Документ подписан простой электронной подписью
Информация о владельце:
ФИО: Комин Андрей Эдуардович
Должность: ректор
Дата подписания: 30.10.2023 17:32:26
Уникальный программный ключ:
f6c6d686f0c899fdf76a1ed8b448452ab8cac6fb1af6547b6d40cdf1bdc60ae2

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
ФГБОУ ВО Приморская государственная сельскохозяйственная академия
Институт лесного и лесопаркового хозяйства



А.Н. Гриднев, Н.В. Гриднева

ОСНОВЫ ЛЕСНОЙ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ

Учебное пособие для обучающихся по направлению подготовки – 35.04.01 Лесное дело

Издание 2-е, дополненное и переработанное

Электронное издание

Уссурийск, 2021

УДК 630.182

Гриднев, А.Н. Основы лесной биогеоценологии: учебное пособие для обучающихся по направлению подготовки – 35.04.01 Лесное дело / А.Н. Гриднев, Н.В. Гриднева. – Изд-е 2-е перераб. и доп. - Уссурийск: ПГСХА, 2021. - 213 с..

Пособие раскрывает основные понятия, цели и задачи лесной биогеоценологии, изучающей связи и взаимодействия абиотических и биотических компонентов в лесных экосистемах. Обобщен материал, отражающий как классические положения, так и современные научные достижения в области лесной биогеоценологии.

Рецензенты:

Г.В. Гуков, док. с.-х. наук, профессор кафедры лесоводства;

Розломий Н.Г, канд. биол. наук, доцент кафедры лесной таксации,

лесоустройства и охотоведения.

Предназначено для обучающихся по направлению подготовки - 35.04.01 Лесное дело.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Дальний Восток - крупнейший лесной регион России. В состав Дальневосточного федерального округа (ДФО) входят 9 субъектов федерации – Приморский край; Хабаровский край; Камчатский край; Амурская область; Магаданская область; Сахалинская область; Республика Саха (Якутия); Еврейская автономная область и Чукотский автономный округ.

В лесном фонде Дальневосточного региона площадь насаждений основных лесообразующих пород по состоянию на 01.01.2003 г. определена в 222,6 млн га, что составляет 44,9 % общей его площади; 63,0 % площади лесных земель и 80,9 % площади покрытых лесной растительностью земель. Около 1/5 площади последней категории (52,5 млн га) занимают разного рода кустарники.

Преобладают в лесном фонде ДФО хвойные леса, занимающие 86,2 % лесопокрытой площади и 69,8 % площади покрытых лесной растительностью земель, а среди хвойных — лиственничники, на которые приходится около 3/4 площади, покрытой лесом и 84,8% площади хвойных. Лиственничные насаждения преобладают в 6 субъектах РФ: в Республике Саха (Якутия), Хабаровском крае, Амурской, Сахалинской, Магаданской областях, Чукотском АО. На сосновые и темнохвойные леса приходится, соответственно 5,2 и 6,4% площади, занятой лесообразующими породами. Присутствие ельников существенно в Приморском и Хабаровском краях, Сахалинской области, а сосняков - в Республике Саха (Якутия) и Амурской области. Кедровники занимают всего 1,5 % лесопокрытой площади ДВО, произрастая в четырех субъектах РФ. Они наиболее распространены в Приморском крае, где так же, как в Хабаровском крае и Еврейской АО, сформированы кедром корейским. В Республике Саха (Якутия) они представлены насаждениями кедра сибирского [30].

Насаждения с преобладанием твердолиственных пород, на которые в регионе приходится 5,6 % лесопокрытой площади, широко распространены в

Приморском крае, южной части Хабаровского края, в Еврейской АО, где они представлены в основном широколиственными лесами. На более северных территориях - это чаще формация каменноберезовых лесов. Так, в Камчатском крае каменноберезняки занимают 31,1 % площади покрытых лесной растительностью земель.

Мягколиственные леса, занимающие 7,8 % покрытой лесом площади, произрастают во всех территориях, но их распространение особо значительно в Амурской области, Еврейской АО, Хабаровском и Приморском краях, где они являются вторичными лесами, возникшими на местах рубок и пожаров в хвойно-широколиственных, хвойных и широколиственных лесах.

Ресурсы древесины в регионе составляют более 20 млрд $м^3$, из которых на спелые и перестойные насаждения приходится 11,9 млрд $м^3$. Запас спелых и перестойных древостоев хвойных лесов оценивается в 10,1 млрд $м^3$. В Республике Саха (Якутия) находится 43,4 % общего запаса древесины. Далее, в порядке убывания ресурсов (в %), идут: Хабаровский край (25,0), Амурская область (9,9), Приморский край (9,3), Камчатский край (5,9), Сахалинская область (3,1), Магаданская область (2,1), Еврейская АО (0,9), Чукотский АО (0,4). Более половины (52,3 %) запаса спелых и перестойных хвойных древостоев ДФО расположено в Республике Саха (Якутия); на Хабаровский край приходится 27,0, Амурскую область - 8,8, Приморский край - 5,4 % и на другие административные территории - 6,5 %.

