служит для личинок основной пищей.

**Перамбицидная.** Доминируют жуки-дровосеки в комплексе с некоторыми другими группами насекомых. Их личинки не выбрасывают опилки, плотно заполняя ими ходы;

**Луканидная.** Преимущество имеют жуки-рогачи. Древесина утрачивает породные признаки, и поэтому специализация личинок зависит от типа разрушения древесины грибами;

**Формицидная.** В древесине поселяются муравьи; они заселяют покинутые ходы и сооружают собственные. В сильно разрушенной древесине обитают энхетреиды, дождевые черви и другие почвенные беспозвоночные.

В разложении растительного опада участвуют панцирные клещи. Н.М. Чернова и др. (1975) определили не только живой вес их особей, обнаруженных в подстилке ельника лещинового кислотно-разнотравного (он составил около 0,01% от веса сухой подстилки), но и их метаболическую активность (потребление кислорода).

Дереворазрушающие грибы часто способствуют гибели ещё живых деревьев, проникая в древесину через обломы и другие механические повреждения. Им благоприятствует высокая влажность воздуха, но они могут жить и при относительно невысокой влажности (30–45%). Трутовые грибы образуют в этих условиях небольшие кожистые тела (Исинов, 1981) (Роль грибов была подробно рассмотрена в главе 3).

## **Энергетика лесных биогеоценозов**

Продукцию сообщества можно выразить не только массой сухого вещества, но и в единицах энергии – калориями (кал) или джоулями (Дж); 1 Дж равен 4, 1868 кал. Потоки энергии рассчитываются в коли-

чествах энергии на единицу площади или объёма за определенный период времени (месяц, сезон, год). А.И. Уткин (1980) считает биогеоэкологически наиболее важными следующие виды энергии:

1. Электромагнитная энергия излучения Солнца (солнечная радиация). В приземном слое воздуха она преобразуется в основном в тепловую энергию, в очень небольшой части (1% от суммарной радиации) за счёт фотосинтеза – в химическую, ещё менее – в механическую (термодинамический эффект и др.) и в электрическую (электрический потенциал растений)

2. Химическая энергия, освобождаемая при химических реакциях (зеленые растения аккумулируют эту энергию, остальные организмы потребляют).

3. Тепловая энергия – поступает от Солнца и атмосферы; в очень небольшой степени её источником являются организмы.

4. Механическая энергия воздушных потоков, осадков, снежных лавин.

5. Электрическая энергия молний, вызывающих пожары.

На энергетической основе можно охарактеризовать многие виды антропогенных воздействий.

По мнению А.И. Уткина, понятие «тип обмена энергии» может стать содержательным, если для начала будут предложены графические построения, изображающие потоки энергии с учётом всех компонентов биогеоценозов. На втором этапе потребуются придать этим потокам количественное выражение. В дальнейшей работе биогеоэкологи должны взаимодействовать с физиками и математиками. «С термодинамических позиций биогеоценоз можно охарактеризовать как очень сложную открытую гетерогенную, многокомпонентную и многофазовую систему, которой свойственны исключительно неравновесные, или необратимые процессы» (Уткин, 1980, с. 57).

Пока можно говорить о «локальных» попытках решения этой проблемы. Ю.С. Равкин и И.В. Лукьянова (1975) в южнотаёжных лесах Западной Сибири исследовали роль позвоночных животных в трансформации энергии, исходя из плотности населения и биомассы видов. Они установили, что особенно активно этот процесс протекает в суходольных урочищах, исключая сосняки, где, как и на поймах, и на болотах уровень этой трансформации в несколько раз ниже. В энергетическом эквиваленте за счёт беспозвоночных приобретает 72% пищи позвоночных, за счёт зеленых кормов и семян – 13% и 15%. В разных типах биогеоценозов эти соотношения меняются.

А.А. Иноземцев и др. (1975) попытались экспериментально оценить энергетическое взаимодействие птиц и беспозвоночных в дубо-

вом лесу с большим количеством листогрызущих насекомых (в основном, боярышниковой и зелёной дубовой листовёрток), основываясь на метаболической активности птиц и калорийности насекомых.

В.Н. Сукачев (1964, с. 48) писал: «Конечная цель биогеоценологии – вскрытие всех закономерностей, управляющих процессами вещества и энергии – в высшей степени сложна и чрезвычайно велика. Нет предела работы в этом направлении. Тем не менее всякий шаг вперед обогащает нас познанием интересующих нас закономерностей, дает нам новое орудие управления ими, а следовательно, и открывает новые возможности к решению практических, производных задач». Несомненно, что изучение обменных процессов в лесных биогеоценозах по-прежнему будет оставаться одним из основных направлений биогеоценологических исследований.

## Литература

- Ведрова Э.Ф. Углеродный баланс в сосняках Красноярской лесостепи // Лесоведение. 1996. № 5. С.51-59.
- Ведрова Э.Ф. Углеродный цикл в таёжных сосняках Красноярского края // Лесоведение. 1998. № 6. С. 3-11.
- Второва В.Н. Особенности вертикального распределения химического состава структурных компонентов ели и сосны в Подмоскowie. – Комплексные биогеоценологические исследования в лесах Подмоскowie. М.: Наука. 1982. С.5-20.
- Второва В.Н., Жукова В.М. Накопление органических веществ и обменные процессы в осинниках Подмоскowie. – Комплексные биогеоценологические исследования в лесах Подмоскowie. М.: Наука. 1982. С.21-35.
- Дылис Н.В., Цельникер Ю.Л., Карпов В.Г. Фитоценоз как компонент лесного биогеоценоза. – Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука. 1964. С. 91-215.
- Германова Н.И., Иванчиков А.А. Биологическая продуктивность и круговорот зольных элементов в коренных и трансформированных лесных биогеоценозах. – Проблемы антропогенной трансформации лесных биогеоценозов Карелии. Петрозаводск: 1996. С. 101-121.
- Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и её значение в эволюции насекомых. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1949. 280 с.
- Горшин С.Н., Крапивина И.Г. О роли сумчатых и несовершенных грибов в разрушении древесины // Микология и фитопатология. 1969. Т. 3, Вып. 5.
- Горышина Т.К., Нешатаев Ю.Н., Терешенькова И.А. О роли травяного покрова в продуктивности и биологическом круговороте лесостепной дубравы // Лесоведение. 1975. № 3. С.29-38.
- Исиков В.П. Дереворазрушающие грибы степного Крыма // Лесоведение. 1981. № 1. С. 54-59.

- Зонн С.В., Сапожников А.П., Мусорок Г.Г. Некоторые аспекты изучения почв как компонентов лесных биогеоценозов на примере Дальневосточного Приморья // Лесоведение. 1969. № 3. С. 3-16.
- Зябченко С.С., Иванчиков А.А. Географические особенности обмена веществ и энергии в сосняках Карелии и Мурманской области // Лесоведение. 1980. № 3. С. 52-60.
- Казимиров Н.И., Волков А.Д., Зябченко С.С., Иванчиков А.А., Морозова Р.М. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л.: Наука. 1977. 301 с.
- Казимиров Н.И., Морозова Р.М. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л.: Наука. 1973. 175 с.
- Казимиров Н.И., Морозова Р.М., Куликова В.К. Органическая масса и потоки веществ в березняках средней тайги. Л.: Наука. 1978. 215 с.
- Киселёва Н.К., Карпачевский Л.О. Участие травяного покрова в круговороте веществ в дубо-ельнике волосистоосоковом. – Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.: Наука. 1971. С. 235-240.
- Клауд П., Джибор А. Круговорот кислорода. – Биосфера. М.: Мир. 1972. С. 73-90.
- Корецкая Л.Б. Особенности вертикально-фракционного распределения зольных элементов у мелколистной липы // Лесоведение. 1969. № 3. С. 39-46.
- Криволицкий Д.А., Покаржевский А.Д. Введение в биогеоценологию. М.: Изд-во МГУ. 1990. 104 с.
- Лукиянец В.Б. Содержание азота и зольных элементов в листьях дуба различного географического происхождения // Лесоведение. 1980. № 1. С. 52-57.
- Малкина И.С. Обмен  $\text{CO}_2$  у молодых деревьев лиственницы // Лесоведение. 1995. № 5. С. 59-66.
- Мамаев Б.М. Деятельность крупных беспозвоночных – один из основных факторов естественного разрушения древесины // *Pedobiologia* 1961. Bd.1. N. 1.
- Мамаев Б.М. Значение беспозвоночных животных в естественном разрушении древесины. – Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. 1975. С.65-68.
- Мамаев Б.М., Кривошеина Н.П., Потоцкая В.А. Определитель личинок хищных насекомых – энтомофагов стволовых вредителей. М.: Наука. 1977.
- Мамаев В.В. Дыхание корней сосны в разных типах леса // Лесоведение. 1987. № 4. С. 46-50.
- Мамаев В.В. Дыхание корневых систем. – Рост и газообмен  $\text{CO}_2$  у лесных деревьев. М.: Наука. 1993. С. 162-180.
- Манакон К.Н. Элементы биологического круговорота на Полярном Севере. Л.: Наука. 1970.
- Мина В.Н. Круговорот азота и зольных элементов в дубравах лесостепи // Почвоведение. 1955. № 6. С. 32-44.
- Молчанов А.А. Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах. М.: Изд-во АН СССР. 1952. 487 с.
- Молчанов А.А. Гидрологическая роль леса. М.: Изд-во АН СССР. 1960. 487 с.

- Молчанов А.А. Зависимость продуктивности древостоев в лесах таёжной зоны от изменения условий среды // Лесоведение. 1967. № 1. С. 16-23.
- Молчанов А.А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. М.: Наука. 1971. 375 с.
- Мухин В.А. Сукцессия грибов при разложении древесины в сосняках зеленомошно-ягодных // Тр. ИЭРЖ УНЦ АН СССР. 1977. Вып. 107.
- Мухин В.А. Роль базидиальных дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах // Лесоведение. 1981. № 1. С. 46-53.
- Мухин В.А., Степанова Н.Т. Баланс веществ, образующихся при разложении древесины дереворазрушающими грибами // Экология. 1976. № 6.
- Никитин Н.И. Химия древесины и целлюлозы. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1962.
- Патлай И.Н. Содержание азота, фосфора, калия и кальция в хвое сосны разного географического происхождения // Лесоведение. 1973. № 6.
- Пьявченко Н.И. Биологическая продуктивность и круговорот веществ в болотных лесах Западной Сибири // Лесоведение. 1967. № 3. С. 32-43.
- Работнов Т.А. Азот в наземных биогеоценозах. – Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука. 1980. С. 69-90.
- Равкин Ю.С., Лукьянова И.В. Значение позвоночных животных в трансформации энергии в экосистемах южной тайги в Западной Сибири. – Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. 1975. С. 137-140.
- Ремзев Н.П., Быкова Л.Н., Смирнова К.М. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ. 1959. 283 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.: Наука. 1965. 252 с.
- Романовский М.Г., Жиренко А.Г. Водный цикл. – Экосистемы Теллермановского леса. М.: Наука. 2004. С. 170-180.
- Романовский М.Г., Мамаев В.В., Азотный цикл. – Экосистемы Теллермановского леса. М.: Наука. 2004. С. 158-170.
- Романовский М.Г., Мамаев В.В., Гопиус Ю.А. Углеродный цикл. – Экосистемы Теллермановского леса. М.: Наука. 2004. С. 141-158.
- Русанова Г.В., Слобода А.В., Бушуева Е.В. Биологический круговорот элементов в сосняке лишайниковом подзоны средней тайги Коми АССР // Лесоведение. 1977. № 2. С. 13-19.
- Софронов М.А., Швиденко А.З., Голдаммер И.Г., Волокитина А.В. Влияние пожаров на баланс углерода в бореальной зоне Северной Евразии: создание информационной базы для моделей // Лесоведение. 2000. № 4. С. 3-8.
- Степанова О.А. Смены грибов в ходе распада порубочных остатков. – Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах». Л.: Наука. 1977. С. 21-24.
- Сукачев В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии. – Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука. 1964. С. 5-49.
- Тюкин Н.Т. Содержание азота, фосфора и калия в хвое маточных деревьев сосны различного географического происхождения. – Генетика, селекция семеноводство и интродукция лесных пород. М.: Изд. ВНИИЛМ. 1975.

- Уткин А.И. Об энергетике лесных биогеоценозов. – Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука. 1980. с. 51-69.
- Уткин А.И. Углеродный цикл и лесоводство // Лесоведение. 1995. № 5. С. 3-20.
- Уткин А.И., Гульбе Я.И., Ермолова Л.С. Первичная продуктивность сероольшаников Ярославской области // Лесоведение. 1980. № 3. С. 69-80.
- Уткин А.И., Дылис Н.В. Принципы построения биогеоценотической классификации лесов // Лесоведение. 1968. № 1. С. 3-16.
- Уткин А.И., Замолодчиков Д.Г., Честных О.В. Коровин Г.Н., Зукерт Н.В. Леса России как резервуар органического углерода биосферы // Лесоведение. 2001. № 5. С. 8-23.
- Федорец Н.Г. Концептуально-балансовые модели круговорота азота в основных биогеоценозах. – Проблемы антропогенной трансформации лесных биогеоценозов Карелии. Петрозаводск: 1996. С. 61-78.
- Цельникер Ю.Л. Дыхание корней и его роль в углеродном балансе древо-стоя // Лесоведение. 2005. № 6. С. 11-18.
- Чагина Е.Г. Биологический круговорот в сосняках разной продуктивности. – Почвенные факторы продуктивности сосняков. Новосибирск: 1976. С. 168-189.
- Частухин В.Я. Экологический распад растительных остатков в еловых лесах // Почвоведение. 1945. № 2. С. 102-114.
- Частухин В.Я., Николаевская М.А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л.: Наука. 1969. 325 с.
- Чернова Н.М., Бызова Ю.Б., Уваров А.В. Метаболическая активность и живой вес различных видов панцирных клещей лесной подстилки. – Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. 1975. С. 151-154.
- Шидловская И.Л. Минеральный состав лесных мхов в различных экологических условиях. – Комплексные биогеоценологические исследования в лесах Подмосковья. М.: Наука. 1982. С.46-53.
- Шидловская И.Л. Солнцева О.Н. Зависимость потребления минеральных веществ травянистыми растениями и их продуктивности при обеспеченности питательными веществами в различных биогеоценозах Подмосковья. – Комплексные биогеоценологические исследования в лесах Подмосковья. М.: Наука. 1982. С.35-46.
- Щербатюк А.С. Углекислотный режим сосновых молодняков Прибайкалья // Лесоведение, 2000 № 1. С. 22-29.

## Глава 9. ДИНАМИКА ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Проблеме временной изменчивости лесов всегда уделялось большое внимание, поскольку она одновременно имеет и научное, и прикладное значение. Только изучая динамические процессы, можно понять те закономерности, которые управляют жизнью леса. С другой стороны, очень важно представлять будущее леса и, в случае необходимости, постараться изменить тенденции в его развитии, если они приобретают нежелательную направленность.

В.Н. Сукачев в «Основах лесной биогеоценологии» (1964) предложил очень простую, на первый взгляд, и вместе с тем глубоко продуманную классификацию различных форм динамики лесных биогеоценозов, разделив их на две основные группы: циклические (суточные, сезонные, погодичные и др.) и сукцессионные. Для циклических изменений характерно их периодическое возвращение в состояние, однородное с исходным, хотя полное тождество уже невозможно. Сукцессионные процессы формируют биогеоценозы нового типа, хотя в ряде случаев и здесь изменения могут быть обратимыми. Классификация сукцессий имеет следующую структуру:

1. Автогенные (необратимые) сукцессии (биогеоценогенез)
  - 1.1. сингенетические (сингенез)
  - 1.2. эндогенные (эндогенез),
  - 1.3. филоценогенотические (филоценогенез)
    - 1.3.1. фитофилоценогенетические,
    - 1.3.2. зоофилоценогенетические.
2. Экзогенные (обратимые и необратимые) сукцессии (экзогенез)
  - 2.1. гологенетические (необратимые)
    - 2.1.1. климатогенные,
    - 2.1.2. геоморфогенные,
    - 2.1.3. селектоценогенетические,
  - 2.2. локальные (обратимые и необратимые) катастрофические
    - 2.2.1. антропогенные,
    - 2.2.2. зоогенные,
    - 2.2.3. пирогенные,
    - 2.2.4. ветровальные,
    - 2.2.5. селевые, оползневые и др.

Сингенетические сукцессии протекают на участках, по разным причинам лишенных растительного покрова. Они свойственны начальному этапу формирования биогеоценоза, когда динамика определяется, в основном, составом вселяющихся растений и животных, их расселением и сживанием друг с другом с последующим формированием определенных взаимоотношений. При таком подходе мы имеем дело не с растительными сообществами, живущими по законам природы, а с группировками растений, в которых большее место занимает хаос, нежели закономерности.

Т.А. Работнов (1983) предложил понимать сингенез более широко – как процесс, происходящий не только при заселении растениями еще не покрытых растительностью территорий или после уничтожения ранее существовавшей растительности, но и при внедрении в сложившиеся ценозы новых для них видов растений и животных. Такое вселение может быть как естественным, так и искусственным – в результате осознанной или случайной интродукции.

Сингенетическими можно считать сукцессионные смены, происходящие на вырубках и гарях, а также на заброшенных сельскохозяйственных угодьях – пашнях и выгонах, хотя это – не сингенез в «чистом» виде, поскольку во всех перечисленных случаях мы имеем дело с территориями, на которых уже есть растительность, хотя и не лесная, и давно сформировавшиеся почвы с населяющими их животным миром и микроорганизмами. Сингенетический процесс спустя некоторое время «затухает», поскольку формируется ценоз с комплексом внутренних связей и зависимостей, и взаимоотношения организмов все больше приобретают эндоэкодинамический характер.

Эндогенные, или эндоэкогенетические, сукцессии являются следствием преобразования среды самими организмами в процессе их жизнедеятельности. «Фитоценоз изменяет экотоп и в связи с этим изменяется сам» (Лавренко, 1959, с. 56). В отличие от сингенеза этот тип динамики характерен для уже относительно сформировавшихся биотических систем (биогеоценозов); движущей силой происходящих изменений становится взаимодействие всех биогеоценологических компонентов. Например, выход ели в березняке из состава подроста в древостой с последующим подавлением светлюбивой березы коренным образом меняет фитосреду, а вслед за этим и состав, и структуру биогеоценоза.

Вот пример восстановления южнотаёжного ельника с пихтой и липой в Нижегородском Заволжье при узколесосечном варианте рубок с частичным сохранением подроста (Широков, 2004):

На первой стадии (30–40 лет после рубки) формируется липняк с осиною с подростом хвойных пород и травяным покровом из неморального крупнотравья и папоротников.



Вторая стадия (к 50–60 годам) завершается формированием сомкнутого подъяруса темнохвойных пород (ели и пихты); в травяном покрове роль неморального крупнотравия снижается, но зато разрастается кислица.

На третьей стадии 100–120-летний осиново-липовый древостой начинает распадаться, уступая место темнохвойным породам, под которыми поселилась липа. Травостой сложный, трехярусный: первый подъярус из папоротников, во втором преобладают сныть и медуница неясная, в третьем – кислица.

Четвертая стадия завершается к 150–300 годам после вырубki формированием сообщества, которое, по мнению автора, является «условно климаксовым» и характеризуется «выраженной мозаикой возрастных парцелл, сменяющих друг друга в процессе развития и смерти деревьев»; происходит восстановление структуры и циклической динамики.

Примером послепожарного восстановления лесов может служить и демулационный процесс в Центрально-Сибирском биосферном заповеднике (Константинов, Горожанкина, 1995):

1. Гарь, заросшая кустарниками и травянистой растительностью,
2. Березняки 10–20 лет,
3. Березняки и осинники 30–40 лет с темнохвойным подростом,
4. Березняки, осинники, сосняки и лиственничники 50–70 лет с ярусом и подростом темнохвойных пород,
5. Темнохвойно-березовые, темнохвойно-осиновые, темнохвойно-лиственничные и темнохвойно-сосновые леса 80–130 лет с темнохвойным подростом,
6. Средневозрастные кедровники, ельники, пихтарники, сосняки с остаточным ярусом мелколиственных пород,
7. Спелые кедровники, ельники, пихтарники и сосняки, завершающие демулационный цикл общей продолжительностью 180–200 лет.

Еще один пример эндоэкогенетической сукцессии – трансформация дубового леса при вторжении ели (Дылис и др., 1975, 1980). Очевидна тенденция к смене старой дубравы молодым еловым лесом. По мнению авторов, появление дубравы в первой половине XIX столетия было связано с человеком, причём её формированию предшествовала кратковременная сероольховая стадия, но сейчас ель возвращается на утраченные позиции.

Изучая в течение длительного времени динамику кедрово-широколиственных лесов Приморского края, А.И. Кудинов (1989, 1994, 2000 и др.) пришёл к выводу о том, что она циклична. В результате саморазвития кедровые фитоценозы так изменяют среду, что на определенном этапе кедровый подрост перестает обеспечивать замену уходящих по-

колений; кедровые древостои распадаются, и только вмешательство внешних сил – тайфунов и пожаров – может дать начало новому лесообразовательному процессу. Господство кедра во временно сменявшихся их лиственных лесах восстанавливается в течение 120–240 лет

Можно привести ещё пример – заболачивание наших северных лесов, которое, по мнению известного болотоведа Н.И. Пьявченко (1980), длится уже несколько тысяч лет, но не повсеместно, а только в определенных условиях среды – в бессточных или слабопроточных понижениях, где почва систематически переувлажняется грунтовыми или атмосферными водами, а также на периферии растущих торфяников. Очевидна последовательная зависимость целого ряда природных явлений. Из корнеобитаемого слоя почвы вытесняется кислород. Образуются закисные соединения, возникает оглеение почвы, накапливаются неразлагающиеся остатки растений. Это подавляет жизнедеятельность корней мезофильных растений и почвенной фауны, нарушает биохимические процессы гумификации и минерализации органических веществ, попадающих с опадом, уменьшает образование подвижных питательных веществ и их поступление в растения. Нарушение биохимических и физиологических процессов осложняет функционирование фотосинтезирующего аппарата и снижает количество продуцируемой фитомассы. Соответственно уменьшаются количество опада и возврат в почву азота и зольных элементов. В результате значительная часть веществ аккумулируется в виде торфа, мощность которого постепенно увеличивается. Поскольку этот процесс не имеет видимой связи с изменением среды извне, то есть основания считать его эндогенным.

Результатом «саморазвития» леса является мозаичность его структуры. При отмирании дерева или группы деревьев появляется прогалина с совершенно иным световым режимом, с менее напряженной корневой конкуренцией, с большим количеством осадков и т.д. Изменение условий фитосреды стимулирует рост и развитие деревьев подчиненного полога и подростов. Поскольку прогалины в лесу возникают не одновременно, а в разные годы, то группы деревьев, которые в них возникают, будут иметь различный возраст. Мозаично-циклическая концепция экосистем имеет почти столетний «возраст» – она впервые появилась в отчете А.Обревиля, изучавшего леса Западной Африки. Позже эта идея была использована В.Ричардсом для объяснения природы дождевых тропических лесов, Х.Элленбергом, Лайбундгутом и др. – в лесах Западной Европы и т.д. Сводка статей под таким названием была подготовлена Г. Реммертом (Уткин, 1992). Эта концепция нашла признание и в России. А.А. Чистякова (1996) считает, что такая

«возрастная мозаичность» присуща широколиственным лесам. Тот же процесс происходит и в темнохвойных лесах – они в своем развитии также «стремятся» к разновозрастности.

Дискуссионной остается проблема филоценогенетических сукцессий. Под термином «филоценогенез» В.Н. Сукачёв подразумевал процесс формирования типов биоценозов, а также типов фитоценозов и зооценозов (1972), связанный с филогенией систематических единиц растений и животных, обусловленной и направляемой средой биоценозов. Позднее первоначальный смысл термина исчез, и он стал означать относительно редко встречающуюся ситуацию, когда абиогенные компоненты среды остаются неизменными в течение длительного времени, а виды, слагающие биогеоценоз, изменяют свои свойства и становятся иными видами в силу внутреннего эволюционного развития; вслед за этим меняется и биогеоценоз в целом. При этом сам В.Н. замечал, что «в природе такие условия, видимо, встречаются очень редко, так как при длительном промежутке времени экотопы успевают измениться под влиянием тех или иных причин» (Сукачёв, 1964, с. 484). По мнению В.Н., такие сукцессии могли происходить в ряде мест в Юго-Восточной Азии. «Однако часто виды изменяются в самом процессе их расселения, и тогда биогеоценоз, то есть формирование новых биоценозов с новыми взаимоотношениями между организмами а, следовательно, и с абиогенными компонентами биогеоценозов, нельзя отделить от процесса селектоценогенеза. В этом случае селектоценогенетические (ареогенетические) сукцессии биогеоценоза сливаются с филоценогенетическими» (там же).

Аналогичное понимание филоценогенеза предложил А.К. Денисов (1980) на примере дубовых лесов северных областей Европейской части России. Вслед за другими широколиственными породами (липа, клён остролистный, вяз) по долинам рек дуб продвинулся на север после Валдайского оледенения; позже он вышел на водораздельные территории. В результате формировались «устойчивые формы широколиственного леса», в которых дуб стал эдификатором. Как пишет А.К. Денисов, «такой филоценогенез определил высокую адаптацию всех компонентов широколиственного леса к совместному произрастанию, включая и процессы метаболизма» (с. 10).

Вероятно, в таких случаях надо говорить о динамике, протекающей в двух направлениях – во времени и в пространстве. В первом случае мы имеем в виду конкретный участок земной поверхности (биогеоценоз) и происходящие в его пределах изменения, во втором – отдельные части (виды) этого биогеоценоза в силу разных причин «отправляются заселять» новые территории и формируют там «новые фор-

мы» леса, меняя при этом в известной степени свои эколого-биологические особенности.

Экзогенные, или экзогенетические, сукцессии обусловлены изменением среды в результате действия сил, внешних по отношению к биогеоценозу. В.Н. Сукачев (1964) приводит следующие примеры:

1. Изменение условий рельефа, в частности, превращение поймы в речную террасу в результате того, что произошло углубление русла реки; это радикально меняет водный режим, а вслед за этим и многое другое, что неизбежно отражается на составе и структуре биогеоценоза.

2. Суффозионные процессы на карстовых участках являются причиной появления ярко выраженных понижений, что вызывает существенное изменение условий местообитания и отражается определенным образом на характере всей биоты.

3. Изменение климатических условий в сторону потепления или похолодания может также изменить состав и структуру биогеоценотического покрова вплоть до смещения границ природных зон.

Примером зоогенного влияния на лес может быть его изменение в результате строительства плотин бобрами. Плотина, построенная в 2009 г. на небольшой речке в Приокско-Террасном заповеднике уже на следующий год радикально изменила характер лесной растительности подтопленного участка. 70% берёзы пушистой было спилено, остальные деревья засохли. Полностью исчезли росшие здесь немногочисленные экземпляры липы и ели, в два раза уменьшилось количество ольхи чёрной. Не стало подроста древесных пород. В травяном покрове ранее преобладавшие мезофиты уступили часть пространства гигрофитам и гидрофитам (Андреева, Михалева, 2012).

Нередко то в одном, то в другом регионе происходит усыхание еловых лесов. Это явление обычно объясняют засухами в сочетании с высокими температурами (Маслов, 1972; и др.). А.Я. Орлов (1996) считал, что первопричиной гибели ельников является нарушение водного баланса ели; это может произойти не только в летнюю засуху, но и морозной зимой. В.Н. Бирюков и др. (1979) объяснили усыхание сосны в ленточных борах Прииртышья, имевшее место в 60-х годах прошлого столетия, сочетанием периодически повторяющихся сильных засух и морозных зим, резкими перепадами дневных и ночных температур ранней весной. Это приводило к гибели хвои, коры и древесины скелетных ветвей, а вслед за этим и деревьев.

Но очевидно, что могут быть и другие причины. В 1970–1980-х годах усыхание темнохвойных лесов наблюдалось на Сихотэ-Алине.

Было высказано несколько гипотез с объяснением причин этого явления, в том числе – естественное старение древостоев и действие стрессовых факторов. Не происходило какого-то устойчивого изменения экологических условий – об этом свидетельствовала успешность естественного возобновления основных лесообразователей – пихты белокорой и ели аянской в очагах усыхания. Ю.И. Манько и Г.А. Гладкова (1995) считают, что следует говорить о факторах предрасполагающих, вызывающих и сопутствующих. К первой группе факторов относятся высокая требовательность ели аянской к влажности воздуха и крайне низкая устойчивость в засушливых условиях, особенно старых древостоев. Возможно, что имело значение локальное загрязнение атмосферы. «Вызывающими» факторами были массовое размножение насекомых-вредителей (сибирского шелкопряда, пихтовой листовёртки и др.), воздействие засух. «Сопутствующими» факторами являлись насекомые-вредители и грибные инфекции. Авторы отмечают условность такого разделения факторов, поскольку они действуют в комплексе друг с другом; один фактор, накладываясь на другой, усиливает эффект поражения.

Н.И. Федоров и др. (1998) массовое усыхание ели в лесах Беларуси в конце прошлого столетия объясняют также комплексом факторов. Сначала экстремальные погодные условия (засуха) ослабили устойчивость деревьев. Нарушилось функционирование смолывыделительной системы луба, в результате чего ассимиляты, образующиеся в хвое, перестают поступать в ствол дерева и корневую систему. Сопутствующими факторами ослабления устойчивости являются техногенное загрязнение атмосферы, нередкое искусственное осушение и понижение уровня грунтовых вод, комлевые и корневые гнили, вызываемые соответственно корневой губкой и опёнком осенним (Федоров, 2000). Завершают процесс усыхания ели стволовые вредители – короеды, усачи, златки, долгоносики. Особенно велика роль короеда-типографа. В последние годы он наносит колоссальный ущерб хвойным лесам; только в Московской области им уничтожена значительная часть ельников.

В течение многих лет обсуждается проблема деградации лесов из дуба черешчатого, проявляющейся, во-первых, в их усыхании, а во-вторых, в плохом возобновлении дуба. Особенно интенсивно этот процесс проявлялся на рубеже XIX и XX столетий, в конце 30-х – начале 40-х годов и в конце 60-х – начале 70-х годов прошлого столетия. Он продолжается и в настоящее время. Все чаще дуб уступает место другим листовым породам – липе, берёзе и даже ясеню, клёну и осине. В лучшем случае формируются порослевые дубняки. А.В. Полянская (1991) считает главной причиной гибели пойменных дубрав искусственное

изменение гидрологического режима местообитаний. Ослабленные дубы не могут противостоять насекомым-вредителям и грибным заболеваниям и погибают. Н.Н. Селочник (1989,1999) разделяет мнение А.И. Воронцова (1972), который основной причиной усыхания дуба связывал с вековыми колебаниями солнечной активности и периодически возникающими неблагоприятными погодными условиями (длительные засухи, суровые зимы, резкие перепады температур и т.д.). Процесс усиливают вспышки массового размножения энтомовредителей и эпифитотии болезней (грибных, вирусных, бактериальных), загрязнение атмосферы и почвы, мелиоративные мероприятия, неправильное ведение хозяйства. По мнению Б.П. Чуракова, (2000), главной причиной неблагополучного состояния многих дубрав является непродуманная хозяйственная деятельность человека – сплошные и выборочные рубки, приведшие к почти полному исчезновению дуба семенного происхождения. Сопутствующие факторы – периодически повторяющиеся засухи, нерегулируемая пастьба скота и сенокосение, чрезмерные рекреационные нагрузки, загрязнение атмосферы и т.д. Порослевые поколения дуба теряют устойчивость и естественный уровень плодоношения, в результате чего семенное возобновление дуба по существу прекращается. Ослабленные деревья активно заражаются энтомовредителями и поражаются фитопатогенными грибами.

В.В. Осипов (1989) обратил внимание на то, что в разных условиях местообитания усыхание дуба имеет свои особенности. В пойменных дубравах, где постоянно много ослабленных деревьев, оно носит хронический характер и наиболее сильно обостряется в годы с неустойчивым увлажнением почвы, в нагорных дубравах место усыхающего дуба быстро занимают или другие дубы, или сопутствующие породы. Биогеоценоз перестраивается, приобретая более устойчивую полидоминантную форму; о деградации здесь речь не идёт. Важным фактором является возраст древостоев – наиболее сильное усыхание наблюдается в приспевающих и спелых дубравах. До сих пор причины усыхания дубрав не имеют однозначного решения, но очевидно, что их несколько и они действуют в комплексе.

Оригинальную гипотезу динамики лесных биоценозов предложил С.М. Разумовский (1981).

**Влияние человека** В.Н. Сукачев отнёс также к числу экзозономических факторов, поскольку человек не является компонентом биогеоценоза и действует на него извне. Однако нужно иметь в виду, что действие хозяйственной деятельности на природу осуществляется не только прямо, но и опосредствовано – огромное значение зачас-

тую имеет не только то, что происходит в настоящий момент, но и то, что происходило в далеком историческом прошлом. Многие эндоэкогенетические процессы имеют глубинные истоки в прежнем природопользовании. Лес зачастую меняется не только в силу своих «внутренних» причин; он восстанавливается, возвращаясь к своему исходному состоянию, залечивая те раны, которые когда-то нанес ему человек и о которых мы далеко не всегда догадываемся (Рысин, 2006).

В качестве примера может служить история лесов территории Воронежского заповедника (Усманский бор), реконструированная по археологическим находкам, архивным данным и материалам лесоустройства разных лет (Стародубцева и др., 2004). Уже во второй половине первого тысячелетия здесь было относительно многочисленное население, о чём свидетельствуют находки трёх городищ и нескольких поселений. Затем местность надолго становится малолюдной и «оживает» только в XVII веке. чему в немалой степени способствовали росшие здесь леса – было начато строительство речных судов («стругов») для перевозки зерна. Чтобы сохранить лес, ему дали статус «корабельного» и изъяли из общего пользования; тем не менее здесь проводились интенсивные рубки. В начале XVIII века значительную часть территории занимали дубовые леса. На песчаных наносах с бугристым мезорельефом и заболоченными понижениями росла сосна. Рубки (сплошные, постепенные и выборочные), продолжавшиеся и в первой половине XIX века, промышленное освоение территории, строительство плотин и мельниц, рост населения привели к широкому распространению березняков (75% лесопокрытой площади) и значительному сокращению встречаемости сосны (4%) и дуба (13%) – данные 1844 г. В лесу пасли скот, частыми были пожары. Леса находились в частном, крестьянском и монастырском владениях. Принятые меры по упорядочению лесопользования дали положительный эффект: к 1924 г. площадь под сосной увеличилась до 35,5%, под дубом – до 31,1%; напротив, под берёзой она уменьшилась до 9,2%. Сосна распространяется естественным путём на песчаных наносах надпойменных террас, но на богатых почвах её конкурентами являются лиственные породы. Дубняки, в свое время сильно вырубленные и превратившиеся в порослевые молодняки, сейчас восстановили свои прежние позиции, занимая богатые почвы высоких надпойменных террас. Конечно, при таком характере лесопользования не может быть и речи о хотя бы частичном сохранении коренных лесов; все они имеют производный характер.

В.В.Осипов (1981) использовал в качестве признака бывшего пашенного хозяйства наличие в лесах Ярославского Поволжья борозд и при-

шёл к заключению, что в этом регионе на протяжении нескольких столетий происходило периодическое территориальное перераспределение лесов и сельскохозяйственных угодий. «Некоторые лесные земли с признаками бывших пашен до сих пор сохраняют следы былой окультуренности. чего нельзя не учитывать при изучении типов лесных биогеоценозов» (с. 64).

Но далеко не всегда растительность, измененная человеком, способна в процессе своего развития вернуться к своему изначальному состоянию. Зачастую это восстановление происходит очень медленно; препятствием являются новые породы, занявшие положение элификаторов. А.И. Уткин и И.М. Успенская (1967) наблюдали за тем, как ель пытается вернуть свое прежнее лидирующее положение в дубняках, сформировавшихся на месте вырубленных ельников. Дуб существенно изменил биотоп, сложился иной световой режим, очевидна корневая конкуренция за влагу и питание, но тем не менее ель понемногу укрепляет свои позиции, вопреки мнению К.В. Киселевой, что в центре Русской равнины дубовые леса были коренными

Широко обсуждаемой проблемой последних лет является возможное глобальное изменение (потепление) климата Земли в результате усиления «парникового эффекта» – накопление в атмосфере углекислого газа, метана и других «парниковых» газов, уменьшающее отдачу в космическое пространство тепла и нарушающее существующий баланс; этой теме посвящено большое количество книг и статей.

Зависимость интенсивности фотосинтеза от содержания в атмосфере углекислого газа позволяет предположить, что увеличение его концентрации создаст более благоприятные условия для роста высших растений; однако нужно учитывать, что реакция разных видов будет неодинаковой (Кондрашова и др., 1993).

Разработаны многочисленные прогнозы изменения природы, в том числе и лесов, с учётом разных величин потепления и сроков его наступления (Завельская и др., 1993; и т.д.). Предполагается, что по степени устойчивости к перестройке климатических условий леса располагаются в следующем порядке: чистые лесные культуры, смешанные лесные культуры, чистые естественные одновозрастные, смешанные естественные одновозрастные, чистые естественные разновозрастные, смешанные естественные разновозрастные (девственные). В первую очередь леса отреагируют изменением скорости роста. Следующей реакцией ответит репродукционный процесс – при благоприятном сочетании тепла и влажности плодоношение и семеноношение станут интенсивнее, что, в свою очередь, положительно отразится на лесово-



зобновлении. На территории Европейской части России смещение оптимума соотношения тепла и влажности к северу создаст условия для вторжения в таёжные биогеоценозы широколиственных пород; они станут постепенно вытеснять ель, зональные границы будут смещаться (Комин, 1996). Впрочем, пока это только предположения, выдвигаемые одними авторами и оспариваемые другими. Дискуссионной остается и проблема глобального потепления.

О техногенном изменении лесных биогеоценозов и их компонентов речь шла в предыдущих главах – загрязнение атмосферы и почвы токсикантами, связанными с хозяйственной деятельностью, приводят к деградации лесной растительности вплоть до почти полного её уничтожения. В случае прекращения этого воздействия можно наблюдать противоположный – демутиационный процесс. Вот конкретный пример... После длительного существования Карабашского медеплавильного комбината его окрестности превратились в техногенную пустыню, почва со склонов была смыта, растительность практически уничтожена, и только пни напоминали о том, что раньше здесь рос сосновый лес. Во второй половине 90-х годов работа комбината была приостановлена, и растительный покров стал восстанавливаться, прежде всего благодаря расселению травянистых растений – за пять лет число их видов увеличилось с 8 до 30. Вдвое выросло число видов почвенных водорослей (Черненко и др., 2001).

Двойное происхождение имеют **пожары**, до настоящего времени являющиеся периодически действующим фактором. Значение их всегда было очень велико, поскольку в большей или меньшей степени повреждается не только лесная растительность, но и все прочие компоненты лесных биогеоценозов. Например, почвы, подвергшиеся действию огня, подразделяются на слабо нарушенные, сохранившие динамически устойчивое состояние; сильно нарушенные, динамически неустойчивые с понижением трофности, сильно нарушенные, динамически неравновесные с повышением трофности.

По мнению А.А. Корчагина (1954, 1968) и многих других авторов, в северных регионах Европейской части России пожары играли огромную роль в лесообразовательном процессе, поскольку уничтожали тонкокорую ель, в то время как сосна обладала большей огнеустойчивостью. И в наше время в отдельные годы пожары приобретают катастрофические масштабы и даже – в густонаселенных районах. Принято ссылаться на неблагоприятные погодные условия, но истинными причинами нередко являются исчезновение прежней лесной охраны и непродуманное природопользование (отсутствие противопожарных ме-

роприятий, чрезмерное осушение заболоченных территорий, захламление леса и др.). Что же касается менее населенной Сибири, то там практически каждый участок лесной территории можно отнести к той или иной стадии послепожарной сукцессии (Фуряев, 1996).