Характер растительности такого обширного региона складывается под влиянием, в первую очередь, зональных факторов, определяющих условия формирования и смены ее основных типов в зависимости от географической широты, например, тундр и лесотундр на севере и хвойно-широколиственных и широколиственных лесов на юге. Но влияние Тихого океана и горный характер строения поверхности суши усиливают влияние зональных факторов, и в пределах ниши широтного пояса могут создаваться разные типы растительного покрова.

Системное изучение экологии лесов Дальнего Востока началось с 50-х годов прошлого века. Важным итогом экологических исследований являются также нормативы выделения защитных лесов и запретных лесных полос вдоль водотоков на территории Дальнего Востока. Экологические исследования в системе ДальНИИЛХа проводили: В.А. Афанасьев, А.П. Клинцов, А.С. Жильцов, Б.С. Петропавловский, О.С. Попов, В.А. Морин, Д.Ф. Ефремов, А.П. Сапожников, И.И. Котляров, М.Р. Широкова, Е.С. Зархина. Из эколого-фитоценотических работ, выполненных на Дальнем Востоке, следует назвать публикации Н.Г. Кабанова (1937-1943), К.П. Соловьева (1935, 1951), А.Я. Орлова (1955), В.Н. Васильева (1937), Н.В. Дылиса и П.Б. Виппера (1983), Ю.И. Манько (1987). Большое внимание исследователи уделяли сложным многопородным кедрово-широколиственным лесам - В.Б. Сочава (1946), В.Н. Смагин (1965), К.П. Соловьев (1969), Е.Д. Солодухин (1965), С.Н. Моисеенко (1963) [30].

В настоящее время лесное хозяйство и лесная наука Дальнего Востока, в связи с социально-экономическими преобразованиями в России, вступает в новый исторический период развития. Важнейшей проблемой этого периода является разработка системы комплексного природопользования на принципах устойчивого развития, опираясь на современное представление о лесе как о системе - биогеоценозе.

ВВЕДЕНИЕ

Лесная растительность Дальнего Востока оказывает огромное влияние на биосферу, выполняя самые различные защитные функции. Между тем в результате хозяйственной деятельности человека состояние лесов постоянно ухудшается, а занятые ими площади быстро сокращаются. Из всех типов растительности леса в регионе занимают самую большую площадь, выполняя многообразные биосферные функции: климатозащитную, почвозащитную, водоохранную и многие другие. Леса поддерживают и биологическое разнообразие, обеспечивая существование специфических видов растений, животных, грибов и микроорганизмов. В то же время дальневосточные леса играют огромную роль и в хозяйственной деятельности человека, являясь источником древесины и недревесных ресурсов (лекарственные растений, промысловые животные и т. д.).

Основоположник учения о лесе Г.Ф. Морозов [21], следуя своему учителю В.В. Докучаеву, неоднократно отмечал, что: «Лес - явление географическое». От условий местопроизрастания (экологических факторов) зависит и состав всех жизненных форм леса (деревьев, кустарников, лиан, трав и т.д.). Но среди этих совокупностей лес, накапливающий огромную надземную и подземную биологическую массу, имеет наиболее влиятельное значение для человека и его условий жизни на планете, т.е. лес во многом определяет биосферный метаболизм между Землей и космосом.

Рациональная эксплуатация лесных ресурсов, их сохранение и повышение продуктивности невозможны без глубокого и всестороннего знания природы всех компонентов, составляющих единое целое – лес. В связи с этим сформировалась особая область биологической науки, изучающая лесные экосистемы в комплексе, и получившая название «лесной биогеоценологии» [23,27].

Биогеоценология - это наука об особых группировках живых и косных природных компонентов, взаимодействующих друг с другом и образующих сложные комплексы [9], которые В.Н. Сукачев [31] назвал биогеоценозами.

Лесная биогеоценология – это комплексная наука, которая для реализации своих целей и задач требует участия в исследованиях специалистов разного профиля: лесоводов, геоботаников, почвоведов, зоологов, метеорологов и др. Благодаря их усилиям к настоящему времени выяснены многие аспекты и механизмы функциональной и структурной организации лесных биогеоценотических систем, установлены закономерности круговоротов веществ и энергии в пространстве и времени [6].

Биогеоценолог – ученый, изучающий взаимосвязанные и взаимодействующие комплексы живой и косной природы — биогеоценозы и их планетарную совокупность — биогеосферу [12].

Цель настоящего учебного пособия: дать сжатое представление, прежде всего магистрам, о лесной биогеоценологии как базовой основы для научных исследований лесных экосистем Дальнего Востока.

1 КРАТКАЯ ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ

Биогеоценология, как самостоятельная наука возникла в начале 20 столетия. Но зачатки следует искать гораздо раньше. Для этого надо обратиться к истории развития естественной науки, истории экологических идей. Эти науки — науки о природе, развивались непрерывно, но неравномерно на протяжении всей своей истории [12,28].

Первый этап - примитивные знания, накопление фактического материала. О том, что разные виды животных связаны с определенными условиями, что их численность зависит от урожая семян и плодов, наверняка знали древние охотники уже 100-150 тыс. лет назад. О зависимости растений от внешних условий хорошо знали и первые земледельцы за много веков до новой эры (10-15 тыс. лет назад).

Севооборот сельскохозяйственных культур применяли в Египте, Китае и Индии 5 тысячелетий назад. В древнеиндийских сказаниях «Махабхарата» (VI-II вв. до н.э.; сведения о повадках и образе жизни 50 животных), в рукописных книгах Китая и Вавилона (сроки посева и сбора диких и культурных растений, способы обработки земли, виды птиц и зверей).

Второй этап — продолжение накопления фактического материала античными учеными, средневековый застой. Древняя Греция: Гераклит – 530-470 лет до н.э., Гиппократ – 460-370 лет до н.э. и Аристотель – 380-320 лет до н.э. Аристотель создал Ликей (школу) и при нем сад. В «Истории животных» он описал более 500 видов животных, классифицируя их по образу жизни, а его ученик, друг и преемник Теофраст (Парацельз, он же Тиртам, 370-280 лет до н.э.) описал 500 видов растений.

Теофраст сделал ботанику самостоятельной наукой, отделив ее от зоологии. Потому его и называют отцом ботаники. Самыми главными работами разностороннего ученого и философа стали "Исследования о ботанике" в 9 книгах: 1 кн. — о частях и морфологии растений, 2 кн. — уход за садовыми

деревьями, 3 кн. — описание лесных деревьев, 4 кн. — описание заморских растений и их болезней, 5 кн. — о лесе и его пользе, 6 кн. — о кустарниках и цветах, 7 кн. — об огородных растениях и уходе за ними, 8 кн. — о злаках, бобовых и о полеводстве, 9 кн. — о лекарственных травах [12].

Древний Рим: Плиний старший (23-79 лет н.э.) в своей многотомной "Философии природы" многие явления природы рассматривал с подлинно экологических позиции.

В средние века в Европе произошел откат человеческой мысли далеко назад, церковь в течение нескольких веков явилась тормозом развития всех естественных наук. Связь строения организмов со средой всецело приписывалась воле бога. Научные сведения содержатся в единичных работах и имеют прикладной характер: заключаются в описании целебных трав, культивируемых растений и животных. Известные ученые этого периода: Разес (850-923 гг), Авиценна (980-1037 гг). Но уже в позднее средневековье стали появляться новые веяния в науке — зачатки экологии. Альберт Великий (Альберт фон Больштедт – 1193-1280 гг.) в трудах о растениях придает большое значение условиям произрастания, в частности световому фактору — "солнечному теплу", рассматривает причины "зимнего сна". Появилась информация о дальних странах (Марко Поло (ХШ век), Афанасий Никитин (XV век) и его известное "Хождение за три моря").

Третий этап — описание и систематизация колоссального фактического материала после средневекового застоя — начался с великими географическими открытиями XIV и XVI веков и колонизацией новых стран — с эпохой Возрождения. Новая географическая и биологическая информация, полученная в экспедициях, заставила переосмыслить многие религиозные догматы. Чтобы разобраться во всем многообразии форм живых существ, необходимо было создать таксономическую систему и, таким образом, осмыслить это разнообразие. И такое осмысление произошло. В первой половине XVIII века Карл Линней, великий шведский ученый, создатель системы живых организмов

обосновал таксономическую систему животных и растений, которой ботаники пользуются и поныне.

Заслуги этого ученого перед миром столь велики, что на их перечисление не хватит и целой лекции. Его считают реформатором ботаники. Помимо бинарной номенклатуры он разработал терминологию, введя в систематику более 1000 терминов для разных органов растений и их частей.

Известный английский химик Р. Бойль (1627-1691 гг) поставил первый экологический эксперимент по влиянию низкого атмосферного давления на развитие животных, а Ф. Реди экспериментально доказал, что самозарождение сложных животных невозможно. Антони ван Левенгук, изобретший микроскоп, был первым в изучении трофических цепей и регуляции численности организмов.