Причиной лесного пожара может стать молния, но чаще всего – это так называемый «человеческий фактор». Различают пожары низовые, верховые и почвенные. При низовом пожаре горят растительность нижних ярусов и подрост. У взрослых деревьев под действием высоких температур в нижних частях стволов обугливается корка и частично повреждается камбий. Аналогичные повреждения могут получить крупные приповерхностные корни. Обычно выгорают тонкие корни, расположенные в подстилке.

Верховой пожар охватывает и кроны деревьев; по существу, уничтожается вся биота биогеоценоза за исключением почвенных организмов, обитающих достаточно глубоко от поверхности. Влиянию пожаров на леса посвящены многочисленные публикации (Вакуров, 1975; Валендик и др., 1979; Корчагин, 1954; Курбатский, 1964; Мелехов, 1948; Молчанов, 1954, Фуряев, 1996; и многие другие).

В европейских бореальных лесах периодичность пожаров составляет от 40–50 (в сухих местообитаниях) до 500 лет (Горшков и др., 2004). В Сибири каждую весну леса горят из-за поджога прошлогодней травы на степных участках; очень часто выгорает не только степь, огонь перекидывается на рядом расположенные леса. Причиной пожара может стать непогашенный костёр, а то и просто окурок. Сотни тысяч гектар «проходит» ежегодно огонь в лесах Дальнего Востока, причём для разных природных зон характерны разные «пожарные режимы». Например, в тундре, лесотундре и северных редколесьях пожароопасный сезон характеризуется как «короткий непрерывный» – он длится 2–3 летних месяца. В северной и средней тайге он – «периодически напряжённый», протяженностью 3–4 мес. с максимумами горимости в периоды с экстремальными погодными условиями. В южной тайге режим «продолжительно умеренный», длительностью 5–6 мес. с наибольшей горимостью весной и летом. В подзоне хвойно-широколиственных лесов и зоне лесостепи – «продолжительно умеренный», длительностью 6–7 мес. с короткими весенними и летними максимумами горимости (Шешуков и др., 2008).

На территории Средней Сибири послепожарная смена хвойных леса на мелколиственные в подзоне северной тайги произошла на 13% лесопокрытой площади, в подзоне средней тайги – на 12% и в подзоне южной тайги – на 20%; это десятки миллионов гектаров. Масштабы послепожарной смены пород определяются литологическим составом

горных пород, пожароустойчивостью насаждений и их способностью восстанавливаться на гарях (Фуряев и др., 2001). Периодический выброс в атмосферу углекислого газа уменьшает поступление на поверхность солнечной энергии, что также отражается на многих процессах в жизнедеятельности лесных биогеоценозов (Фуряев и др., 2004).

Повышенной пожароопасностью отличаются лесные биогеоценозы в области распространения многолетней мерзлоты в Северной Сибири. Там низовые пожары являются регулярно (каждые 40–60 лет) действующим экологическим фактором, влияющим на леса и во многом определяющим характер восстановительных сукцессий; обычно формируются редкостойные древостои с амплитудой возраста 150 лет и более. После сильных низовых пожаров отпад деревьев составляет 95–100% и тогда на гарях вырастают разновозрастные древостои повышенной густоты. Немногие оставшиеся деревья предыдущего поколения обычно ежегодно интенсивно плодоносят, и гари быстро заполняются подростом. Такие разновозрастные и условно-разновозрастные древостои могут существовать 200 и более лет. В случае нескольких неурожайных лет на гарях формируется растительность тундрового типа (Абаимов и др., 2001).

В Зауралье лесные пожары настолько обычны, что, по мнению С.Н. Санникова (1973), являются эволюционно-экологическим фактором возобновления сосны в этом регионе.

В решении проблемы пожаров важную роль играет биогеоэкологический аспект. Горимость леса во многом определяется составом и структурой древостоев, характером растительности нижних ярусов, влажностью почвы.

Различна пожароустойчивость всех видов растений – от деревьев до мхов и лишайников. Виды, адаптированные к действию пожаров, составляют группу пирофитов. А.В. Смирнов (1970) пришёл к выводу, что пожароустойчивость растений зависит от глубины залегания почек возобновления, их числа, степени наружной защищенности. Б.Е. Чижов и Н.С. Санникова (1978) различают следующие группы видов:

- пожароустойчивые – с почками возобновления в минеральном слое почвы на глубине 1–2 см; при выгорании подстилки до 80–90 % по толщине сохраняются более, чем на 50%;

- временно подавляемые пожаром – с почками возобновления в нижнем слое подстилки или в верхнем слое минерального горизонта; их численность сокращается в 2–5 раз, но довольно быстро восстанавливается;

- неустойчивые – с органами вегетативного возобновления на поверхности почвы или в подстилке, почти полностью выгорающие, с очень длительным восстановлением ценопопуляции.

Г.И. Гирс и Л.Н. Дудина (1976) исследовали послепожарное изменение дыхания луба сосны. Во время пожара кора смягчает тепловой удар и защищает флоэмные клетки ствола от ожога, но в дальнейшем в зависимости от интенсивности теплового нарушения нормальная жизнедеятельность дерева в разной степени нарушается. Теряется устойчивость против насекомых-ксилофагов. Интенсивность дыхания является одним из важных показателей состояния дерева после пожара.

Анализ пожароустойчивости 88 видов кустарников и трав, обычных для зеленомошных сосняков дал следующее соотношение: устойчивые – 64%, временно подавляемые – 20%, неустойчивые – 16% (Санников, 1973). Б.Е. Чижов и Н.С. Санникова (1978) считают, что преобладание пожароустойчивых видов является результатом длительного филогенеза лесов в условиях периодического воздействия лесных пожаров.

В разработке проблем лесной пирологии (науки о лесных пожарах) большая роль принадлежит Н.П. Курбатскому. В частности, он предложил делить все растительные горючие материалы в лесных биогеоценозах на семь групп:

1. Мхи, лишайники и мелкие растительные остатки,
2. Подстилка, перегнойный и торфяной горизонты,
3. Травы и кустарнички,
4. Крупные древесные остатки (валежник, сухостой, сухие сучья, пни, порубочные остатки),
5. Подрост и кустарники,
6. Хвоя и листва растущих деревьев,
7. Стволы растущих деревьев и живые сучья толще 7 см (Курбатский, 1970).

Кроме того, была предложена дифференциация материалов по характеру горения: проводники горения, поддерживающие горение и задерживающие горение. А.А. Волокитина и М.А. Софронов (1996) предложили ещё одну категорию – не участвующие в горении при данных условиях. Этими авторами разработана ещё более детальная классификация растительных горючих материалов.

Но пожары не только уничтожают леса; они способствуют их восстановлению. Оно определяется: 1) допожарным типом и возрастом биогеоценоза, 2) видом пожара, его интенсивностью и периодом сезона, 3) ролью растительности, окружающей гарь (как источника семян) и 4) влиянием погодных флюктуаций на условия лесовозобновления в послепожарный период (Софронов и др., 2000). При повторных пожарах в условиях хорошей дренированности формируются длительно-производные лесные биогеоценозы с травянистым покровом.

Установлено (Цветков и др., 1998; Прокушкин и др., 2000; и др.), что на гарях в северотаёжных лиственничниках Средней Сибири в первые годы после пожара временно улучшаются температурные и трофические условия в верхних горизонтах почвы, понижается уровень многолетней мерзлоты, что содействует возобновлению лиственницы Гмелина. Оптимальные гидротермические и трофические условия создаются в неглубоких микропонижениях, они обеспечивают благоприятную среду для различных групп микроорганизмов и их деятельности; обеспечивается необходимый уровень питания для появляющихся всходов лиственницы.

Пожары, охватывающие большие территории, меняют условия обитания и пути миграции животных; вместо лесов появляются гари, обычно захламленные несгоревшей древесиной: изменяются почвенные условия, исчезает генеративный корм (семена) и появляется вегетативный (веточный, травянистый). В результате гибели паразитов происходит дегельментизация территорий, уменьшается количество кровососущих насекомых, влияющих на летнее поведение теплокровных позвоночных животных (Шишкин, Иванова, 1998).

Широко распространенными явлениями стали изменения лесов вследствие **локального подтопления** в местах строительства плотин и **мелиорации заболоченных лесов**.

На территории Дарвиновского заповедника (юго-восточная часть Молого-Шекснинской низины) в течение нескольких десятилетий ведутся наблюдения на пробных площадях, заложенных в зоне подтопления. Объектами изучения являются сосняки олиготрофной группы (Писанов, 1996). Подтопление усиливает гидроморфизм почв, подавляет микробиологическую активность в нижней части подстилки, активизирует торфонакопление. Древостои постепенно разрушаются, отпад преобладает над приростом. Малочисленный подрост не может обеспечить воспроизводство древостоев. При подтоплении происходит трансформация всего биогеоценоза – не только растительности и почвы, но и остальных компонентов. По наблюдениям В.М. Яновского (1996) в зоне действия Саяно-Шушенской ГЭС, ослабление древостоев активизирует деятельность филлофагов, а позже, когда древостои начинают распадаться, – ксилофагов.

Проблеме осушения посвящено большое количество работ. Снижение уровня грунтовых вод радикально изменяет режимы корнеобитаемого слоя, ускоряет разложение верхнего слоя торфа, повышает содержание доступных для растений элементов зольного питания и азота (Вомперская, 1969, 1977, 1980; и др.), . Соответственно меняется

и растительность – возможна смена пород древостоя, иными становятся состав и структура нижних ярусов; внешне менее заметно трансформируется животный мир, но совершенно очевидно, что происходит перестройка всего биогеоценоза.

Наблюдения О.В. Шаховой (1975) в южнотаёжном березняке долгомошном показали, что уже на следующий год после поверхностного осушения (канавы глубиной около полуметра) число видов кустарничково-травяного покрова увеличилось с 3 до 12 и в последующем не менялось. Реакция на осушение зависит не только от самого мелиоративного мероприятия, но и от типа биогеоценоза – это выразительно показано Т.К. Капустинской (1977) в результате многолетних наблюдений на 220 пробных площадях, заложенных в осушенных и неосушенных лесах на территории Литвы и Калининградской области (сейчас работа такого масштаба вряд ли возможна).

В сфагновых сосняках сфагновые мхи постепенно вытесняются зелёными мхами. Увеличивается обилие черники и брусники, меньше становится багульника. В заболоченных ельниках после осушения увеличивается встречаемость кислицы, но почти исчезает клюква. В сосняках и березняках появляется подрост ели. Повышается продуктивность древостоев. Наиболее сильно изменяются биогеоценозы мезотрофных болот. В результате длительного осушения сосняки сфагновый и багульниковый трансформируются в сосняк багульничково-зеленомошный, сосняк осоково-сфагновый – в сосняк чернично-кисличный, ельник и березняк осоково-сфагновые и ельник осоковый – в ельник чернично-кисличный и т.д.

Осушение низинных болот на территории Западно-Сибирской низменности понизило уровень почвенно-грунтовых вод на 80–85 см, что способствовало углублению корнеобитаемого слоя, ускорению разложения торфа и высвобождению необходимых для питания растений азота и зольных веществ, находившихся ранее в недоступных формах. Сосущие корни древесных пород проникли на глубину 30–40 см (вместо прежних 12–15 см). Изменилась растительность. Поселились берёза пушистая и сосна, кедр существенно улучшил рост. Впрочем, берёза, перерастая его по высоте, становится конкурентом. В травяном ярусе гигрофильные виды уступили место мезофильным (Ефремов, 1967).

В последние десятилетия всё большее значение в лесообразующих процессах приобретает **рекреация** – отдых населения на природе. Лес эволюционно не приспособлен к действию этого фактора, который зачастую наносит огромный ущерб лесным биогеоценозам. Изучение рекреационной изменчивости лесов в нашей стране началось с исследо-

ваний в городских и подмосковных дубовых лесах, проведенных Р.А. Карпионовой (1962, 1967), в то время – аспиранткой акад. В.Н. Сукачева. Для того, чтобы ориентироваться в состоянии дубняков и охарактеризовать степень их нарушенности, Р.А. Карпионова использовала пятистадийную схему дигрессии. Многие другие авторы приняли предложенный подход изучения лесов, ставших объектами рекреации (Рысин, Полякова, 1987; Полякова, 1979, 1980, Полякова, Малышева, Флеров, 1981, 1983; и др.). В 70–80-х годах эти исследования проводились в самых разных регионах нашей страны – от Прибалтики и Белоруссии до Дальнего Востока и от Карелии до Крыма и Кавказа.

На появление в лесу «человека отдыхающего» древостой реагирует, но не так быстро, как растения нижних ярусов растительности. Механизм влияния рекреации многогранен. Во-первых, у деревьев повреждаются стволы и корни, что не только непосредственно нарушает жизнедеятельность этих органов, но и способствует развитию болезней и заселению деревьев патогенами. По мере усиления рекреационных нагрузок уменьшаются прирост деревьев, их полнота и запас, увеличивается фаутиность, слабее развиваются ассимилирующие органы. По мере нарастания деградации эта зависимость становится все более четко выраженной.

Второй причиной ухудшения состояния древостоев является уплотнение верхнего слоя почв, что влечет за собой изменение многих физических параметров, определяющих жизнедеятельность корневых систем. Древесные породы реагируют на уплотнение почвы неодинаково – в большей степени страдают те породы, у которых корневая система находится в верхних слоях почвы. Большое значение имеет возраст деревьев. В местах с высокими рекреационными нагрузками снижение жизнедеятельности древостоев проявляется в очень короткие сроки. Толерантность основных лесообразующих пород в условиях рекреационного лесопользования на территории Подмосковья обстоятельно исследована А.В. Абатуровым (2006).

Влияние рекреационного лесопользования на лесовозобновительные процессы неоднозначно. Многими авторами отмечалось, что на первых этапах появление отдыхающих в лесу может в известной степени активизировать эти процессы, поскольку рдеют подлесок и травяно-кустарничковый покров, разрушается плотная подстилка, появляются участки минерализованной поверхности почвы, уменьшается затененность и т.д. Вытаптывание разрушает моховой покров, который зачастую препятствует появлению и развитию всходов древесных пород. Но в дальнейшем последствия вытаптывания и механические повреждения молодых древесных растений становятся столь

значительными, что возможность удовлетворительного возобновления полностью исключается. Отрицательную роль может играть и уплотнение верхних горизонтов почвы, в результате чего преобразуется корнеобитаемая сфера почвы (именно в верхних почвенных горизонтах сосредоточена основная масса корней подроста). От действия этих факторов подрост древесных пород страдает в значительно большей мере, чем взрослые деревья. Поэтому он сохраняется, в основном, в тех местах, которые удалены от дорожек и стоянок туристов. Впрочем, даже здесь большая часть подроста имеет механические повреждения. Влияя на интенсивность и характер лесовозобновления, рекреационное воздействие может направить динамику древостоя и биогеоценоза в целом по иному пути, отличному от естественного. Следует, однако, иметь в виду, что отсутствие подроста под пологом леса вовсе не обязательно связывать с присутствием человека – очень часто причина лежит в самой экосистеме, которая «не запрограммирована» на самовоспроизводство.

Кустарники страдают и от механических повреждений, и от уплотнения почвы. Побег черемухи, рябины, калины обламывают в период цветения, лещину – во время плодоношения и т.д. Низкорослые кустарники и молодые особи повреждаются лыжниками. На участках леса, подвергающихся интенсивному рекреационному воздействию, наиболее устойчивы рябина и бересклет; далее следуют лещина и жимолость. Единственный способ сохранения подлеска – продуманная организация территории, создание сети удобных для перемещения дорожек и тропинок и контроль за их состоянием. Никким образом не следует вырубать кустарники для «улучшения обзора», как это нередко практикуется. Роль кустарников в лесу очень велика. Они не только являются важным структурным компонентом многих лесных экосистем, но и имеют большое защитное значение для лесной фауны и для сообществ в целом, поскольку сдерживают проникновение рекреантов в лес. Сохранить этот ярус растительности гораздо проще и дешевле, чем воссоздать его.

Визуальное определение степени рекреационной нарушенности лесных сообществ основывается, в первую очередь, на характере растительности нижних ярусов. Входящие в их состав виды растений по-разному реагируют на появление в лесу «человека отдыхающего». Одни виды сравнительно быстро исчезают даже при относительно небольшом рекреационном воздействии, другие удерживаются более продолжительное время, третьи не только не уменьшают своего обилия, но, напротив, значительно увеличивают его; четвертую группу составляют виды, которые ранее в лесу почти не встречались, но теперь все более активно в нем расселяются.



Реакция растений зависит, с одной стороны, от интенсивности и длительности рекреационного давления, а с другой – от их эколого-биологических особенностей. Ряд авторов определял степень устойчивости растений, применяя дозированные нагрузки – по зафиксированным на местности площадкам или трансектам делалось определенное число «проходов». Одновременно выявлялась степень уплотнения почвы на разной глубине. Такого рода исследования проводились в разных типах леса, в различных условиях местообитания. Результаты позволяют связать причину (выраженную количественно величину рекреационного давления) и следствие (состояние и поведение растений). Но сами по себе эти наблюдения не могут вскрыть механизм этой связи; для этого нужно глубокое и разностороннее знание свойств и особенностей растений и прежде всего – морфоструктуры органов как наземных, так и подземных, их толерантности к физическому воздействию и прочим антропогенным факторам, характера размножения (Рысина, Рысин, 1987). Можно сказать, что у каждого вида вырабатывается своя стратегия поведения по отношению к рекреационному воздействию.

Основными факторами антропоического воздействия на растения нижних ярусов являются (Рысин, Рысин, 2004):

1. Механические повреждения (вплоть до полного уничтожения) наземных органов растений, в том числе почек возобновления. Особенно страдают растения с высокими сочными побегами и с почками возобновления, расположенными над поверхностью почвы или у самой ее поверхности. Относительно более устойчивыми оказываются виды с розеточным расположением листьев, невысокими упругими побегами, с хорошо защищенными почками возобновления.

2. Изменение физических параметров почвы (влажности, аэрированности, плотности, температурного режима и др.), в результате чего нарушается жизнедеятельность подземных органов, особенно, если они сосредоточены в верхних слоях почвы.

3. Обрывание наземных побегов и выкапывание растений, от чего особенно страдают декоративные виды.

4. Сбор ягод, заготовка пищевого или лекарственного сырья.

Очень уязвим живой напочвенный покров (мхи и лишайники). Одновременно действуют несколько факторов. С одной стороны, растения физически уничтожаются, одновременно радикально изменяются местообитания. Огромную отрицательную роль, особенно, по отношению к лишайникам играет загрязнение атмосферы как общее, так и локальное.

Еще в начале 60-х годов в нескольких парках и лесопарках Москвы были проведены наблюдения за состоянием почв в местах рекреации

(Зеликов, Пшоннова, 1961; Зеликов, 1964). С тех пор выполнен большой объем многоаспектных исследований, позволивших получить достаточно полное представление о состоянии почвенного покрова в условиях рекреационного воздействия.

Прежде всего меняется морфологическое строение подстилки. На ранних стадиях она уплотняется и измельчается, уменьшаются ее мощность и запас, изменяется соотношение подгоризонтов, органический материал вдавливается в верхний слой органно-минерального горизонта (Бганцова, Бганцов, Соколов, 1986). Опад быстрее разлагается и минерализуется.

В результате вытаптывания происходит уплотнение почвы. Его глубина зависит и от самой почвы, и от интенсивности и длительности вытаптывания, но естественно, что особенно сильно уплотняется верхний десятисантиметровый слой. Возрастает твердость почвы. Наиболее существенно меняется гумусо-аккумулятивный горизонт; его мощность уменьшается. Агрегаты этого горизонта отчасти деформируются, почвенная масса приобретает слоеватое сложение. В значительно меньшей степени меняется мощность подзолистого горизонта, но в нем также происходит уплотнение почвенного материала. Резко уменьшается общая порозность, главным образом, за счет исчезновения крупных пустот, играющих важную роль в перемещении почвенной влаги и в распространении корней. Их отсутствие ухудшает условия для формирования корневых систем и обеспечения корней кислородом. Активизируются анаэробные процессы. Изменение порозности почвы при ее уплотнении меняет воздушно-водный режим. Уменьшается влагоемкость. Поступление влаги сверх капиллярной влагоемкости вызывает ее избыточное накопление. Почва вообще может стать практически влагонепроницаемой.