Большой вклад в развитие экологических представлений в это время внесли российские ученые такие, как М.В. Ломоносов (1711-1765 гг), его сподвижник С.П. Крашенинников (1711-1755 гг), П.С. Паллас (1741-1811 гг), И.И. Лепехин (1740-1802 гг).

М.В. Ломоносов рассматривал влияние среды на организм. В работе «О слоях земных» (1763 г) он писал, что «...напрасно многие думают, что все, что мы видим, сначала создано творцом...».

Четвертый этап ознаменовал начало в становлении экологии. В начале XIX в. выделяются в самостоятельные отрасли экология растений и экология животных. Ученые этого времени анализировали закономерности организмов и среды, взаимоотношения между организмами, приспособляемость и приспособленность.

Профессор Московского университета Карл Францевич Рулье (1814-1858 гг) четко сформулировал мысль о том, что развитие органического мира обусловлено воздействием изменяющейся внешней среды. Считается, что К.Ф. Рулье в своих трудах (160 работ) заложил основы экологии животных, поставил

проблемы адаптации, миграции, изменчивости, ввел понятие "стация". Он ближе всех подошел к эволюционной теории Дарвина, но прожил всего 44 года.

Огромную роль в развитии экологических идей сыграл — основоположник биогеографии и экологии растении немецкий ученый, заложивший основы биогеографии — А. Гумбольдт (1769-1859 гг). Он изучал влияние климата (температурного фактора) на распространение растений. В книге «Идеи географии растений» (1807 г) ввел ряд научных понятий, которые используются экологами и сегодня (экобиоморфа растений, ассоциация видов, формация растительности и др.).

Появились работы, в которых авторы понимают среду обитания, как совокупность действующих экологических факторов. Это важно для развития комплексных наук.

Важнейшей вехой в развитии экологических представлений о природе явился выход знаменитой книги Ч. Дарвина (1809-1882 гг) о происхождении видов путем естественного отбора, жесткой конкуренции.

Это великое открытие в биологии явилось мощным толчком для развития естествознания. У Дарвина было много последователей. Один из них — немецкий зоолог Эрнст Геккель (1834-1919 гг). После выхода в свет учения Ч. Дарвина — в 1866 г. он предложил термин для новой науки — «экология», который впоследствии получил всеобщее признание.

В 1895 г. датский ученый Е. Варминг (1841-1924 гг) ввел термин «экология» в ботанику для обозначения самостоятельной научной дисциплины экологии растений.

Таким образом, общим для периода наивной экологии, продолжавшегося с начала развития цивилизации до 1986 г, является накопление и описание колоссального фактического материала. При этом — отсутствие системного подхода в его анализе [12].

Пятый этап — зарождение биоценологии, доминирование аутэкологических исследований — изучение естественной совокупности видов

и популяций, непрерывно перестраивающихся применительно к изменению условий среды. Одновременно начали проводиться исследования по надорганизменным биосистемам. Этому способствовало формирование концепции биоценозов, как много видовых сообществ.

В 1877 г. немецкий гидробиолог К. Мебиус (1825-1908 гг) на основе изучения устричных банок в Северном море разработал учение о биоценозе, как сообществе организмов, которые через среду обитания теснейшим образом связаны друг с другом.

К. Мебиус первым применил термин «биоценоз». Именно его труд "Устрицы и устричное хозяйство" положил начало биоценологическим — экосистемным, или синэкологическим исследованиям. Параллельно с «логическим направлением в отдельную область обособилось Учение о растительных сообществах (фитосоциология, фитоценология, и далее — геоботаника) и, в какой-то мере, стало опережающим.

В 1910 году на III Ботаническом конгрессе в Брюсселе экология растений разделилась на экологию особей и экологию сообществ. По предложению швейцарского ботаника К. Шретера экология особей была названа аутэкологией (от греч. «autos» — сам и «экология»), а экология сообществ — синэкологией (от греческой приставки «syn», обозначающей «вместе»). Такое деление вскоре было принято и в зооэкологии [12].

В начале XX века — всплеск научной мысли. Развитие комплексных наук. В 1913-1920 гг. повсеместно стали создаваться разные научные общества и школы: ботаников, фитоценологов, гидробиологов, зоологов, и т.д., выпускаться журналы, в ряде университетов начали преподавать экологию. В это же время вышло много монографии и учебных пособий по географии растений, экологии животных и растении.

Выдающуюся роль в развитии биогеоценологических идей сыграли Владимир Васильевич Докучаев (1846-1903 гг) — основоположник научного почвоведения, Георгий Федорович Морозов (1867-1920 гг) — классик

лесоводства [21], и Владимир Иванович Вернадский (1863-1945 гг) — создатель учения о биосфере.