Снижается коэффициент водопрочности почвенных агрегатов размером 2,0–0,25 мм и резко увеличивается количество неводопрочных частиц менее 0,25 мм. Создаются предпосылки для образования поверхностной почвенной корки. С участков с уплотненной поверхностью дождевые и талые воды стекают на более рыхлые. При направленном стоке возможна поверхностная водная эрозия и смыв почвенного материала в понижения. В местах скопления влаги наблюдается поверхностное оглеение.

В целом под влиянием рекреационных нагрузок уменьшается содержание гумуса, хотя на начальных стадиях дигрессии оно может несколько увеличиться за счет вдавливания органического материала в гумусовый горизонт. Снижается содержание различных форм азота, причем эти изменения могут быть весьма существенными и вместе с

тем глубоко (до полуметра) идущими. Явно выражена тенденция «подщелачивания» почвы. Эти изменения наиболее четко выражены в верхнем почвенном слое (Бганцова, Бганцов, Соколов, 1987). По сравнению с контролем на вытаптываемых участках снижается содержание подвижных форм фосфора и калия. Предстоит выяснить характер изменения содержания обменных катионов, подвижных форм железа и марганца, поскольку приводимые данные не всегда согласуются друг с другом.

Формирование густой тропиной сети в лесу разбивает его на множество участков с разной степенью нарушенности. На фоне естественных парцелл формируется система специфических рекреационных образований – замкнутых чашеобразных участков с плотными стенками под дорожками (почвенных вазонов – Соколов, Зеликов, 1982). В зоне поверхностного уплотнения почва деформируется, разрушается структура, уменьшается порозность, снижается водопроницаемость, увеличивается глубина промерзания в зимнее время. Весной в центре вазона скапливается талая вода, может возникнуть временное избыточное увлажнение.

Изменение почвы под влиянием рекреации не может не затрагивать почвенную микрофлору. На вытаптываемых участках леса меняется структура комплексов почвенных микроскопических грибов (Большакова, 1973). На тропях на порядок уменьшается численность грибов, снижается их видовое разнообразие. Уничтожение части растений, уменьшение массы опада и подстилки, уплотнение почвы – все это вызывает уменьшение численности неспорообразующих бактерий и снижение интенсивности процессов аммонификации и разложения клетчатки. В целом, деятельность почвенных микроорганизмов находится в обратной зависимости от сохранности леса до тех пор, пока не изредится древостой и не начнет формироваться злаково-разнотравный покров. Тогда место разрушенных естественных микробоценозов займут новые. Увеличение потока солнечной радиации, непосредственное увлажнение поверхности почвы атмосферными осадками, формирование дернины, изменение массы и состава органического вещества поступающего в почву, радикально меняют численность и видовой состав почвенных микроорганизмов. Например, в почве сосняка злакового, сформировавшегося под влиянием рекреации из сосняка с липой, возросла численность микроорганизмов, использующих минеральные формы азота, олигонитрофилов, спорообразующих бактерий, актиномицетов, нитрификаторов, то есть тех групп микроорганизмов, которые вовлекают в круговорот веществ более сложные и труднодоступные органические соединения (Егорова, Лаврова, 1987).

Изменяется почвенная альгофлора – она очень чутко реагирует на антропогенное воздействие и существенно перестраивается – меняется видовой состав, соотношение между отдельными группами водорослей, величины биомассы и т.д. У разных видов чувствительность к рекреационному воздействию неодинакова, в связи с чем водоросли можно использовать как биоиндикатор (Алексахина, 1987).

Таким образом, по многим показателям почвенный покров под влиянием рекреационных нагрузок меняется, и эти изменения отражаются и на растительности, и на животном мире, особенно – почвенном населении. Лесорастительные условия значительно ухудшаются, и одним из важнейших последствий этого процесса становится ухудшение состояния древостоев, вплоть до их распада. Еще раз следует отметить, что эти явления не свойственны лесу, не испытывающему рекреационного давления. Изучение специфики внутрпочвенных процессов – одно из направлений рекреационного лесоведения.

Влиянию рекреации на животный мир леса посвящена весьма обширная литература (Самойлов, Морозова, 1987; и многие другие). Животный мир в условиях рекреационного лесопользования является весьма уязвимым компонентом лесных биогеоценозов, поскольку испытывает влияние многих факторов не только прямого, но и опосредованного воздействия. Сохранение его важно не только с позиций поддержания устойчивости сообществ, но и ради их привлекательности для отдыхающих. Лес должен быть наполнен звуками птичьих голосов летом или испещрен следами животных на снегу зимой; узнавать эти голоса и следы – огромное наслаждение для тех, кто любит природу. В наших парках и лесопарках все чаще устраиваются вольеры, в которых обитают олени, косули, белки, птицы; около них всегда оживление. За рубежом в ряде стран организуются специализированные экскурсии, позволяющие наблюдать за животными в местах их обитания.

Но сохранить животный мир в его «первозданном виде» в местах рекреации, даже умеренной, конечно, невозможно. Действуют факторы беспокойства (пусть и неумышленного), вытаптывания, изменения кормовой базы, увеличения численности синантропных видов, которые часто являются сильными конкурентами.

Влияние рекреации весьма негативно отражается на насекомоядных, которые лишаются естественных укрытий и привычной кормовой базы; вдобавок их преследуют собаки. В лучших условиях оказывается крот, который ведет подземный образ жизни, но при условии, что не происходит чрезмерного уплотнения почвы. Хищные (лисица, барсук, лесная куница, горноста́й, ласка, черный хорек) при-

способливаются к появлению в лесу человека, только если не нарушают их убежища (например, не раскапывают норы). Лось, косуля, кабан, благородный и пятнистый олени продолжают жить рядом с человеком, если сохраняются подрост и подлесок, тем более, что им нередко обеспечивается зимняя подкормка. Белка в городских лесах зачастую становится синантропным животным, поскольку практически перестает использовать естественные корма благодаря постоянной, обильной и разнообразной подкормке в течение всего года со стороны отдыхающих. Но другие виды отряда грызунов, чутко реагирующие на изреживание подлеска (орешниковая соя) или на уничтожение подстилки (рыжая полевка, лесная и полевая мыши), сокращают свою численность в местах массового отдыха. На замусоренных участках, где накапливаются остатки пищи, появляются синантропные виды – серая крыса и домовая мышь. Заяц-беляк сохраняется только там, где есть густые заросли кустарников и нет бродячих собак – к человеку он привыкает. При наличии укрытий, в том числе старых дуплистых деревьев, сохраняются летучие мыши – рыжая вечерница, ушан и др. Они ведут ночной образ жизни и не сталкиваются непосредственно с человеком, но изреживание древостоя и подлеска, вытаптывание напочвенного покрова, загрязнение водоемов ведут к снижению их численности.

Очень велико влияние рекреации на лесную орнитофауну (Самойлов, Морозова, 1987). Прежде всего заметно сокращается численность лесных птиц, гнездящихся на земле и в нижних ярусах растительности. В наибольшей степени этот процесс затрагивает зоны массового повседневного отдыха, в наименьшей – малопосещаемые участки леса, где могут сохраняться даже редкие и малочисленные виды. Очень чувствительны к изменению условий обитания хищные птицы – для них неприемлемы даже экстенсивные виды рекреации; их крупные, хорошо заметные гнезда часто разоряются. Дополнительным отрицательным фактором является резко возрастающая численность серой вороны, которая не только мешает хищным птицам охотиться, но нередко физически уничтожает их. Весьма чутко реагируют на появление в лесу отдыхающих курообразные – глухарь и тетерев; рябчик сохраняется дольше, обитая исключительно на малопосещаемых и достаточно крупных участках леса, обладающих высокими защитными качествами. Столь же чувствителен к рекреации вальдшнеп, поскольку он гнездится только в местах малопосещаемых и к тому же – с богатой почвенной фауной. Относительно устойчивы поселения дятлов; для них важно наличие деревьев с дуплами и хорошая кормовая база. Есть виды птиц, для которых рекреация благоприятна; прежде всего, это сорока

и, особенно, серая ворона, которая в интенсивно посещаемых лесах становится фоновым видом. Заметно увеличивают свою численность большая синица и лазоревка благодаря регулярной подкормке. Зато другие представители того же семейства Синицевых (московка, хохлатая синица, буроголовая гаичка) на посещаемых участках леса уменьшают свою численность прежде всего в результате вырубki деревьев, в дуплах которых эти птицы устраивают гнезда. Даже из немногих приведенных выше примеров очевидно, что реакция орнитофауны на появление в лесу «человека отдыхающего» весьма не однозначна.

Иная ситуация у пресмыкающихся – они все (обыкновенный уж, обыкновенная гадюка, прыткая и живородящая ящерицы, веретеница) очень чувствительны к рекреационному лесопользованию прежде всего потому, что активно преследуются и истребляются. Еще одной причиной быстрого и значительного уменьшения их численности является разрушение местообитаний и уничтожение укрытий.

Рекреационное освоение леса действует пагубно и на фауну земноводных. Часто уничтожаются их местообитания – непересыхающие и хорошо прогреваемые водоемы. Огромное количество лягушек и жаб гибнет на дорогах под колесами автомобилей. Массовый отдых на берегах лесных водоемов препятствует размножению земноводных. Все это, вместе взятое, и является причиной сокращения их численности в условиях рекреационного природопользования.

Обстоятельно исследовано влияние рекреации на *почвенное население*; доказано, что комплексы почвенных беспозвоночных также могут быть индикаторами рекреационной нарушенности леса. Под влиянием рекреационного давления снижается плотность микро- и мезофауны; в первую очередь, это явление наблюдается у многоножек и дождевых червей. У последних одновременно меняется соотношение жизненных форм. Реакция жесткокрылых проявляется в изменении видового состава и экологической структуры населения. Влиянию рекреации в наибольшей мере подвержены подстилочные формы, поскольку подстилка в результате вытаптывания повреждается и уничтожается особенно быстро. В целом увеличивается роль открыто живущих и эврибионтных форм. Могут появиться виды, ранее не встречавшиеся, характерные для открытых пространств и рудеральных сообществ.

В горных лесах рекреационные нарушения приводят к тому, что повышается коэффициент стока, снижается водорегулирующая емкость биогеоценозов (Поляков, 1980; и др.). Там нерегулируемая рекреация может нанести особенно большой ущерб.

Еще раз следует подчеркнуть, что многие динамические процессы, протекающие в настоящее время в лесах, в той или иной степени свя-

заны с деятельностью человека, хотя и не всегда очевидной. Антропо-ческое воздействие осуществляется через загрязнение атмосферы и почвы различными производственными и транспортными выбросами (оно давно приняло глобальные масштабы). Все большие масштабы приобретает рекреационное лесопользование. И, наконец, надо всегда иметь в виду, что развитие лесов в значительной мере отражает их историческое прошлое – они сформировались на вырубках, гарях, залежах, и теперь постепенно возвращаются в состояние, которое им предопределяют природные условия).

### **Мониторинг лесных биogeоценозов**

Для понимания истинных причин и сложнейшего механизма сукцессионных изменений леса и для того, чтобы их «перенаправить» в нужную сторону, крайне важно, чтобы исследования были многолетними, комплексными и стационарными. Такие длительные наблюдения сейчас принято называть *мониторингом*.

Это направление исследований не является новым. Академик В.Н. Сукачев, на протяжении всей своей жизни пропагандировавший стационарный подход в исследовательской работе, говорил: «Чтобы управлять процессами, идущими в биogeоценозе, надо их знать, надо знать все условия, их определяющие. Отсюда вытекает, что такое изучение должно быть комплексным, то есть фито-, зоо-, педо- климатологическим и в то же время динамическим. Это может достигаться лишь длительным стационарным изучением биogeоценозов» (1949, с. 3).

По масштабности исследований мониторинг может быть:

- глобальным (на значительной части земной поверхности),
- региональным (в пределах более или менее крупного региона),
- локальным (на относительно ограниченном пространстве).

Лесной мониторинг осуществляется разными методами, вплоть до аэрокосмических, но его основой должны быть материалы лесоустройства, проводимого регулярно, по одной и той же программе, что обеспечит сравнимость получаемой информации. Для того, чтобы понять механизмы происходящих изменений, необходимы наземные наблюдения. В этом отношении очень продуктивна закладка постоянных пробных площадей – хорошо известный и надёжный метод лесоводственных исследований (Рысин, Вакуров, Павлова, 1981). Систематические наблюдения могут дать очень многое для понимания ценоза, даже за относительно короткий срок жизни леса (несколько десятилетий). Примером значительной результативности такой работы могут быть подготовленные под руководством В.П. Тимофеева «Ито-

ги экспериментальных работ в Лесной опытной даче ТСХА» (1964). Начиная с 1862 г., к моменту подготовки названной монографии на территории дачи было заложено 266 постоянных пробных площадей, на многих из которых все это время регулярно проводилась таксация древостоев. В результате были получены уникальные данные о ходе роста отдельных древесных пород и их взаимоотношениях.

Ранее сотни пробных площадей ежегодно закладывались лесоустроителями. Согласно действовавшей Инструкции (Площади пробные лесоустроительные, ГОСТ 16128-70) пробные площади поступали под надзор лесохозяйственных мероприятий, а карточки с их паспортами должны были сдаваться в архив В/О «Лесопроект». К сожалению, всё это осталось в прошлом. Между тем не трудно представить, каким ценнейшим материалом о динамике наших лесов располагало бы отечественное лесоведение, если бы хоть часть этих площадей была сохранена и периодически таксировалась.

Ценность результатов наблюдений усиливается их продолжительностью. Например, изучение динамики древостоев грабовых кедровников с елью, начатое в 1926 г. Б.И. Ивашкевичем, позволило А.И. Кудинову (1989) выявить её цикличность. Кедровые древостои, достигнув 220–240-летнего возраста, в течение нескольких следующих десятилетий уступают место лиственным породам – грабу сердцелистному и клёну ложнозибольдову. Только по прошествии почти 150-летнего периода кедр вернет положение эдификатора, причем не меньшее значение будут иметь ель аянская и пихта белокорая. В результате сформируется кленово-грабовый кедровник с темнохвойными породами.

Нами (Рысин и др., 1988) разработаны и опубликованы «Методические предложения по созданию постоянных пробных площадей на особо охраняемых лесных территориях»; они содержат перечень сведений, которыми, с нашей точки зрения, нужно располагать для того, чтобы иметь возможность выявлять и оценивать динамические тенденции в лесных биогеоценозах, то есть осуществлять мониторинг леса.

Полезным приемом исследований является анализ почвенного запаса семян. Часто в подстилке и в верхнем слое почвы сохраняются семена не только ныне живущих растений, но и видов, которые обитали здесь в прошлом. При проращивании они дают всходы, которые во многих случаях можно определить с точностью до вида (Карпов, 1960; Петров, Груздева, 1974; Петров, Беляева, 1981; Рысин, Рысина, 1965; и др.). В результате мы получаем представление о прошлом лесов, проводим своего рода «ретроспективный мониторинг».

В начале 50-х годов прошлого столетия по инициативе академика В.Н. Сукачёва были начаты стационарные исследования лесов в пре-



делах опытного Серебряноборского лесничества; были заложены постоянные пробные площади в сосняках двух типов, липняке, дубняке и осиннике. Впоследствии число таких площадей стало на порядок больше. Исследования вышли за границы лесничества и охватили весь, тогда ещё существовавший лесопарковый пояс, а после создания системы лесных заповедных участков на территории Московской области стали проводиться в еще более широком масштабе. Общее число наблюдаемых пробных площадей составляло более сотни. Описания их регулярно повторялись, а результаты неоднократно публиковались (Маслов, 1998; Рысин, Вакуров, Павлова, 1981; Рысин, Савельева, 1985, 1994, Рысин, Савельева, Полунина, 1998; Динамика хвойных лесов Подмосковья, 2000; Леса Москвы, 2001; Мониторинг рекреационных лесов, 2003; и др.).

Максимальная продолжительность наблюдений на некоторых постоянных пробных площадях превысила полувековой период. Для жизни леса это срок относительно небольшой, но и он позволяет выявить определенные сукцессионные изменения в лесах разных типов и не только описать обнаруженные тенденции, но и попытаться их объяснить с учетом исторического фактора, роль которого в формировании лесов региона очень велика.

Л.И. Савельева (2008) определила среднегодовую величину отпада сосны на постоянных пробных площадях в сосняках разных типов. Наименьший отпад был в сосняке с дубом зеленчуково-волосистоосоквом (0,2%) и в сосняке с липой снытево-кисличном (0,3%), наибольший – в сосняке разнотравно-черничном (1,3%). Эти цифры настолько невелики, что, казалось бы, не стоит беспокоиться за будущее этих сосняков. Но нужно помнить, что все наблюдаемые древостои имеют возраст около 150 лет и что по мере их дальнейшего старения распад ускорится.

Мы не знаем, как возникли ныне существующие 150–200-летние сосняки, Вполне вероятно, что они имеют послепожарное происхождение. Возможно и то, что сосна поддерживалась искусственно – благодаря вырубке лиственных пород и, в первую очередь, липы, на которую вплоть до начала XX века был повышенный потребительский спрос. Лес часто служил местом выпаса скота, и если он не был чрезмерным, то это обстоятельство (стравливание подрастающих кустарников, рыхление верхнего слоя почвы) также могло быть на пользу сосне. Но в последние сто лет лиственные породы стали для сосны мощным конкурентом. Судя по возрастной структуре древостоев, они вселялись под уже сложившийся полог сосны и, будучи достаточно теневыносливыми, начинали более или менее успешно расти и фор-

мировать свой ярус. Последний, в свою очередь, создавал затенение, полностью исключавшее возобновление сосны. Соответствующие изменения происходят в составе и структуре нижних ярусов растительности – в травяном покрове усиливается роль мезофитов, исчезают виды ксерофильной группы, сокращается площадь, занимаемая мхами. Видовое разнообразие постепенно уменьшается вследствие «сглаживания» различий в подпологовой среде и сокращения числа экологических ниш. В будущем те вековые сосновые древостои, которые сейчас еще довольно обычны, обречены на исчезновение и замену сосны лиственными породами.

На обследованной территории есть участки, где распад сосновой части древостоя принял катастрофический характер и составил 40–45% по сравнению с 1969 г., когда были начаты наблюдения. Через два-три десятилетия здесь останутся только отдельные сосны, возвышающиеся над пологом лиственных деревьев, которые в отличие от сосны достаточно устойчивы и увеличивают свою численность (за период наблюдений береза – в 2 раза, липа – в 5 раз). Липа преобладает и в составе подроста; есть также дуб, клен остролистный и даже ель, но совершенно отсутствует сосна. В перспективе – березово-липовый лес с многопородным подлеском, в котором помимо рябины, также быстро увеличивающей свое обилие, будут расти лещина, черемуха, жимолость, бересклет бородавчатый, крушина, бузина, ирга. Местами кустарники создают почти непроходимые заросли.

Если положение липы в сосняках является достаточно прочным, то в отношении дуба пока далеко не все ясно. В сосняке с дубом лещиновом чернично-разнотравном, являющимся одним из объектов наблюдений, в период с 1983 г. по 2003 г. запас дуба продолжал увеличиваться, но количество деревьев сократилось на четверть. В самые последние годы стал снижаться и запас. По-видимому, сказались позднелетняя засуха 2002 г., массовое объедание листвы дуба зелёной дубовой листоверткой весной 2003 г. и широкое распространение мучнистой росы осенью того же года (Савельева, 2005).

В сосняках-брусничниках, где липа и другие широколиственные породы в начале наблюдений отсутствовали, отпад сосны составил около 35%. Здесь место сосны занимает береза, в настоящее время растущая во втором ярусе (на участке, где длительное время ведутся наблюдения, ее численность увеличилась в 8 раз, а запас стволовой древесины – в 30 с лишним раз). Разрастается тенелюбивая кислица, занимая место прежнего доминанта – брусники. Лес «движется» в направлении формирования березняка с пологом из крупномерной рябины, и вполне вероятно, что эта смена произойдет через 40–50 лет.

В том же направлении и примерно таким же темпом трансформируются участки сосняков с сильно задернованной поверхностью почвы, ранее подвергавшиеся интенсивному выпасу. Лиственные породы, которые сейчас формируют второй ярус древостоя, в дальнейшем будут играть все большую роль. Подроста сосны нет вовсе, но если раньше его появлению препятствовало сильное задернение (всходы «зависали» в дернине и погибали), то теперь неблагоприятным фактором будет усиливающееся затенение. Появились виды, которых прежде не было: кочедыжник женский, осока пальчатая, щитовник мужской, сныть, осока волосистая, ожика и др. Все еще удерживаются представители луговой флоры: душистый колосок, ежа сборная, короставник.

Обследовав большое число ельников в Подмоскowie, А.В. Абатуров на основании явной одновозрастности их древостоев пришёл к выводу, что они имеют искусственное происхождение (Абатуров, Антюхина, 2000). Разновозрастные ельники встречаются крайне редко; анализ древостоя и возобновления на одном из таких участков привел А.В. Абагурова к заключению, что даже при сохранении имеющегося елового подроста и выходе его в древесный ярус ель в будущем сохранит только свое присутствие, но не господство в древесном ярусе. Ныне растущие деревья ели, дуба, березы, осины выпадут, а их место займет липа, перспективный подрост которой сейчас наблюдается повсеместно; возможно, ей будет сопутствовать клен остролистный (Абатуров, Меланхолин, 2004). Ранее подобную точку зрения высказывал и С.Ф. Курнаев (1968), считавший, что формирование так называемых субнеморальных и неморальных ельников связано с массовой выборкой липы и интенсивным выпасом в лесу и что при устранении действия этих факторов можно ожидать формирования второго яруса из липы.

Наблюдения на постоянных пробных площадях в течение многих лет ведутся нами и в лиственных лесах Подмоскowie. Одним из объектов этих наблюдений является липняк волосистоосоковый (характерный и весьма распространенный тип формации липовых лесов). За 40 лет наблюдений отпад по числу деревьев составил 35%, причем запас стволовой древесины продолжал расти и только в последние годы стал снижаться, отчасти в связи с появлением тиростромоза. Выпали и те немногие деревья дуба и клена остролистного, которые ранее входили в состав древостоя; теперь это чистый липняк. Нет никаких признаков, которые указывали бы на смену липы какой-либо иной древесной породой. Практически никаких существенных изменений не произошло в мощно развитом травяном покрове; отмеченные различия имеют скорее флюктуационный, а не сукцессионный характер. Однако анализ почвенного запаса семян показал, что ранее этот ярус имел иной об-

лик. Так, например, было обнаружено большое количество семян зверобоя, в настоящее время почти не встречающегося. По-видимому, древостой был менее сомкнут, здесь выпасался скот, и в составе травяного покрова было немало лугово-лесных видов.

На территории Серебряноборского лесничества есть участок дубового леса, наблюдения в котором ведутся уже более 50 лет. Относительно малая сбежистость стволов свидетельствует, что дубы росли в сомкнутом, а не в разреженном древостое (Рысин, Савельева, Полунина, 1999). Известна точка зрения (Курнаев, 1968, 1980), согласно которой дуб своим распространением в значительной степени обязан человеку и в настоящее время сокращает свою встречаемость. Динамика древостоя на наблюдаемом участке подтверждает это мнение. Только после 1974 года усохло 40% дубов, причем отпад идет, в основном, за счет господствующей части древостоя. Ухудшается общее состояние дуба; здоровых деревьев практически не осталось. Зато в полтора раза увеличилась численность липы, к тому же она интенсивно возобновляется. Состав и структура травяного покрова за годы наблюдений почти не изменились, но прежде этот ярус был иным; анализ почвенного запаса семян обнаружил высокое содержание семян зверобоя, тогда как сейчас этот вид здесь практически не встречается. Можно предполагать в будущем постепенную смену дубняка липняком.

Трудно сделать вывод о будущем современных подмосковных березняков, хотя бы уже потому, что в большинстве своем они еще очень молоды и поэтому устойчивы. Многие березняки сформировались в военные и послевоенные годы на забрасываемых пашнях и огородах. Наблюдения на пробных площадях говорят о том, что они будут сохраняться еще в течении длительного времени даже в условиях интенсивного техногенного загрязнения и высоких рекреационных нагрузок. Однако в ряде случаев общее состояние березы постепенно ухудшается – все большее число деревьев из здоровых становятся ослабленными и сильно ослабленными. Там, где в березняках в составе древостоев или возобновления есть липа, она будет постепенно усиливать свои позиции и вполне возможно, что когда-нибудь заменит березу (Леса Москвы, 2001).

Осинники встречаются сейчас довольно часто участками разных размеров. Заложив свыше 40 лет назад постоянную площадь в осиннике на территории Серебряноборского лесничества, мы были убеждены, исходя из общего состояния осины, массово пораженной грибными заболеваниями, что она скоро выпадет из состава древостоя и сменится сопутствующими ей дубом и березой, но этого не произошло. В период с 1974 г. по 1999 г. выпало примерно 44% деревьев осины,

но почти не менее интенсивным был отпад березы (38%), а численность дуба сократилась на 65% (Леса Москвы, 2001).

В сукцессионных процессах очень большое значение имеют взаимоотношения совместно произрастающих пород. Выше уже сообщалось о постепенной замене сосны лиственными породами. Давно обсуждаемой проблемой являются взаимоотношения сосны и ели. Признанным фактом является постепенная смена сосны елью в северных лесах европейской части России. И.С. Мелехов и А.А. Листов (1980) рассмотрели это явление, сопоставляя эколого-биологические особенности пород. Сосна и ель одинаково светолюбивы, но ель значительно теневыносливее: световой минимум для подростка сосны 7–10% от ФАР открытого места, для подростка ели – 2–3%. В северных сосняках освещение достаточно для выживания соснового подростка, а в окнах – для нормального роста. Меньшие интенсивности ФАР в северных лесах компенсируются большей продолжительностью светового дня (Алексеев, 1975). Низкие температуры воздуха и почвы существенного значения не имеют.

Для лесов зеленомошной группы, широко распространённых в подзонах северной и средней тайги характерны полугидроморфные почвы. Излишняя влажность и недостаток кислорода в почве более неблагоприятны для ели, поскольку сосна в этих условиях более устойчива. «Минус» сосны – более слабое плодоношение в связи с тем, что у неё генеративный цикл (от закладки цветочных почек до созревания семян) почти вдвое длиннее чем у ели. В суровых условиях Севера неблагоприятная погода может нарушить этот цикл на любом этапе и чем этот цикл продолжительнее, тем более это возможно. Семена ели распространяются намного активнее семян сосны и оказываются в более благоприятных условиях для прорастания; несомненно преимущество ели в лесовозобновлении. Большое значение имеет то, что в течение многих лет при заготовке древесины предпочитали сосну; ель до 1880 г считалась «сорной» породой (Алексеев, 1948).

Для понимания хода динамических процессов и периода их выхода на «плато», когда биогеоценоз оказывается в состоянии «подвижного равновесия», очень важно сохранять те, к сожалению, очень немногие лесные массивы, которые отличаются максимальной нетронутостью. На территории Европейской части России таковым, например, является Кологривский лес – участок девственных южнотаёжных еловых лесов на территории Костромской области (Орлов, Абатуров, Письменов, 1980); там нет даже следов пожаров (ни в подстилке, ни в верхнем слое почвы нет углей). До XIX века территория этого региона была

почти сплошь покрыта такими лесами. К середине прошлого столетия уцелел только один массив в Кологривском районе области; тем не менее леса продолжали рубить. Учёные неоднократно выступали в защиту этого уникального массива леса, но лишь совсем недавно он получил статус «заповедника».

Это леса климаксового типа без каких-либо тенденций к распаду или изменению. Древостои разновозрастные, что характерно для коренных лесов; возраст наиболее старых деревьев более 350 лет. К ели примешивается пихта сибирская, достигающая 30 м высоты при диаметре 45–50 см. На отдельных участках есть примесь липы, столь же впечатляющих размеров (высота – до 30 м, диаметр – до 60 см). Значительно реже встречаются относительно невысокие клен остролистный и ильм. Практически полностью отсутствуют сосна, берёза поникшая и осина, обычно сопровождающие темнохвойные породы. Почвы очень хорошо дифференцированы на генетические горизонты и также, как и растительность, находятся в состоянии устойчивого динамического равновесия без признаков деградации.

В.Г. Стороженко (2005, 2007) понятие «устойчивое лесное сообщество» принимает в более широком смысле, используя следующие градации устойчивости: абсолютно устойчивые, устойчивые, относительно устойчивые, неустойчивые и абсолютно неустойчивые. Отношение конкретного участка леса к той или иной градации определяется степенью соответствия породы экотопу, состоянием возобновления, породным составом древостоя и подлеска, санитарным состоянием леса. Например, к категории «устойчивых», по мнению автора, могут быть отнесены леса, имеющие в составе древостоев не только коренные, но и не коренные породы, с неполным рядом возрастных поколений. Относительно устойчивыми могут быть сообщества не только древостои естественного происхождения, но и культуры. Автор не считает обязательным условием сохранение в будущем одной и той же главной породы. С моей точки зрения, предпочтительнее традиционное деление лесов на коренные, условно коренные, длительно-, коротко- и устойчиво производные.

Использование термина «устойчивость» применительно к лесу условно. Лесные биогеоценозы, вышедшие в своём развитии на климаксовый уровень, не становятся статичными; их динамизм приобретает новую форму, поскольку каждое дерево рано или поздно выпадет, что приведёт к локальному изменению фитосреды и смещению границ парцелл. Не статичны и коренные леса. В.В. Татаринов с соавторами (1978) предлагают использовать для изучения возрастной динамики коренных ельников восточных склонов Северного Сихотэ-Алиня анализ парцеллярной структуры.

Для длительного наблюдения за состоянием старовозрастных участков на территории Московской области сотрудниками Института лесоведения РАН была создана система заповедных лесных участков (Рысин, Савельева, 1985), охватившая все природные районы; на некоторых из них были заложены постоянные пробные площади, функционирующие и в настоящее время.

Для научно обоснованной интерпретации динамических процессов, происходящих в настоящее время, очень важно иметь представление о том, что происходило в доагрикультурный период на протяжении сотен и тысяч лет. В.Н. Сукачев опубликовал ряд очень интересных работ по истории флоры и растительности во время плейстоцена. Например, в статье «К вопросу об изменении климата и растительности на севере Сибири в послеледниковое время» (Сукачев, 1922) речь идёт о метахронности ледниковых явлений и более сухих периодов на территории Сибири. Одним из примеров продолжения этих исследований является статья А.Д. и В.Д. Кошкарowych (2000), в которой для бассейна р. Кас (Западная Сибирь) показано воздействие глобальных изменений климата на динамику лесных биогеоценозов на протяжении последних 13 тыс. лет. Чередование холодных и теплых периодов определяло смену растительности на уровне формаций, то есть было весьма существенным. Последние 4500 лет авторы характеризуют как время уменьшения количества тепла и развития темнохвойных лесов с моховым покровом. Несомненно, что тема исторической динамики биогеоценозов (палеобиогеоценология) должна занимать достойное место в лесной биогеоценологии и в будущем.

## Литература

- Абаимов А.П., Прокушкин С.Г., Зарянова О.А., Казанова Ю., Тахакаши К. Экологическая и лесообразующая роль пожаров в криолитозоне Сибири // Лесоведение. 2001. № 5. С. 50-59.
- Абатуров А.В. Толерантность основных лесообразующих пород в условиях рекреационного лесопользования. – Динамика и устойчивость рекреационных лесов. М.: Тов-во научных изданий КМК. 2006. С. 25-65.
- Абатуров А.В., Антюхина В.В. Динамика ельников на территории лесопаркового защитного пояса Москвы. – Динамика хвойных лесов Подмосковья. М.: Наука. 2000. С. 86-115.
- Абатуров А.В., Меланхолин П.Н. Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмосковье. Тула: ИПП «Гриф и К» 2004. 334 с.
- Алексеев В.А. Световой режим леса. Л. Наука. 1975. 227 с.
- Алексеев С.В. Рубки в лесах Севера. М.-Л.: Гослесбуиздат. 1948. 63 с.

- Андреева М.В., Михалева А.А. Динамика черноольшаника до и после постройки бобровой плотины (Приокско-Террасный заповедник) // Изв. Самар. НЦ РАН. 2012. Т. 14. № 1 (5). С. 1184-1186.
- Алексахина Т.И. Изменение почвенной альгофлоры сложных сосняков под влиянием рекреационных нагрузок. – Природные аспекты рекреационного использования леса. М.: Наука. 1987. С. 126-137.
- Бганцова В.А., Бганцов В.Н., Соколов Л.А. Влияние рекреационного лесопользования на почву. – Природные аспекты рекреационного использования леса. М.: Наука. 1987. С. 70-95.
- Бирюков В.Н., Маланьин А.Н., Бирюкова З.П., Соловьев А.М. Причины усыхания сосны в ленточных борах Прииртышья // Лесоведение. 1979. № 2. С. 3-12.
- Большакова В.С. Изменение микрофлоры лесной почвы при нарушении коренного сосняка в лесопарковых условиях. – Лесоводственные исследования в Серебряноборском опытном лесничестве. М.: Наука. 1973. С. 77-87.
- Вакуров А.Д. Лесные пожары на Севере. М.: Наука. 1975. 100 с.
- Волокитина А.В., Софронов М.А. Классификация растительных горючих материалов // Лесоведение. 1996. № 3. С. 38-44.
- Вомперская М.И. Влияние поверхностного осушения на режим питания деревьев // Лесоведение. 1969. № 6.
- Вомперская М.И. Воздействие мелкой осушительной сети на режим питания и рост культур ели на заболоченных почвах // Лесоведение. 1980. С. 52-61.
- Воронцов А.И. Роль лесопатологических факторов в усыхании дубрав на Русской равнине. – О мерах по улучшению состояния дубрав в Европейской части РСФСР. Пушкино: ВНИИЛМ. 1972. С. 7-13.
- Гирс Г.И., Дудина Л.Н. Изменение дыхания луба сосны обыкновенной после теплового повреждения различной интенсивности // Лесоведение. 1976. № 4. С. 63-72.
- Горшков В.В., Ставрова Н.И., Тарасова В.Н. Повреждение деревьев сосны обыкновенной и древесного яруса сосновых лесов Европейского Севера в результате пожаров // Лесоведение. 2004. № 5. С. 10-19.
- Денисов А.К. Последниковая динамика северной границы ареала дуба черешчатого в СССР и филогенез дубрав Севера // Лесоведение. 1980. № 1. С. 3-11.
- Динамика хвойных лесов Подмосковья. М.: Наука. 2000. 222 с.
- Дылис Н.В., Жукова В.М., Запромётова К.М., Золотокрылин А.Н., Матвеева В.Г., Холопова Л.Б. Структурно-функциональные изменения в дубравах под влиянием внедрения ели в Подмосковье. – Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука. 1980. С. 109-129.
- Дылис Н.В., Карпачевский Л.О., Носова Л.М., Чернова Н.М. Преобразование структуры и развития дубравы при внедрении ели // Лесоведение. 1975. № 2. С. 14-20.
- Егорова С.В., Лаврова В.А. Влияние рекреационного лесопользования на микрофлору и азотфиксирующую активность почвы в сосняках. – Природные аспекты рекреационного использования леса. М.: Наука. 1987. С. 108-126.



- Ефремов С.П. Влияние осушения низинных болот на рост кедра сибирского // Лесоведение. 1967. № 5. С. 20-27.
- Завельская Н.А., Зукерт Н.В. Полякова Е.Ю., Пряжников А.А. Прогноз влияния изменений климата на бореальные леса России // Лесоведение. 1993. № 3. С. 16-24.
- Зеликов В.Д. Некоторые материалы к характеристике почв лесопарков, скверов и улиц Москвы // Лесн. журн. 1964. вып. 3. С. 28-32..
- Зеликов В.Д., Пшоннова В.Г. Влияние уплотнения почвы на насаждения в лесопарках // Лесн. хоз-во. 1961. № 12. С. 34-37.
- Итоги экспериментальных работ в Лесной опытной даче ТСХА. 1862–1962 гг. М.: Изд-во Тимирязевской СХА. 1964. 519 с.
- Карписонова Р.А. Изменения в растительном покрове Останкинской дубравы // Бюлл. ГБС АН СССР. 1962. вып. 46. С. 74-79.
- Карписонова Р.А. Дубравы лесопарковой зоны Москвы. М.: Наука. 1967. 104 с.
- Карпов В.Г. О видовом составе живых семян и запаса их в почве ельника -черничника // Тр. МОИП. Отд. биол. 1960. Т.3. С. 131-140.
- Капустинская Т.К. Изменение болотных лесов под влиянием осушения // Лесоведение. 1977. № 4. С. 19-27.
- Комин Г.Е. Возможная реакция лесообразовательного процесса на грядущие изменения климата // Лесоведение. 1996. № 5. С. 34-41.
- Кондрашѣва Н.Ю., Кобак К.И., Турчинович И.Е. Возможные реакции наземной растительности на увеличение концентрации CO<sub>2</sub> в атмосфере и глобальное потепление // Лесоведение. 1993. № 4. С. 71-76.
- Константинов В.Д., Горожанкина С.М. Восстановительная динамика лесных экосистем средней тайги на примере Центрально-Сибирского биосферного заповедника // Лесоведение. 1995. № 2. С. 13-21.
- Корчагин А.А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление её после пожаров // Тр. БИН АН СССР. Серия 3. 1954. вып. 9. С. 75-149.
- Корчагин А.А. Современная динамика лесной растительности на европейском севере СССР // Лесоведение. 1968. № 3. С. 30-35.
- Кошкарлов А.Д., Кошкарлова В.Л. Воздействие глобальных изменений климата на динамику лесных экосистем Касской равнины (Западная Сибирь) // Лесоведение. 2000. № 1. С. 12-21.
- Кудинов А.И. Восстановительная смена в грабовом кедровнике с елью в Уссурийском заповеднике // Лесоведение. 1989. № 1. С. 32-39.
- Кудинов А.И. Широколиственно-кедровые леса Уссурийского заповедника и их динамика. Владивосток: ДВО РАН 1994. 182 с.
- Кудинов А.И. Естественное развитие кедровых лесов на юге Приморья // Лесоведение. 2000. № 6. С. 47-53.
- Курбатский Н.П. Проблема лесных пожаров. – Возникновение лесных пожаров. М.: Наука. 1964. С. 5-60.
- Курбатский Н.П. Исследование количества и свойств лесных горючих материалов. – Вопросы лесной пирологии. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР. 1970. С. 5-58.
- Курнаев С.Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М.: Наука. 1968. 358 с.
- Курнаев С.Ф. Теневые широколиственные леса Русской равнины и Урала. М.: Наука. 1980. 315 с.