Термин «биосфера» ввела 1875 г. геолог Э. Зюсс. Однако широкое распространение этот термин получил лишь после того, как на исходе 20-х годов нашего века было развито учение о биосфере как об особой оболочке нашей планеты. Создатель этого учения - отечественный естествоиспытатель Владимир Иванович Вернадский (1863-1945 гг).

В.И. Вернадский показал, что биосфера отличается от других сфер Земли тем, что в ее пределах проявляется геологическая деятельность всех живых организмов. Живые организмы, преобразуя солнечную энергию, являются мощной силой, влияющей на геологические процессы. Специфическая черта биосферы как особой оболочки Земли - непрерывно происходящий в ней круговорот веществ, регулируемый деятельностью живых организмов. Так как биосфера получает энергию извне - от Солнца, она является открытой системой.

Начальный этап миграции веществ и энергии в биосфере - преобразование энергии солнечного излучения автотрофными организмами в процессе фотосинтеза. Живые организмы, регулируя круговорот веществ, служат мощным геологическим фактором, преобразующим поверхность нашей планеты.

В структуре биосферы Вернадский различал семь видов вещества:

- живое;
- биогенное (возникшее из живого или подвергшееся переработке);
- косное (абиотическое, образованное вне жизни);
- биокосное (возникшее на стыке живого и неживого; к биокосному, по Вернадскому, относится почва);
- вещество в стадии радиоактивного распада;
- рассеянные атомы;
- вещество космического происхождения.

Выделяют ***пять*** основных функций живого вещества:

1. ***Энергетическая.*** Заключается в поглощении солнечной энергии при фотосинтезе: а химической энергии — путем разложения энергонасыщенных веществ и передаче энергии по пищевой цепи разнородного живого вещества.

2. ***Концентрационная.*** Избирательное накопление в ходе жизнедеятельности определенных видов вещества. Выделяют два типа концентраций химических элементов живым веществом: а) массовое повышение концентраций элементов в среде, насыщенной этим элементов, например, серы и железа много в живом веществе в районах вулканизма; б) специфическую концентрацию того или иного элемента вне зависимости от среды.

3. ***Деструктивная***. Заключается в минерализации необиогенного органического вещества, разложении неживого неорганического вещества, вовлечении образовавшихся веществ в биологический круговорот.

4. ***Средообразующая***. Преобразование физико-химических параметров среды (главным образом за счет необиогенного вещества).

5. ***Транспортная***. Перенос вещества против силы тяжести и в горизонтальном направлении.

Вернадский был сторонником гипотезы ***панспермии***. Методы и подходы кристаллографии Вернадский распространял на вещество живых организмов. Живое вещество развивается в реальном пространстве, которое обладает определённой структурой, симметрией и ***дисимметрией***. Строение вещества соответствует некоему пространству, а их разнообразие свидетельствует о разнообразии пространств. Таким образом, живое и косное не могут иметь общее происхождение, они происходят из разных пространств, извечно находящихся рядом в Космосе. Некоторое время Вернадский связывал особенности пространства живого вещества с его предполагаемым неевклидовым характером, но по неясным причинам отказался от этой трактовки и стал объяснять пространство живого как единство пространства-времени.

В 1926 г. была опубликована книга В.И. Вернадского "Биосфера", в которой впервые показана планетарная роль биосферы как совокупности всех видов живых организмов. Особо важным оказался его постулат о том, что «...на земной поверхности нет химической силы более постоянно действующей, а потому и более могущественной по своим конечным последствиям, чем живые организмы, взятые в целом...». В.И. Вернадский намного опередил свое время.

Открытие биосферы В.И. Вернадским в начале XX столетия принадлежит к величайшим научным открытиям человечества, соизмеримым с теорией видообразования, законом сохранения энергии, общей теорией относительности, открытием наследственного кода у живых организмов и теорией расширяющейся Вселенной. Он доказал, что жизнь на земле, что биосфера — это хорошо отрегулированная за много сотен миллионов лет эволюции общепланетарная вещественно-энергетическая (биогеохимическая) система, обеспечивающая биологический круговорот химических элементов и эволюцию всех живых организмов, включая и человека. Не только составом атмосферы и гидросферы обязаны мы работе биосферы, но и сама земная кора — это продукт биосферы [12].