- Лавренко Е.М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. – Полевая геоботаника. 1959. Т. 1. М.-Л.: изд-во АН СССР.
- Леса Москвы (коллектив авторов). М.: Грааль. 2001. 148 с.
- Манько Ю.И., Гладкова Г.А. О факторах усыхания пихтово-еловых лесов на Дальнем Востоке // Лесоведение. 1995 № 2. С. 3-12.
- Маслов А.А. Динамика сосняков и ельников на территории заповедных лесных участков. – Динамика хвойных лесов Подмосковья. М.: Наука. 2000. С. 67-85.
- Маслов А.Д. Усыхание еловых лесов от засухи на европейской территории СССР // Лесоведение. 1972. № 6. С. 77-87.
- Мелехов И.С. Влияние пожаров на лес. М.-Л.: Гослестехн. изд-во. 1948. 126 с.
- Мелехов И.С., Листов А.А. Некоторые аспекты смены сосны елью на Европейском Севере СССР // Лесоведение. 1980. С. 42-51.
- Молчанов А.А. Влияние пожаров на древостой // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1954. Т. 16. С. 314-335.
- Мониторинг рекреационных лесов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2003. 168 с.
- Орлов А.Я. Особенности отношения ели европейской и некоторых других видов ели к недостаточной влагообеспеченности // Лесоведение. 1996. № 1. С. 84-93.
- Орлов А.Я., Абатуров Ю.Д., Письмеров А.В. Последний участок девственных еловых лесов южной тайги на Русской равнине // Лесоведение. 1980. № 4. С. 38-45.
- Осипов В.В. О былом земледелии на лесных площадях Ярославского Поволжья // Лесоведение. 1981. № 6. С.59-64.
- Осипов В.В. Усыхание дуба в разных условиях произрастания. – Состояние дубрав лесостепи. М.: Наука. 1989. С. 54-56.
- Осипов В.В., Гаврилова Н.К. Аграрное освоение и динамика лесистости нечерноземной зоны РСФСР. М.: Наука. 1983. 104 с.
- Петров В.В., Беляева Ю.Е. Запас семян растений в почве под пологом леса // Лесоведение. 1981. № 5. С. 44-49.
- Петров В.В., Груздева Л.П. Почвенный запас семян в лесных фитоценозах (обзор литературы). – Экология и физиология растений. Калинин: Изд-во Калинин. гос. ун-та. 1974. Вып. 1. С. 80-94.
- Писанов В.С. Динамика заболачивающихся сосняков в условиях подтопления Рыбинским водохранилищем // Лесоведение. 1996. № 4. С. 20-28.
- Поляков А.Ф. Влияние рекреационных нагрузок на водорегулирующую роль сосновых лесов Горного Крыма // Лесоведение. 1980. № 5. С. 37-43.
- Полякова Г.А. Рекреация и деградация лесных биогеоценозов // Лесоведение. 1979. № 3. С. 70-80.
- Полякова Г.А. Деградация сосняков Подмосковья под влиянием рекреации // Лесоведение. 1980. № 5. С. 62-69.
- Полякова Г.А., Малышева Т.В., Флёров А.А. Антропогенное влияние на сосновые леса Подмосковья. М. Наука. 1981. 144 с.
- Полякова Г.А., Малышева Т.В., Флёров А.А. Антропогенные изменения широколиственных лесов Подмосковья. М.: Наука. 1983. 118 с.
- Полянская А.В. О причинах деградации дубрав // Лесоведение. 1991. № 5. С. 60-66.

- Прокушкин С.Г., Сорокин Н.Д., Цветков П.А. Экологические последствия пожаров в лиственничниках северной тайги Красноярского края // Лесоведение. 2000. № 4. С. 9-15.
- Проскуряков Ф.В. 100 лет Лосиноостровской лесной дачи. М.: Гослесбу-миздат. 1950. 92 с.
- Пьявченко Н.И. О современном заболачивании северных лесов. – Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука. 1980. С. 144-163.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М.; изд-во МГУ. 1983. 293 с.
- Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука. 1981. 231 с.
- Рысин Л.П. Исторический фактор в сукцессионной динамике лесов центра Русской равнины // Лесоведение. 2006. № 6. С. 3-11.
- Рысин Л.П., Вакуров А.Д., Павлова В.Ф. Значение постоянных пробных площадей в лесоводственных исследованиях // Лесоведение. 1981. № 1. С. 60-66.
- Рысин Л.П., Комиссаров Е.С., Маслов А.А., Петерсон Ю.В., Савельева Л.И. Методические предложения по созданию системы постоянных пробных площадей на особо охраняемых лесных территориях. М.: Наука. 1988. 28 с.
- Рысин Л.П., Полякова Г.А. Влияние рекреационного лесопользования на растительность. – Природные аспекты рекреационного использования леса. М.: Наука. 1987. С. 4-26.
- Рысин Л.П., Рысин С.Л. Рекреационная толерантность травянистых растений. – Влияние рекреации на лесные экосистемы и их компоненты. Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН 2004. С. 74-131.
- Рысин Л.П., Рысина Г.П. Почвенный запас семян травянистых растений в лесу и факторы, влияющие на их прорастание. – Леса Подмосквья. М.: Наука. 1965. С. 5-27.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. Лесные заповедные участки. М.: Агропромиздат. 1985. 168 с.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. Динамика сосновых лесов на террасах р.Москвы // Бюлл.МОИП. Отд.биол. 1994. Т. 99. вып. 6. С. 92-99.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И., Полунина М.А. Динамика лиственных лесов в Подмосквье // Бюлл.МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. вып. 4. С. 22-28.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И., Полунина М.А. Динамика сосновых лесов на территории опытного Серебряноборского лесничества // Динамика хвойных лесов Подмосквья. М.: Наука. 2000. С.110-129.
- Рысина Г.П., Рысин Л.П. Оценка антропогенной толерантности лесных травянистых растений. – Природные аспекты рекреационного использования леса. М.: Наука. 1987. С. 26-36.
- Савельева Л.И. Устойчивость спелых сосняков Серебряноборского опытного лесничества в условиях антропогенного воздействия // Лесоведение. 2005. № 6. С. 54-63.
- Савельева Л.И. Формы динамики лесных сообществ на урбанизированных территориях. – Лесные экосистемы и урбанизация. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. С. 24-39.
- Самойлов Б.Л., Морозова Г.В. Влияние рекреационного лесопользования на животных. – Природные аспекты рекреационного использования леса. М.: Наука. 1987. С. 36-70.

- Санников С.М. Лесные пожары как эволюционно-экологический фактор возобновления популяций сосны в Зауралье. – Горение и пожары в лесу. Красноярск: 1973. С. 236-277.
- Селочник Н.Н. О причинах усыхания дубрав. – Состояние дубрав лесостепи. М.: Наука. 1989. С. 48-54.
- Селочник Н.Н. Лесопатологическое состояние дубрав лесостепи // Лесоведение. 1999. № 1. С. 60-67.
- Смирнов А.В. Изменение компонентов лесной растительности юга Средней Сибири под воздействием антропогенных факторов. – автореф. докт. дисс. Красноярск: 1970.
- Софронов М.А., Швиденко А.З., Голдаммер И.Г., Волокитина А.В. Влияние пожаров на баланс углерода в бореальной зоне Северной Евразии: создание информационной базы для моделей // Лесоведение. 2000. № 4. С. 3-8.
- Стародубцева Е.А., Лихацкий Ю.П., Трегубов О.В. Динамика лесного покрова на песчаных террасах Воронежского биосферного заповедника. – Восточно-Европейские леса. М.: Наука. 2004. Т. 2. С. 200-236.
- Стороженко В.Г. Разделение лесов по грациям устойчивости: методика и эксперимент. – Проблемы лесной фитопатологии и микологии. М.-Пертрозаводск: Карельский НЦ РАН. 2005. С. 317-329.
- Стороженко В.Г. Устойчивые лесные сообщества. Тула: Изд-во Гриф и К 2007. 190 с.
- Сукачев В.Н. К вопросу об изменении климата и растительности на севере Сибири в послетретичное время // Метеор. вестн. 1922. Т. 32. № 1-4. С. 25-43.
- Сукачев В.Н. Задачи стационарного фитоценологического изучения дубового леса и некоторые общие результаты его // Ученые записки ЛГУ. Сер.биол.наук. вып. 17. № 92. 1949. С. 3-12.
- Сукачев В.Н. Динамика лесных биогеоценозов. – Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука. 1964. С. 458-486.
- Сукачев В.Н. О принципах генетической классификации в биоценологии. – Сукачев В.Н. Избранные труды. Л.: Наука. 1972. С. 214-227.
- Татаринов В.В., Трус М.В., Нечаев А.А. Анализ парцеллярной структуры темнохвойных лесов с целью изучения их возрастной структуры // Лесоведение. 1978. № 1. С. 10-20.
- Уткин А.И. Рецензия «Мозаично-циклическая концепция экосистем». Под ред. Г.Реммерта. Экологические исследования. Т. 85. 1991 // Лесоведение. 1992. № 5. С.74-75.
- Уткин А.И., Успенская И.М. Об угнетающем влиянии дуба на ель при её восстановлении в производных дубравах // Лесоведение. 1967. № 1. С. 34-45.
- Фёдоров Н.И. Основные факторы региональных массовых усыханий ели в лесах Восточной Европы. – Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск: 2000. С. 252-291.
- Федоров Н.И., Сарнацкий В.В., Рихтер И.Э., Раптунович Е.С., Ковбаса И.П., Роговой А.П., Пучило А.В. Особенности массового усыхания ели в лесах Беларуси // Лесоведение. 1998. № 6. С. 12-23.
- Фурьев В.В. Роль пожаров в процессе лесообразования. Новосибирск: Наука. 1996. 253 с.

- Фураев В.В., Гирс Г.Н., Фураев Е.А. Интенсивность прогрева прикамбийных тканей сосны обыкновенной при низовых пожарах // Лесоведение. 1976. № 1. С. 82-87.
- Фураев В.В., Киреев Д.М. Изучение послепожарной динамики лесов на ландшафтной основе. Новосибирск: Наука. 1979. 160 с.
- Фураев В.В., Злобина Л.П., Фураев Е.А., Цыкалов А.Г. Зональные и ландшафтные особенности послепожарной смены пород в лесах Средней Сибири // Лесоведение. 2001. № 6. С. 14-21.
- Фураев В.В., Плешиков Ф.И., Злобина Л.П., Фураев Е.А. Трансформация структуры и экологических функций лесов Средней Сибири под воздействием пожаров // Лесоведение. 2004. № 6. С. 50-57.
- Цветков П.А., Прокушкин С.Г., Сорокин Н.Д., Каверзина Л.Н., Сорокина О.А., Цветкова Г.М. Биологические свойства почв на горячих и ход роста после пожарного возобновления в северотаёжных лиственничниках Средней Сибири // Лесоведение. 1998. № 6. С. 24-32.
- Черненькова Т.В., Кабиров Р.Р., Механикова Е.В., Степанов А.М., Гусарова А.Ю. Демутация растительности после остановки медеплавильного комбината // Лесоведение. 2001. № 6. С. 31-37.
- Чижов Б.Е., Санникова Н.С. Пожароустойчивость растений травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов Зауралья // Лесоведение. 1978. № 5. С. 67-77.
- Чистякова А.А. Возрастная мозаичность восточноевропейских широколиственных лесов // Лесоведение. 1996. № 4. С. 29-38.
- Чураков Б.П. Фитопатогенные грибы дубовых лесов. – Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск: 2000. С. 292-316.
- Шахова О.В. Влияние поверхностного осушения и последующей рубки древостоя на изменение травяно-мохового покрова // Лесоведение. 1975. № 1. С. 42-48.
- Шешуков М.А., Брусова Е.В., Позднякова В.В. Современные пожарные режимы в лесах Дальнего Востока // Лесоведение. 2008. № 4. С. 3-9.
- Широков А.И. Сукцессионные процессы в растительном покрове неморально-бореальных лесов на сутлинистых субстратах (на примере южно-таёжных лесов Нижегородского Заволжья. – Восточно-Европейские леса. М.: Наука. 2004. С. 118-125.
- Шишкин А.С., Иванова Г.А. Влияние пожаров на продуктивность лесных охотничьих угодий на севере Сибири // Лесоведение. 1998. № 6. С. 33-41.

## Глава 10. КЛАССИФИКАЦИЯ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Стремление к ориентации в многообразии природы леса возникло из практической необходимости разумной организации лесного хозяйства. И промышленная эксплуатация леса, и его последующее восстановление, и дальнейшее ведение хозяйства требовали «устройства» лесных территорий, их дифференциации в соответствии с «натурой». До недавнего времени решение проблем лесной типологии имело не только научное, но и прикладное значение, прежде всего для лесоустройства – каждый выдел в лесу имел «паспорт» с указанием типа леса, к которому он принадлежал. Лесохозяйственные мероприятия разрабатывались с учётом лесотипологического разнообразия лесов. Препятствием была разобщённость лесотипологов в прежнем СССР, существование нескольких школ и направлений.

Основой лесотипологических исследований сторонников школы В.Н. Сукачева остаются принципы и методология изучения типов леса, убедительно сформулированные и очень доходчиво изложенные в его работах (Сукачёв, Зонн, Мотовилов, 1957; Сукачев, Зонн, 1961).

Рассматривая тип леса как тип лесных биогеоценозов, В.Н. Сукачёв считал, что их классификация должна строиться на биогеоценологических принципах, но полагал, что это – «дело будущего». При разработке такой классификации, по его мнению, следует исходить из степени сходства в биогеоценозах процессов превращения веществ и энергии, причём классификационная система будет тем естественнее, чем полнее будут изучены эти процессы. Типы леса – элементарные таксоны. Уровни следующих порядков – группы типов биогеоценозов, классы типов, биогеоценозотические формации, группы формаций и, наконец, тип биогеоценозотического покрова.

Более обстоятельно эта проблема была рассмотрена Н.В. Дылисом (1964). Исходя из недостаточности информации об интенсивности и направлении материально-энергетического обмена в биогеоценозах Земли, он предложил использовать для построения биогеоценозотических классификаций ряд косвенных признаков биогеоценозотического обмена, внешне хорошо выраженных и тесно связанных с главным биогеоценозотическим процессом. Среди этих признаков – радиальная мощность биогеоценозотического слоя, продолжительность и ритмика

биогеоценотического обмена, теплообмен, влагообмен, запасы живого вещества, характер органической продукции, скорость и специфика его разложения, режимы восходящих и нисходящих токов в почве, дыхание почвы, аэрация и её режим, тепловой режим почвы и т.д.

Особо важное значение Н.В. Дылис придавал ритмике биогеоценотического обмена и считал, что этот показатель должен использоваться на всех уровнях биогеоценотической классификации. Например, по этому признаку тип биогеоценотического покрова (высшая классификационная единица) подразделяется на два подтипа: 1) леса с равномерно непрерывным в годичном цикле биогеоценотическим метаболизмом и 2) леса, в которых этот метаболизм прерывист из-за пауз в поступлении влаги. К первому подтипу относятся леса постоянно влажных и хорошо прогреваемых экваториальных и тропических регионов, ко второму – все остальные леса, поскольку они испытывают продолжительные перерывы в поступлении осадков. На основе особенностей ритмики осуществляется дальнейшая дифференциация лесных ценозов. Так, например, в пределах второго подтипа четко различаются две группы классов. В одной спад биогеоценотического метаболизма обусловлен периодическим прекращением притока влаги, во второй – сменой теплого периода года холодным. Каждая группа делится на классы. Применительно к территории Евразии можно говорить о группе, состоящей из трёх классов: северные лесотундровые, северо-таёжные и высокогорные лесные биогеоценозы, таёжные биогеоценозы и широколиственные биогеоценозы. Класс таёжных биогеоценозов представлен группами формаций вечнозелёной темнохвойной тайги и летнезелёной тайги. К первой группе принадлежат формации плакорной вечнозелёной тайги, вечнозеленой тайги на более или менее выраженных склонах световой экспозиции в долинах рек, вечнозеленой тайги на более или менее выраженных склонах теневой экспозиции в долинах рек, заболоченных лесов, таёжных лесов на карбонатных породах, пойменной тайги. В пределах формации дифференциацию биогеоценотического покрова, по мнению Н.В. Дылиса, следует связывать с доминирующим видом породного состава древостоев (на уровне родов или видов); таким образом формация вечнозелёной тайги делится на группы еловых, сосновых, пихтовых и других лесов.

Несколькими годами позднее А.И. Уткин и Н.В. Дылис (1967) опубликовали статью, в которой принципы построения биогеоценотической классификации были сформулированы более детально, а их реальное воплощение было показано на примере классификации широколиственно-еловых и еловых лесов подзоны широколиственно-еловых лесов и зоны смешанных лесов. По мнению авторов, «в идеале

биогеоценотическая классификация должна отражать интегрирующее взаимодействие между всеми компонентами биогеоценоза как системы, выражаемое масштабом, ритмом, формой и другими сторонами материально-энергетического обмена. Желательно, чтобы обмен веществом и энергией как биогеоценоза в целом, так и между отдельными его компонентами был оценен в однородных единицах (например, в энергетических в единицах времени). Биогеоценотическая классификация должна базироваться на большой и разнообразной информации, касающейся как биологических, так и химических и физических связей между компонентами биогеоценозов, а также баланса в превращении вещества и энергии внутри конкретных биогеоценозов и между отдельными биогеоценозами» (С. 3–4). Система таксономических категорий в этой классификации была следующей:

1. Тип лесной биогеосферы – от других подразделений биогеосферы отличается «специфическим лесным типом биогеоценотического обмена, большой радиальной мощностью и высокой горизонтальной плотностью слоя активного биогеоценотического обмена, причём в сложении этого слоя в основном участвуют автотрофные организмы» (с. 5).

2. Подтип лесной биогеосферы.

3. Порядок лесных биогеоценозов – выделяются по продолжительности хода активного биогеоценотического обмена в годовом цикле.

4. Союз лесных биогеоценозов.

5. Группа классов лесных биогеоценозов.

6. Подгруппа классов лесных биогеоценозов.

7. Класс лесных биогеоценозов.

8. Подкласс лесных биогеоценозов.

9. Отряд лесных биогеоценологических формаций.

9. Группа биогеоценологических формаций.

10. Лесная биогеоценологическая формация.

11. Свита лесных биогеоценозов.

12. Цикл лесных биогеоценозов.

13. Группа типов лесных биогеоценозов.

14. Тип лесного биогеоценоза.

Спускаясь «сверху вниз», от более крупных категорий к менее крупным, авторы опирались на различные показатели биогеоценологического обмена. Признавая, что такая схема может показаться излишне громоздкой, они высказали мнение, что в типологических исследованиях классификации будут начинаться со ступени «группа лесных биогеоценологических формаций». При выделении групп и типов биогеоценозов использован традиционные принципы так называемой «доминан-



тной» классификации. Уже тогда предложенная классификация вызвала ряд критических замечаний, в том числе – упрёк в «декларативности» и в «отсутствии хотя бы минимально обозримых количественных величин» (Зонн и др., 1969).

В 1977 г. в журнале «Лесоведение» была опубликована итогово-программная статья тех же авторов (Дылис, Уткин) «Лесная биогеоценология (достижения и перспективы)». В разделе, посвященном типологии леса, говорилось: «Если рассматривать лес как природное единство живых и косных компонентов, то есть как биокосную систему, то естественно, что классификация, или типология разнообразия лесов должна строиться как классификация таких систем и на основе таксономических признаков, присущих этим единствам, а не на свойствах отдельных его составляющих. Такой базой классификации... должна быть типология геохимической работы биогеоценологических систем, или типология биогеоценологического процесса в лесу» (с. 24).

С.А. Ильинская (1980) предложила использовать при региональных исследованиях в качестве биохорологических единиц «ландшафтные комплексы типов леса». По её мнению, классификация А.И. Уткина и Н.В. Дылиса «не учитывает соотношение типологического и регионального начал»; более плодотворным является выделение зонально-провинциальных и территориальных комплексов типов леса как особых таксономических единиц. Географической основой комплексов могут быть геохоры различного объёма. Ландшафтным комплексом типов леса автор называет пространственную совокупность типов леса, характерную для определённого вида ландшафтов. Эта концепция была реализована при проектировании природного заказника «Верхняя Москва-река». Понятие «ландшафт» в своих исследованиях используют лесотипологи Карелии, но поскольку тип ландшафта ими понимается относительно широко, то в пределах одного ландшафтного типа может быть несколько типов леса, а один тип леса может встречаться в ландшафтах разных типов (Волков, 2008; и др.).

Стремясь найти приемлемую позицию для объединения различных лесотипологических школ и направлений, существовавших в СССР, в 1982 г. на третьем рабочем совещании секции лесной типологии в Архангельске и в 1983 г. на Всесоюзной лесотипологической конференции во Львове я предложил следующее определение: *Тип леса – это совокупность лесных биогеоценозов, существующих в пределах одного типа лесорастительных условий* (Рысин, 1985). *Тип лесных биогеоценозов объединяет биогеоценозы, сходные по всем основным показателям (растительности, животному миру, климатическим и*

*почвенным условиям, мико- и микробиоте*). К одному и тому же типу леса предлагается относить и коренной тип лесных биогеоценозов, и неопределенное число производных типов, которые могут отличаться друг от друга породным составом древостоев, структурой и рядом других признаков, но с общими «корнями» – одним и тем же типом лесорастительных условий и единым направлением естественного развития лесных биогеоценозов, представляя собой различные этапы восстановительного или деградационного процесса. Тип лесного биогеоценоза является субэлементарной таксономической единицей в лесной типологии, в то время как основной единицей является тип леса.