Совокупность всех биогеоценозов Земли представляет собой большую экологическую систему - биогеосферу. ***Биогеосфера*** - земная геологическая оболочка планеты, которая сформировалась и функционирует при определяющем воздействии живого вещества растений, животных, микроорганизмов. Химическое состояние наружной коры планеты полностью находится под влиянием биологической жизни. Живые организмы своим дыханием, питанием, метаболизмом, своей смертью и разложением, постоянным использованием своего вещества, непрерывной сменой поколений порождают непрерывную миграцию и круговорот химических элементов в геосфере. Жизнь оказывает решающее воздействие на распределение, миграцию, концентрацию и рассеяние химических элементов. Она определяет судьбу углерода, кислорода, фосфора, калия, кальция, магния, стронция, серы,

азота и других элементов. Проявлением деятельной силы жизни являются многокилометровые толщи известняков, угольные месторождения, железные руды, нефть и газ и т.п.

Биогеосфера занимает область концентрации живого вещества - плёнку различной толщины (от нескольких до десятков и сотен метров) и является единственной оболочкой Земли, в которой возможны постоянное нахождение и нормальная деятельность человека. Человечество черпает почти все необходимые ему ресурсы из биогеосферы: воду, кислород, топливо, продовольствие, сырьё для промышленности. Биогеосфера испытывает со стороны человечества разнообразные воздействия, в том числе и разрушительные.

Биогеосферу также иногда называют:

- ***слой сгущений жизни, плёнка жизни*** (В.И. Вернадский);
- ***биогеоценотический покров*** (В.Н. Сукачёв);
- ***витасфера*** (А.Н. Тюрюканов и В.Д. Александрова);
- ***эпигенема*** (Р.И. Аболин);
- ***фитогеосфера*** (Е.М. Лавренко).

Витасфера (от лат. Vita – жизнь и sphaire – шар) – слой биосферы, ограниченная растительным покровом с прилегающим к нему слоем атмосферы и подпочвы. Мощность витасферы на суше достигает сотни метров. Витасфера отличается от понятия "географическая оболочка" (ландшафтная среда), она не включает в себя геосистемы, где жизнь практически отсутствует: лавовые озера, стерильные участки вечных льдов и другие природные ландшафты.

Эпигенема (от греч. epigennema) — биогеоценотическая поверхностная оболочка Земли. По предположению Аболина, формирование эпигенем идёт под влиянием экзогенных процессов, превращающих поверхность Земли в кору выветривания.

Фитогеосфера — геосфера (мощность на суше не превышает 100 м) основного средоточия жизни в биосфере.

Совокупность всех живых организмов нашей планеты образует живое вещество биосферы. Основная масса живых организмов сосредоточена на границе трех геологических оболочек Земли: газообразной (***атмосфера***), жидкой (***гидросфера***) и твердой (***литосфера***). К неживым компонентам относится та часть атмосферы, литосферы и гидросферы, которая связана сложными процессами миграции веществ и энергии с живым веществом биосферы. Границы жизни на планете являются одновременно и границами биосферы. Таким образом, биосфера - часть геологических оболочек Земли, заселенная живыми организмами.

Важным этапом необратимой эволюции биосферы Вернадский считал её переход в стадию ноосферы.

Основные предпосылки возникновения ноосферы:

1) расселение Homo sapiens по всей поверхности планеты и его победа в соревновании с другими биологическими видами;
2) развитие всепланетных систем связи, создание единой для человечества информационной системы;
3) открытие таких новых источников энергии как атомная, после чего деятельность человека становится важной геологической силой;
4) победа демократий и доступ к управлению широких народных масс;
5) все более широкое вовлечение людей в занятия наукой, что также делает человечество геологической силой.

Работам Вернадского был свойствен исторический оптимизм: в необратимом развитии научного знания он видел единственное доказательство существования прогресса [12].

Создав учение о биосфере, В.И. Вернадский способствовал зарождению различных направлений в исследовании взаимодействий и взаимовлияний живых организмов с косными природными телами. Среди них наиболее ярко выделяются четыре направления в исследовании биосферных явлений и процессов.

1. Учение о ландшафтах, развитое Л.С. Бергом.

2. Учение о физико-географической оболочке, разработанное А.А. Григорьевым.

3. Учение о биогеохимии ландшафтов, предложенное Б.Б. Полыновым и развитое В.А. Ковдой.

4. Учение о биогеоценозе (биогеоценология), созданное В.Н. Сукачевым.

Шестой этап — 40-70 гг. XX века, отражает новый — системный, подход к исследованиям природных систем — в основу его положено изучение процессов материально-энергетического обмена. Идет развитие количественных методов и математического моделирования.

Г. Гаузе в начале 40-х годов прошлого столетия указал на важность трофических связей, как основного пути для потоков энергии через природные системы. Вслед за Гаузе, в 1935 г. английский ботаник А. Тенсли ввел понятие экосистемы. Основное достижение А. Тенсли заключается в успешной попытке интегрировать биоценоз с биотопом на уровне новой функциональной единицы — экосистемы. Почти одновременно с А. Тенсли, В.Н. Сукачев в 1942 г, следуя Г.Ф. Морозову, разработал систему понятий о лесном биогеоценозе, как о природной системе, однородной по всем параметрам. Биогеоценоз В.Н. Сукачева — практически полный аналог экосистемы А. Тенсли. Главное в его понятии — общая идея о единстве живой и неживой природы, общности круговорота веществ и превращениях энергии, которые можно выразить через объективные количественные характеристики. В том же 1942 г. американским ученым Р. Линдеманном были изложены основные методы расчета энергетического баланса экологических систем [12].

С этого времени экосистемные исследования являются одними из основных направлений в экологии, а количественные определения функций экосистем и их компонентов (запасы и фракционная структура растительной массы, пулы углерода и др. химических элементов, параметры трофических

цепей, и др.) являются одним из основных методов, дающими возможность прогнозировать и моделировать биологические процессы.

Среди целой плеяды блестящих ученых-натуралистов XIX и XX вв. (В.И. Вернадский, К.К. Гедройц, Б.Б. Полынов, И.П. Бородин, Н.И. Вавилов, Л.С. Берг, И.В. Тюрин, Г.Ф. Морозов, А.А. Григорьев и др.) Владимир Николаевич Сукачев занимает особое место. Е.М. Лавренко и В.Д. Александрова (1975 г.) писали, что «по размаху и, так сказать, накалу научной деятельности» В.Н. Сукачева можно сравнить только с В.В. Докучаевым и Н.И. Вавиловым.

Можно утверждать, что создание биогеоценологии в значительной, если не решающей мере, явилось результатом обобщения широких экспериментальных работ, осуществлявшихся В.Н. Сукачевым [34] при стационарных и экспедиционных исследованиях. Все они в наибольшей степени были направлены на выявление механизмов взаимодействия растений друг с другом, с отдельными компонентами биогеоценоза как особой элементарной природной системы и проводились в течение долгого времени. Биогеоценотические аспекты В.Н. Сукачевым [31] сформулированы в результате глубокого переосмысливания и переоценки исследований по большинству разделов естествознания. Обобщение исследований по количественному выражению взаимодействий всех компонентов в биогеоценозах привело Сукачева к утверждению, что обмен веществом и энергией следует рассматривать как известный результирующий показатель жизнедеятельности каждого в отдельности и находящихся в сопряжении биогеоценозов.

Этот обмен в наибольшей степени в своих свойствах и составе отражают почвы. Почва в своих признаках и свойствах отражает развитие и эволюцию биоценозов. В почвах, как в зеркале, фокусируются и текущие моментальные (динамические), и вековые (эволюционные) изменения биогеоценозов [33]. Введнное им биогеоценологическое понимание почвы оказало огромное

влияние на выявление роли растительности, особенно лесной, в почвообразовании и эволюции почв.

Седьмой этап — со второй половины 20 века до наших дней. Лишь в конце XX произошло осознание того, что деятельность человека часто не только наносит вред окружающей среде, но и угрожает существованию самого человечества. При этом в изменении структуры и динамики экосистем резко возросла роль случайных факторов, нередко приводящих к катастрофам с многочисленными человеческими жертвами. Об этом впервые официально заявлено на Стокгольмской экологической конференции в 1972 г. и этим объясняется повальная экологизация, как самой науки, так и других направлений человеческой деятельности, экологизация всевозможных производств, связанных с потреблением природных ресурсов.

Современный период развития биогеоценологии в мире связан с именами таких крупных зарубежных ученых, как П. Дювиньо и М. Танга, Р. Дажо, Ю. Одум, Дж. М. Андерсен, Э. Пианка, Р. Риклефс, М. Бигон, А. Швейцер, Дж. Харпер, Р. Уиттекер, Н. Борлауг, Т. Миллер, Б. Небел и др. Среди отечественных ученых следует назвать В.Б. Сочавой, Н.В. Дылисом, Б.Б. Полыновым, А.А. Григорьевым, Л.С. Бергом, И.С. Мелеховым, Т.А. Работновым, А.А. Молчановым, Н.И. Базилевичем, Л.Е. Родиным, С.В. Зонном, Ю.П. Бялловичем, А.И. Уткиным, Е.М Лавренко, Л.П. Рысиным, Б.М. Миркиным, В.С. Ипатовым, Б.Н. Нориным, И.П. Герасимова, А.М. Гилярова, В.Г. Горшкова, Ю.А. Израэля, Ю.Н. Куражсковского, К.С. Лосева, Н.Н. Моисеева, Н.П. Наумова, Н.Ф. Реймерса, В.В. Розанова, Ю.М. Свирижева, В.Е. Соколова, В.Д. Федорова, С.С. Шварца, А.В. Яблокова, А.Л. Яншина и др.