Такой подход позволяет объединить позиции лесотипологов разных школ и направлений. В зависимости от поставленных целей типы лесных биогеоценозов можно классифицировать или по породному составу древостоев и прочим признакам растительного покрова, или по условиям местообитания, или по положению в лесообразовательном процессе. Каждый из множества выделенных типов биогеоценозов, связанных с одним и тем же типом лесорастительных условий, занимает определенное место в многомерной матрице типа леса. Типы биогеоценозов являются различными формами существования типа леса в природе. Название коренного типа биогеоценозов в сочетании с кратким определением типа лесорастительных условий дает название типа леса. Для того, чтобы охарактеризовать тип леса, надо сначала выявить типы лесных биогеоценозов, а затем постараться выяснить их генетическое родство, основываясь на общности лесорастительных условий.

С.В. Зонн выступил с критикой этих предложений, полагая, что они означают отход от позиций В.Н. Сукачева. Их недостатком он считал то, что «устраняются различия в понятиях «типа лесного биогеоценоза» В.Н. Сукачева и «типа леса» П.С. Погребняка» (Зонн, 1987, с. 207). Но что плохого в стремлении согласовать позиции, которые ранее считались непримиримыми? Научная теория не должна быть догмой, а развиваться и совершенствоваться на основе новой информации. Более полувека разделяют первые и последние работы В.Н. Сукачева в области лесной типологии. За этот длительный период его взгляды по многим вопросам существенно изменились, и эта эволюция была естественной и закономерной. Более развернутой стала трактовка понятия «фитоценоз», от фитоценологии В.Н. Сукачев пришел к биогеоценологии. Он положительно оценил новый подход к пониманию и изучению горизонтальной структуры лесных биогеоценозов, предложенный Н.В. Дылисом (1969), согласившись с тем, что исследование парцеллярного строения лесных биогеоценозов позволяет выявить и

показать взаимосвязанность пестроты и мозаичности биогеоценологических компонентов.

Следует сказать, что идея основывать классификацию на условиях местообитания далеко не нова и существовала в лесной типологии с самого начала её оформления в лесоведении. А.Ф. Рудзский (1906) в «Руководстве к устройству русских лесов» предложил выделять и классифицировать насаждения, основываясь на характере условий местопроизрастания. Позднее С.Ф. Бергер (1901), выступая на заседании Московского лесного общества, поддержал эту точку зрения, противопоставив её принятому большинством лесостроителей правилу классифицировать леса по господству пород.

Г.Ф. Морозов (1904), возглавив «Лесной журнал», опубликовал статью, содержащую конспективное изложение основ лесной типологии; по его мнению, в основу дифференциации лесов должны быть положены почвенно-грунтовые условия. В последующих работах он писал, что классификация должна основываться на всех факторах, которые определяют лесоводственные свойства насаждений. Эти свойства зависят от особенностей лесообразующей породы, а также от климатических и почвенно-грунтовых условий. В каждом районе следует установить типы рельефа и соотнести с ними лесные массивы. Последние, в свою очередь, следует подразделить по почвенно-грунтовым условиям на типы насаждений, среди которых в зависимости от степени вмешательства человека различаются типы основные и временные.

А.А. Крюденер (1914) опубликовал «Таблицу главных типов почвогрунтов и типичных почвенно-грунтовых условий», которая в значительной степени стала предшественницей известной схемы, получившей название «эдафической сетки Алексеева-Погребняка». Более подробно роль почвенно-грунтовых условий в формировании типов насаждений им изложена в монографии «Основы классификации типов насаждений и их народнохозяйственное значение в обиходе страны» (Крюденер, 1916). По существу топологическим был подход А.Каяндера, основанный на характере растительности нижних ярусов – автор исходил из того, что поскольку господство той или иной породы часто определяется случайными причинами, следует ориентироваться на биологическую однородность местообитаний, индицируемую определенным типом напочвенного покрова (Рысин, 1982).

Положительную сторону своего предложения я видел в том, что оно создавало основу для консолидации лесотипологов. В нашей стране в прошлом столетии было несколько направлений, которые в основу типизации леса ставили лесорастительные условия. Прежде всего,

таким направлением было «лесоводственное (украинское)», взявшее свое начало в ранних работах Г.Ф. Морозова, когда он рассматривал тип насаждений как совокупность насаждений, объединенных в одну большую группу условий местопроизрастания или почвенно-грунто-вых условий. Важными вехами на пути формирования этого направления стали работы Е.В. Алексева (1915, 1927, 1928). В предложенной им классификационной схеме выделялись основные группы типов леса «по суходолу»: боры – на песках, суборы – на песках и супесях, груды – на суглинках, дубравы – на чернозёмах и «по мокрому» – ольшаники и багны. Позднее эта схема трансформировалась в «эдафическую сетку» Алексева-Погребняка и стала базисом лесоводственной типологии (Воробьев, 1953; Остапенко, 1967; Погребняк, 1955; и др.). Е.С. Мигунова (1994) прообраз этой сетки увидела в таблице производительности лесных почв, опубликованной в 1835 г. в «Лесном журнале» «частным лесничим» Г.Гаффельдером.

Большой популярностью пользуется «генетическое» направление в лесной типологии. В его теоретическом обосновании и развитии главную роль сыграл Б.П. Колесников. Однако сам он всегда подчеркивал, что источником основных положений этого направления послужили работы Б.А. Ивашкевича, внесшего в типологические исследования идею динамизма. По Ивашкевичу, тип леса характеризуется условиями произрастания, господствующей древесной породой и характером развития древостоя. Б.П. Колесников предложил ввести понятие лесообразовательного процесса как совокупности всех явлений возникновения, развития, разрушения и смены лесных насаждений, сопровождающих развитие лесного покрова, указав при этом, что «лесообразовательный процесс имеет стадийный характер и складывается из циклично-спирального чередования взаимосвязанных, но качественно различных по лесорастительному эффекту стадий, циклов, этапов, фаз, периодов и эпох, как разного ранга последовательных звеньев формирования и эволюции растительного покрова» (Колесников, 1958, с. 115). Поскольку лесообразовательный процесс протекает в пределах определенного участка территории, то ведущим лесообразовательным фактором следует признать среду; её наиболее важные признаки и нужно учитывать в первую очередь при выделении и диагностике основных классификационных единиц. Тип насаждений, по Б.П. Колесникову, объединяет участки леса, принадлежащие к одноименным стадиям возрастных или восстановительных смен и однородные по комплексу лесорастительных условий (климатических, почвенных, гидрологических), по составу древесных пород, по другим ярусам растительности и фауне и по взаимоотношениям растений со средой, а следовательно,

требующие при одинаковых климатических условиях однородных лесохозяйственных мероприятий (Колесников, 1956).

Проблема лесообразовательного процесса дискуссионна. Ряд авторов понимает его как односторонне направленное «прогрессивное движение». Иную точку зрения высказывает Ю.И. Манько (2004): «Лесообразовательный процесс представляет сложную мозаику смен, происходящих в лесном покрове и отражающих различные этапы его эволюции. Он складывается из частных лесообразовательных процессов, каждый из которых свойствен определенному типу леса с характерными для него стадиями возрастных и восстановительных смен, с присущими ему особенностями биогеоэкологических процессов, устойчивостью, параметрами продукционного процесса и темпами прохождения тех или иных стадий» (с. 8). Автор решительно высказался против предложения (Семечкин, 1991) включить тип лесообразовательного процесса в систему таксономических единиц лесной типологии и считать его «хозяйственным ориентиром»

Как разновидность генетического направления в лесной типологии можно рассматривать «экогенетическую» концепцию В.Н. Смагина (1965, 1973); он определяет тип леса как динамический комплекс или взаимообусловленное единство лесного сообщества и лесорастительных условий, закономерно повторяющийся в пределах соответствующего зонально-провинциального участка земной поверхности. В.Н. Смагин (1950) предложил оригинальную классификационную схему типов леса южной тайги, содержащую элементы генетического подхода. В основе этой схемы лежала система эдафо-фитоценологических рядов В.Н. Сукачёва, на которой были размещены (в соответствии со свойственными им лесорастительными условиями) основные типы леса – коренные и производные; последние были показаны с помощью концентрических окружностей, тогда как коренные типы находились в центрах.

С идеей «географо-генетического подхода» к построению лесотипологических классификаций недавно выступил Е.П. Смолоногов с соавторами (2004). Эта позиция близка той, что была одобрена Секцией лесной типологии Научного совета по проблемам леса. Тип леса рассматривается как совокупность лесных биогеоценозов с древостоями разного возраста в пределах одного типа лесорастительных условий. Однако нужно, чтобы во всех случаях была одна лесообразующая порода. Если этих пород несколько, то нужно говорить о соответствующем числе типов леса.

И.С. Мелехов (1968 и др.) считал, что термин «динамическая типология» более приемлем; его определение типа леса – это динамическая

система на биогеоценозном (экосистемном) уровне с общими особенностями лесорастительных условий. С типами леса тесно связаны типы вырубок – совокупности участков сплошной рубки, однородные по комплексу лесорастительных условий, характеризующиеся определенным напочвенным покровом, почвенно-гидрологическим и микробиологическим режимами, определяющими общие тенденции изменения лесорастительных условий и лесовосстановительного процесса.

Как можно видеть, в перечисленных направлениях при типизации лесного разнообразия на первое место ставится тип местообитания – определенная совокупность лесорастительных условий и, в первую очередь, почвенно-грунтовых.

Этот критерий особенно важен там, где леса сильно нарушены человеком, а также там, где лесная растительность лишена каких-либо эдификаторов и доминантов. О.Г. Чертов (1978), обращая внимание на исключительную трудность классификации влажных тропических лесов в связи со сложностью их флористического состава, видит необходимость «искать возможности разделения массивов тропического леса по условиям местообитания (типам лесных земель), для чего необходимы данные о влиянии факторов местообитания на лесную растительность» (с. 3). В предложенной им схеме дифференциации влажных тропических лесов Вьетнама критериями служат породы (карбонатные и силикатные), степень дренированности (слабо дренированные, дренированные, сильно дренированные), гранулометрический состав (глины, суглинки, супеси и пески, скелетные почвы).

А.Н. Громцев (1990 и др.) в классификации лесов средней тайги на территории Карелии опирается на ландшафтную основу, поскольку ныне существующие леса этого региона сильно изменены, отличаются от коренных и представляют собой различные стадии эндоэкодинамических сукцессий.

Д.И. Назимова (1995) предложила использовать для классификации лесных экосистем их климатическую ординацию; преимущество такого подхода она видит в том, что ординация «выявляет реальную меру дискретности и непрерывности в лесном покрове» (с. 71).

Все эти, на первый взгляд, разные позиции объединяет одна идея – у классификации лесов должна быть прочная основа, не зависящая от случайных внешних факторов, связанных с хозяйственной деятельностью человека; ею должна быть классификация лесорастительных условий, тесно связанная с ландшафтами характеризуемой территории.

Период увлечения математизацией естественных наук проявился и в лесной типологии. В 1975 г. в Риге состоялось «рабочее совещание по вопросам использования математических методов и ЭВМ в лесной

типологии». Участники совещания приняли резолюцию, в которой все существующие классификации лесов объявлялись «несовершенными». «Математизация – прогрессивный путь ближайшего развития лесной типологии, её неотложная задача. Только она способна перевести лесную типологию с описательно-констатирующей стадии развития на объяснительно-аналитическую, расширить возможности построения объективных прогнозов о лесах будущего; включить типологическую информацию в общий поток информации о лесах и лесных ресурсах...; придать типу леса значение одной из исходных единиц будущего лесного кадастра страны» (Уткин, 1975). Намерение участников совещания «осовременить» лесную типологию, устранить расхождения между региональными лесотипологическими школами и направлениями было понятно, но требования к описанию типов леса были столь сложными, что далее резолюции дело не пошло.

Примером отрицательного результата излишнего увлечения математизацией в лесной типологии может служить опубликованная на следующий (после совещания) год статья литовского лесотиполога С.П. Каразия (1976), в которой он, на основании предложенных им коэффициентов сходства между биогеоценозами, отказывается от ряда выделенных ранее типов сосновых лесов, в том числе – лещиновых, дубняковых и липняковых (то есть, от целой группы типов, существование которых давно общепризнано). Все разнообразие сосновых лесов Южной Прибалтики автор сводит к пяти типам – соснякам лишайниковому, брусничному, бруснично-черничному, черничному и кисличному. Очевидно, что такое «упрощение» типологического разнообразия нецелесообразно даже с хозяйственной точки зрения.

Почти столетие назад в «Руководстве к исследованию типов леса» В.Н.Сукачёв писал: «Для лесоустроителя была бы полезна таблица типов в виде определителя, исчерпывающая состав типов того района, для которого она предназначается. Однако ныне такой таблицы еще совершенно нельзя дать, так как типы у нас установлены далеко не все и многие не выделены. В каком положении был бы флорист, если бы он пытался определить растения в местности с флорой 600–700 видов по определителю, где описана была бы какая-нибудь сотня видов? А лучший определитель нельзя было бы сейчас составить для типов леса, хотя бы даже для одной европейской части СССР. Сначала надо установить возможно исчерпывающе типы лесов, а затем давать их классификацию в Инструкцию» (Сукачев, 1972, с. 114.).

Очевидно, В.Н. Сукачёв имел в виду то, что мы теперь называем **региональным кадастром** – «основной информационный документ

о типах леса региона, предназначенный для их идентификации при лесоустройстве, проведении лесохозяйственных мероприятий и научных исследований, для составления определителей, разработки или уточнения классификаций типов леса, сравнительного анализа географически замещающих типов леса и типологической структуры лесов разных регионов» (Гельтман, Ловчий, 1990, с. 5).

Идея составления региональных типологических кадастров была предложена на рабочем заседании Секции лесной типологии Научного совета по проблемам леса АН СССР в 1982 г. и на Всесоюзной лесотипологической конференции во Львове в 1983 г. (Рысин, 1985); в решении конференции эта проблема была определена как одно из основных направлений дальнейшей совместной работы. Но типологический кадастр может быть не только региональным, но и формационным, составленным для той или иной формации. Разница в том, что если региональный кадастр может быть составлен как для типов леса, так и для типов лесных биогеоценозов, то формационный кадастр охватывает только типы лесных биогеоценозов, поскольку в этом случае связующей основой является лесообразующая порода.

«Первопроходцем» в разработке формационных кадастров лесных ценозов является В.А. Поварницын. Им были составлены монографические сводки типов леса для лесов сибирской и даурской лиственниц, сибирской ели, сибирской пихты, сосны кедровой сибирской (Поварницын, 1941, 1944, 1949, 1956, 1963).

Поскольку в момент широкого обсуждения проблемы создания лесотипологических кадастров «вплотную» подошли в Белоруссии, Секция лесной типологии Научного совета РАН по проблемам леса поручила подготовить проект «Основных положений по составлению региональных кадастров типов леса» белорусскому лесотипологу В.С. Гельтману, что и было сделано им совместно с Н.Ф. Ловчим (Гельтман, Ловчий, 1990). В этой республике в течение многих лет под руководством И.Д. Юркевича шла работа по последовательному описанию типов леса в рамках отдельных формаций или отдельных регионов. В результате были опубликованы написанные с единых теоретических и методологических позиций «Сосновые леса Белоруссии» (Юркевич, Ловчий, 1984), «Типы и ассоциации ясеневых лесов» (Юркевич, Адерихо, 1973), «Типы и ассоциации черноольховых лесов» (Юркевич, Гельтман, Ловчий, 1968), «Типы и ассоциации еловых лесов» (Юркевич, Голод, Парфенов, 1971), «Леса Белорусского Полесья» (Юркевич, Ловчий, Гельтман, 1977), «Березовые леса Беларуси: типы, ассоциации, сезонное развитие и продуктивность» (Юркевич, Гельтман, Ловчий и др., 1992), «Грабовые леса Белоруссии» (Юркевич, Тютюнов,



1985), «Липняки Белоруссии: типы, ассоциации, лесохозяйственное значение» (Юркевич, Адерихо, Дольский, 1988). Во всех названных книгах – стандартная структура. С позиций белорусской лесотипологической школы выделяются типы леса. Для каждого типа указывается его географическое распространение в пределах республики, в общих чертах характеризуются растительность (видовой состав, встречаемость отдельных видов, постоянство, проективное покрытие и др.) и почвы (приводятся данные гранулометрического и химического анализов) и перечень ассоциаций, выделенных в пределах типа. Для каждой ассоциации сообщаются таксационные данные. Вот как, например, выглядит перечень таксонов липовых лесов (фрагмент):

1. Липняк кисличный на ровных, слегка повышенных формах рельефа с дерново-подзолистыми контактно-оглеенными и дерново-подзолисто-глееватыми супесчаными и суглинистыми почвами (реже – песчаными с прослойками суглинков), хорошо дренированными.

2. Липняк снытевый на ровных, несколько пониженных местах с дерново-подзолистыми и дерново-подзолисто-глееватыми, относительно хорошо дренированными почвами, с уровнем грунтовых вод ниже 2 м.

3. Липняк ясенниковый на ровных и полого склоновых участках плато с дерново-подзолистыми контактно-оглеенными и глееватыми супесчаными и песчаными с прослойками суглинков почвами, с уровнем грунтовых вод на глубине менее 2 м.

4. Липняк крапивный по понижениям с дерново-подзолистыми глееватыми и перегнойно-глеевыми супесчаными и песчаными с прослойками суглинка почвами вблизи ложбин с водотоками, в условиях значительного проточного увлажнения, с близким (около метра) уровнем грунтовых вод.

5. Липняк папоротниковый (кочедыжниковый) по пониженным местам с небольшим уклоном в сторону низинных болот на дерново-подзолистых глееватых почвах, супесчаных, подстилаемых на глубине 1 м легким суглинком.

6. Липняк черничный по нижним частям склонов и небольшим западинам с дерново-подзолистыми глееватыми супесчаными и песчаными почвами.

В пределах каждого типа леса выделено по несколько ассоциаций (в нашем понимании – типов лесных биогеоценозов), для каждой из которых приводятся таксационные характеристики древостоев. К сожалению, выделенные таксоны не делятся на коренные (условно-коренные) и производные и вполне возможно, что некоторые типы леса станут в будущем ельниками; значительное присутствие в составе древостоев ряда ассоциаций ели является убедительным свидетельством

в пользу того, что коренным здесь был еловый лес. Таковы, например, ассоциации «липняк елово-зеленчуково-кисличный», «липняк елово-дубово-зеленчуко-кисличный», «липняк елово-ясенево-осоково-снытевый», «липняк елово-дубово-зеленчуко-ясенниковый» и др. Вполне вероятно, что часть ныне существующих липовых лесов имеет вторичное происхождение.

Хорошим примером основы для составления регионального лесотипологического кадастра может служить практическое руководство «Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области» (Колесников, Зубарева, Смолоногов, 1974). Разработана очень четкая схема. Территория области делится на природные области: Уральскую горно-лесную, Западно-Сибирскую равнинную лесную и Восточно-Европейскую равнинную лесную. Области, в свою очередь, подразделяются на провинции, а последние – на лесорастительные округа. В пределах округа выделение типов леса осуществляется в соответствии с дифференциацией лесорастительных условий. Вначале выделяются высотные классы типов лесорастительных условий, затем группы типов (по режиму увлажнения и крупным формам рельефа) и, наконец, типы – по элементам рельефа и характеру почв. К типам лесорастительных условий «привязываются» типы леса – коренные (условно-коренные), устойчиво-, длительно- и короткопроизводные и вырубки. Для коренных (условно-коренных) типов леса указываются породный состав и структура древостоя, бонитет, запас, характер лесовозобновления, подлеска, травяно-кустарничкового яруса и живого напочвенного покрова. Тип лесорастительных условий имеет цифровой индекс, тип леса – буквенный шифр. Приводим фрагмент этой развернутой схемы:

Область – Уральская горно-лесная

Провинция – Североуральская среднегорная.

Округ – северотаежный.

Высотный класс лесорастительных типов – среднегорный, 500–750 м.

Группа лесорастительных типов – свежие, периодически суховатые; водоразделы и прилегающие части верхних склонов.

Тип лесорастительных условий – плоские и выпуклые участки водоразделов с мелкими бурами горнолесными каменистыми почвами. Индекс – 211.

Типы леса – сосняк нагорный (С.нг.), лиственничник нагорный (Л.нг.), ельник нагорный (Е.нг.), кедровник нагорный (К.нг.).

Характеристика растительности коренных (условно-коренных) типов леса дана для стадий спелости и перестойности.

Разработанный В.С. Гельтманом и Н.Ф. Ловчим Проект «Основные положений по составлению региональных кадастров типа леса»,

в короткий срок был подготовлен и представлен на очередном заседании Секции лесной типологии (Харьков, 1985). Членами Секции был составлен и издан сборник «Региональные кадастры типов леса» (1990). В Днепропетровске с успехом прошла конференция «Лесная типология в кадастровой оценке лесных ресурсов» (1991). К сожалению, распад Советского Союза прекратил деятельность Секции, в том числе и коллективную разработку проблемы лесотипологических кадастров.

В Институте лесоведения РАН эта работа была продолжена. Только что опубликована монография «Леса Подмосковья» (Рысин, 2012), написанная по материалам многолетних маршрутных исследований. Результаты полевых наблюдений неоднократно публиковались в сборниках «Леса Восточного Подмосковья» (1979), «Леса Западного Подмосковья» (1982), «Леса Южного Подмосковья» (1985) и «Леса Северного Подмосковья» (Речан и др. 1993). Две монографии были опубликованы С.Ф. Курнаевым (1968, 1980). Одновременно проводились стационарные исследования, позволившие в течение длительного времени наблюдать за динамикой биогеоценозов различных типов и провести ряд экспериментов. В монографии «Леса Подмосковья» накопленные материалы не только обобщены, но и изложены с единых методологических позиций.

Вот фрагмент лесотипологического спектра территории Подмосковья, который может быть основой кадастра типов леса и типов лесных биогеоценозов этого региона:

**Тип леса** – Ельник с липой волосистоосоковый на выпуклых элементах рельефа моренной равнины с дерново-слабоподзолистыми суглинистыми хорошо дренированными почвами на покровных суглинках.

**Условно коренной тип биогеоценозов** – *Ельник с липой волосистоосоковый*. По характеру растительности можно предполагать, что леса этого типа близки коренным, но таковыми их назвать нельзя потому что, судя по возрасту древостоев, они сформировались на землях, по всей вероятности, бывших сельскохозяйственными угодьями.

***Производные типы биогеоценозов:***

Ельник волосистоосоковый.

Сосняк лещиновый волосистоосоковый.

Липняк (с елью) волосистоосоковый.

Дубняк (с елью) лещиновый волосистоосоковый.

Березняк волосистоосоковый.

Дубняк полевицевый.

Березняк полевицевый.

Два первых типа – старые культуры, растительность которых приблизилась к естественной; три следующих – результат вырубки ели,

они сформировались на лесосеках, о чем свидетельствуют остатки древостоев предыдущего поколения (старые ели или частично сохранившийся еловый подрост); два последних типа имеют послепастьбищное происхождение.

В другом «измерении» строится формационный кадастр типов биогеоценозов; в этом случае объединяющим началом становится древесная порода определенного вида (например, сосна обыкновенная – *Pinus sylvestris*) или нескольких близких видов (например, ели – *Picea abies* и *P. obovata*). Нами опубликованы пять монографий, посвященных биологическому разнообразию хвойных лесов: «Еловые леса России» (Рысин, Савельева, 2002), «Сосновые леса России» (Рысин, Савельева, 2009), «Лиственничные леса России» (Рысин, 2010), «Кедровые леса России» (Рысин, 2011) и «Пихтовые леса России» (Рысин, Манько, Бебия, 2012).

Вот фрагмент перечня групп типов сосновых биогеоценозов для формационного кадастра территории Европейской части России (Рысин, Савельева, 2008):

1. Сосняки каменистые (6 типов). Эти леса часто встречаются на Кольском полуострове и в Карелии на выходах коренных кристаллических пород, почти полностью лишённых покрова рыхлых отложений (Громцев, 2000). В этих экстремальных условиях может расти только сосна, образуя разреженные древостои крайне низкой продуктивности (бонитет У-Уа классов), но зато не имея конкурентов.

2. Сосняки лишайниковые (9 типов)

3. Сосняки зеленомошные (8 типов).

4. Сосняки брусничные (6 типов)

5. Сосняки плауновые (1 тип). Леса этой группы имеют очень ограниченное распространение и изучены очень слабо. Мы наблюдали их в условиях карстового рельефа на территории Мещёрской низменности. Характерные черты – почти чистые сосновые древостои средней продуктивности (бонитет 111 класса), обилие плаунов в составе травяно-кустарничкового яруса и сплошной покров с преобладанием зелёных мхов. В составе возобновления есть и ель, но она не сменит сосну из-за высокой сухости местообитаний.

6. Сосняки вересковые (6 типов). Возможно, что имеют послепожарное происхождение, формируясь на месте уничтоженных пожарами сосняков лишайниковых, брусничных и черничных.

7. Сосняки вороничные (1тип).

8. Сосняки черничные (13 типов)

9. Сосняки багульниковые (2 типа).

10. Сосняки голубичные (2 типа).
11. Сосняки долгомошные (7 типов).
12. Сосняки сфагновые (8 типов).
13. Сосняки травяно-сфагновые (7 типов)
14. Сосняки орляковые (3 типа).
15. Сосняки сложные.

Подгруппа – Сосняки с липой (5 типов)

Подгруппа – Сосняки с дубом (4 типа)

Отличительная черта этой группы – наличие самостоятельного яруса или значительная примесь к сосне широколиственных пород – липы, дуба, клена остролистного, ясеня, граба; в подлеске – лещина, рябина и другие кустарники. Распространены, главным образом, в подзоне хвойно-широколиственных лесов и в зонах широколиственных лесов и лесостепи. Из этого следует, что границы ареала сложных сосняков определяются, в первую очередь, климатическими, а уже на их фоне – эдафическими факторами. Происхождение и будущее этой группы сосновых лесов до сих пор остается дискуссионным. Как уже отмечено выше, есть все основания полагать, что в перспективе сложные сосняки почти повсеместно сменяются широколиственными лесами (Рысин, 1969).

16. Сосняки меловые (их типологическая классификация пока не разработана) – связаны с выходами карбонатных пород (мел, мергель, известняк, доломиты). За последнее время значительно сократили занимаемые ими площади в результате рубок и выпаса скота. Фактически не осталось участков «меловых боров», которые можно было бы считать «эталонными».

Аналогичные перечни типов биогеоценозов сосновых лесов составлены и для других регионов России: Урала и Приуралья, Западной Сибири, Южной Сибири, Восточной Сибири, Дальнего Востока.

При составлении перечней типов биогеоценозов и региональных, и формационных кадастров были использованы не только данные собственных многолетних экспедиционных исследований, но и имеющиеся литературные источники. Надо сказать, что это – довольно сложная задача, во-первых, из-за различий в методических подходах разных авторов, а во-вторых, из-за частого отсутствия достаточно полных фактических данных по растительности и почвам, что особенно характерно для большинства публикаций последних десятилетий.

Как сохранять ценогическое разнообразие лесов и что именно надо сохранять, если принимать во внимание, с одной стороны, бесконечное разнообразие лесного покрова, обусловленное не только природными

факторами, но и многовековым антропогенным воздействием, а с другой – его непрерывную изменчивость во времени, опять-таки определяемую комплексом факторов? Полагаю, что особо охраняемые должны быть так называемые «эталонные» участки леса, представляющие собой если не коренные, то, по крайней мере, условно коренные типы леса, в наибольшей степени приблизившиеся к состоянию подвижного равновесия (Рысин, 1979; Рысин, Савельева, 1980). На территории Московской области нами с помощью Московского областного управления лесного хозяйства в 70-х годах прошлого столетия была создана система заповедных участков (такая категория предусматривалась ранее существовавшим Лесным кодексом), на которой сохранялись именно такие участки леса (Рысин, Савельева, 1985). В ряде случаев в этих участках были заложены постоянные пробные площади для проведения многолетних мониторинговых наблюдений. Благодаря тому, что эта система была утверждена специальным Постановлением Совета Министров РСФСР, она сохраняется и в настоящее время.

Лесотипологические исследования продолжают в разных регионах России, но несомненными «минусами» настоящего времени являются, с одной стороны, отсутствие прежней «социальной заинтересованности и востребованности», а с другой – нарушившиеся контакты лесотипологов. Нужно восстановить сотрудничество, но сделать это сейчас крайне трудно. Но даже, если лесная типология по меньшей мере в ближайшие десятилетия практикой не будет востребована, бесспорно сохранится научное значение лесотипологических исследований.

## Литература

- Алексеев Е.В. Типы насаждений и их отношение к бонитетам и хозяйственным классам при лесоустройстве // Лесной журн. 1915. Вып. 1-2. С. 6-20.
- Алексеев Е.В. Об основных понятиях лесоводственной типологии. Киев: 1927. 24 с.
- Алексеев Е.В. Типы Украинского леса. Правобережье. 2-е издание. Киев: 1928. 119 с.
- Волков А.Д. Типы леса Карелии. Петрозаводск: 2008. 180 с.
- Воробьев Д.С. Типы леса европейской части СССР. Киев: Изд-во АН УССР. 1953. 450 с.
- Гельтман В.С., Ловчий Н.Ф. Основные положения по составлению региональных кадастров. – Региональные кадастры типов леса. М.: Наука. 1990. С. 5-17.
- Громцев А.Н. Антропогенные сукцессии лесных биогеоценозов в средне-таёжных ландшафтах Карелии // Лесоведение. 1990. № 5. С. 3-12.

- Дылис Н.В. Принципы построения классификации лесных биогеоценозов. – Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука. 1964. С. 487-500.
- Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука. 1969. 55 с.
- Дылис Н.В., Уткин А.И. Лесная типология (достижения и перспективы) // Лесоведение. 1977. № 5. С. 19-26.
- Зонн С.В., Сапожников А.П., Мусорок Г.Г. Некоторые аспекты изучения почв как компонентов лесных биогеоценозов на примере Дальневосточного Приморья // Лесоведение. 1969. № 3. С. 3-16,
- Ильинская С.А. Ландшафтные комплексы типов леса // Лесоведение. 1980. № 4. С. 20-28.
- Каразия С.П. Типологическая классификация лесных биогеоценозов Южной Прибалтики // Лесоведение. 1976. № 3. С. 3-11.
- Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1956. 263 с.
- Колесников Б.П. Состояние советской лесной типологии и проблемы генетической классификации лесов // Изв. СО АН СССР. 1958. № 4. С. 113-124.
- Крюденер А.А. Таблица главных типов почвогрунтов и типичных почвенно-грунтовых условий // Лесной журн. 1914. Вып. 5. С. 811-812.
- Крюденер А.А. Основы классификации типов насаждений и их народнохозяйственное значение в обиходе страны. Пг.: 1916-1917. 318 с.
- Курнаев С.Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М.: Наука. 1968. 354 с.
- Курнаев С.Ф. Теневые широколиственные леса Русской равнины и Урала. М.: Наука. 1980. 315 с.
- Леса Восточного Подмосковья. М.: Наука. 1979.
- Леса Западного Подмосковья. М.: Наука. 1982.
- Леса Южного Подмосковья. М.: Наука. 1985.
- Лесная типология в кадастровой оценке лесных ресурсов. Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского гос. ун-та. 1991.
- Манько Ю.И. Лесообразовательный процесс и классификация лесной растительности // Лесоведение. 2004. № 5. С. 3-9.
- Мелехов И.С. Динамическая типология леса // Лесное хоз-во . 1968. № 3. С. 15-20.
- Мигунова Е.С. Первая эдафическая сетка Г. Гаффельдера // Лесоведение. 1994. № 2. С. 85-88.
- Морозов Г.Ф. О типах насаждений и их значении в лесоводстве // Лесной журн. 1904. Вып. 1. С. 6-25.
- Назимова Д.И. Климатическая ординация лесных экосистем как основа их классификации // Лесоведение. 1995. № 4. С. 63-73.
- Остапенко Б.Ф. Лесная типология и биогеоценология // Тр. Харьков. СХИ. 1967. Т. 63. С. 22-29.
- Поварницын В.А. Типы лесов сибирской лиственницы СССР // Тр. Сибир. ЛТИ. 1941. С. 17-51.
- Поварницын В.А. Кедровые леса СССР. Красноярск: 1944. 220 с.
- Поварницын В.А. Леса даурской лиственницы СССР // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1949. № 3. С. 53-67.
- Поварницын В.А. Леса из сибирской пихты в СССР. – Академику В.Н.Сукачёву к 75-летию со дня рождения. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1956. С. 408-424.

- Поварницын В.А. Типы лесов сибирской ели СССР //Науч. тр. лесохоз. фак. УкрСХА 1963. Т. 31. № 10. С. 88-97.
- Погребняк П.С. Основы лесной типологии. 2-е издание. Киев: Изд-во АН УССР. 1955.456 с.
- Региональные кадастры типов леса. М.: Наука. 1990. 140 с.
- Речан С.П., Абатуров А.В., Мальшева Т.В., Меланхолин П.Н. Леса Северного Подмосквья. М.: Наука. 1993. 316 с.
- Рудзский А.Ф. Руководство к устройству русских лесов. СПб.: изд. 3-е. 1906. 483 с.
- Рысин Л.П. Лесная типология в СССР. М.: Наука. 1982. 217 с.
- Рысин Л.П. Современные проблемы лесной типологии. – Современные проблемы лесной типологии. М.: Наука. 1985. С. 11-14.
- Рысин Л.П. Лиственный лес России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. 344 с.
- Рысин Л.П. Кедровые леса России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2011. 240 с.
- Рысин Л.П. Леса Подмосквья. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2012. 256 с.
- Рысин Л.П., Манько Ю.И., Бебия С.М. Пихтовые леса России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2012. 197 с.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. Еловые леса России. М.: Наука. 2002. 336 с.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. Кадастры типов леса и типов лесных биогеоценозов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2007. 144 с.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. Сосновые леса России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 290 с.
- Семечкин И.В. Лесообразовательный процесс как хозяйственный ориентир. – Теория лесообразовательного процесса. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР. 1991. С. 145-147.
- Смагин В.Н. Опыт построения классификационной схемы типов леса южной подзоны тайги // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1950. Т. 55. Вып. 3. С. 86-89.
- Смагин В.Н. Леса бассейна р. Усури. М.: Наука. 1965. 271 с.
- Смагин В.Н. Актуальные проблемы лесной типологии. – Вопросы лесоведения. Красноярск: 1973. Т. 2. С. 15-26.
- Смолоногов Е.П., Алесенков Ю.М., Поздеев Е.Г. Географо-генетический подход к построению лесотипологических классификаций // Лесоведение. 2004. № 5. С. 76-82.
- Сукачѳв В.Н. Руководство к исследованию типов леса – Сукачѳв В.Н. Избранные труды. Л.: Наука. 1962. Т. 1. С. 15-141.
- Сукачѳв В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. – М.: Изд-во АН СССР. 1961. 104 с.
- Сукачѳв В.Н., Зонн С.В., Моговилов Г.П. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР. 1957. 115 с.
- Уткин А.И. Рабочее совещание по вопросам использования математических методов и ЭВМ в лесной типологии // Лесоведение. 1975. № 6. С.80-84.
- Уткин А.И., Дылис Н.В. Принципы построения биогеоценотической классификации // Лесоведение. 1968. № 3. С. 3-16.
- Чертов О.Г. О классификации лесных земель влажного тропического пояса Вьетнама //Лесоведение. 1978. № 3. С. 3-10.



- Юркевич И.Д., Адериho В.С. Типы и ассоциации ясеневых лесов. Минск: Наука и техника. 1973. 255 с.
- Юркевич И.Д., Адериho В.С., Дольский В.Л. Липняки Белоруссии: типы, ассоциации, лесохозяйственное значение. Минск: Наука и техника. 1988. 174 с.
- Юркевич И.Д., Гельтман В.С., Ловчий Н.Ф. Типы и ассоциации черноольховых лесов. Минск: Наука и техника. 1968. 376 с.
- Юркевич И.Д., Гельтман В.С. Ловчий Н.Ф. и др. Березовые леса Беларуси: типы, ассоциации, сезонное развитие и продуктивность. Минск: Наука і тэхніка. 1985. 183 с.
- Юркевич И.Д., Голод Д.С., Парфенов В.И. Типы и ассоциации еловых лесов. Минск: 1971. 351 с.
- Юркевич И.Д., Ловчий Н.Ф. Сосновые леса Белоруссии. Минск: Наука и техника. 1984. 176 с.
- Юркевич И.Д., Ловчий Н.Ф., Гельтман В.С. Леса Белорусского Полесья. Минск: Наука и техника. 1977. 287 с.
- Юркевич И.Д., Тютюнов А.З. Грабовые леса Белоруссии. Минск: Наука и техника. 1985.

## Заключение

Пятьдесят лет назад В.Н. Сукачев опубликовал статью, в которой он еще раз сформулировал задачи лесной биогеоценологии и которая до сих пор остаётся «руководством к действию». Он писал: «Наш долг развивать морозовское учение о лесе, то есть дальше разрабатывать теорию лесной биогеоценологии». Жизнь лесного биогеоценоза зависит прежде всего от свойств всех компонентов леса. Их познание должно быть первой задачей биогеоценологического изучения лесов. Основными направлениями исследований должны быть:

1. Изучение входящих в состав лесного биогеоценоза растений и прежде всего древостоя. Сюда относятся:

– систематика растений, причем особого внимания заслуживают популяции,

– морфология надземных и подземных органов растений, их физиологических и биологических свойств, выявление состава жизненных форм растений, образующих данный фитоценоз;

– роль растений в сложении растительного покрова в сезонной динамике,

– взаимоотношения растений между собой, в том числе и биохимические,

– структура фитоценозов, в том числе синузидальное сложение.

2. Изучение других компонентов лесных биогеоценозов:

– атмосфера лесного биогеоценоза,

– почва и гидрологические условия лесного биогеоценоза,

– фауна позвоночных и беспозвоночных (видовой состав, физиологические, экологические и биологические особенности отдельных видов); особое внимание должно быть обращено на почвенную фауну и на виды, полезные и вредные для леса,

– микробное население почвы и воздуха (видовой состав, физиологические, экологические и биологические особенности), микориза и микотрофное питание отдельных древесных пород.

3. Изучение взаимодействий всех этих компонентов между собой и обмена веществом и энергией между ними и соседними биогеоценозами.

4. Разработка классификации лесных биогеоценозов, тесно связанной с учением о типах леса.

Я старался следовать этой схеме, используя данные, опубликованные за время после появления статьи В.Н. Сукачева и «Основ лесной биогеоценологии», и сознательно ограничившись только отечественной литературой для того, чтобы не увеличивать объём книги. Накопленная информация огромна и разнообразна. Исследования продолжаются, но они нуждаются в той координации, которая была прежде, когда успешно действовал академический Научный совет по биогеоценологии, существовала программа, объединявшая десятки научных учреждений и сотни учёных.

Работа над проблемами, сформулированными основоположником биогеоценологии В.Н. Сукачёвым, должна быть продолжена. Нужно накапливать данные, закрывать «пробелы». В то же время необходимы критический анализ и обобщение того, чем мы уже располагаем. В частности, пришло время для подготовки монографий по биогеоценологии отдельных формаций, например, «Биогеоценология лесов сосны обыкновенной», «Биогеоценология лесов дуба черешчатого» и т.д. Дальнейшее развитие должны получить экспериментальные биогеоценологические исследования, а для этого нужно сохранять уже существующие стационары и создавать новые.

Лесная биогеоценология должна занять место среди основных научных направлений.