2 БИОГЕОЦЕНОЗ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

2.1 Современное определение биогеоценоза

Биогеоценоз, однородный участок земной поверхности с определённым составом живых (биоценоз) и косных (приземный слой атмосферы, солнечная энергия, почва и др.) компонентов, объединённых обменом вещества и энергии в единый природный комплекс. Термин «биогеоценоз» происходит от греческих и латинских слов: ***bios*** - жизнь, ***geo*** - земля, ***coenos*** - сообщество. Его дословный перевод - сообщество организмов на участке земли [20,24,37].

Совокупность биогеоценозов образует биогеоценотический покров Земли, то есть всю биосферу, а отдельные биогеоценозы представляет собой её элементарную единицу.

По В.Н. Сукачеву [33], биогеоценоз - это элементарная ячейка насыщенных организмами слоев биосферы, маркируемая фитоценозом - растительным сообществом. Это эволюционно сложившаяся, относительно пространственно ограниченная, внутренне однородная природная система живых организмов и абиотической среды, и которой происходит постоянный обмен веществом и энергией. Сущность биогеоценоза Сукачев видел в процессе взаимного обмена веществом и энергией между составляющими его компонентами, между ними и окружающей внешней средой, а также между самими биогеоценозами. Однако ученый крайне отрицательно относился к попыткам свести биогеоценологию лишь к проблеме энергетики биогеоценоза. Проблемы биогеоценологии - это проблемы комплексного анализа структуры растительного и животного мира, почвы, выявления трофических уровней, определения биологической продуктивности и др. Хотя В.Н. Сукачев разрабатывал концепцию биогеоценоза как ботаник и фитоценолог, она была принята большинством современных экологов. Важной ее особенностью

является то, что биогеоценоз связывается с определенным участком земной поверхности.

«***Биогеоценоз*** — это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющих свою специфику взаимодействия этих слагаемых ее компонентов и определенный тип обмена веществами и энергией между собой и другими явлениями природы и представляющая, собой внутренне противоречивое единство, находящееся в постоянном движении, развитии» [33].

Исходным понятием при определении биогеоценоза был геоботанический термин «фитоценоз» - растительное сообщество, группировка растений с однородным характером взаимоотношений между ними самими и между ними и средой. Растения (автотрофные организмы) развиваются на вполне конкретном субстрате - почве. Представляющем собой органико-минеральное естественноисторическое природное образование, которое населено микроорганизмами. Еще одним природным компонентом, с которым непосредственно контактируют растения, является атмосфера. Любой фитоценоз всегда населен разнообразными животными (гетеротрофными организмами).

Понятие о биогеоценозе, введенное В.Н. Сукачёвым [33], получило распространение главным образом в русскоязычной литературе. За рубежом, особенно в англоязычных странах, в аналогичном значении используют термины «***экосистема***», «***фация***», «***элементарный ландшафт***», «***микроландшафт***», «***микрокосм***», «***голоцен***», «***биохора***», «***биосистема***», «***экотоп***», «***флизе***», «***сайт***».

Многие сторонники экосистемного подхода на Западе считают термины «биогеоценоз» и «экосистема» — синонимами (Одум, 1975). Действительно, на первый взгляд, оба эти понятия тождественны, но последний более многозначен

и употребляется также по отношению к искусственным комплексам организмов и абиотических компонентов (аквариум, космический корабль) и к отдельным частям биогеоценоза (например, гниющий пень в лесу со всеми населяющими его организмами).

Любой биогеоценоз выделяется только на суше. На море, в океане и вообще в водной среде биогеоценозы не выделяются. Биогеоценоз имеет конкретные границы. Они определяются границами растительного сообщества - фитоценоза. Образно говоря, биогеоценоз существует только в рамках фитоценоза. Там, где нет фитоценоза, нет и биогеоценоза. Понятия экосистема и биогеоценоз совершенно тождественны только для таких природных образований, как, например, лес, луг, болото, поле: лесной биогеоценоз = лесная экосистема; луговой биогеоценоз = луговая экосистема и т.п. Для природных образований, меньших или больших по объему нежели фитоценоз, либо там, где фитоценоз выделить нельзя, применяется только понятие «экосистема». Например, кочка на болоте - экосистема, но не биогеоценоз; текущий ручей - экосистема, но не биогеоценоз. Точно также только экосистемами являются море, тундра, влажный тропический лес и т.п. В тундре, в лесу можно выделить не один фитоценоз, а множество. Это совокупность фитоценозов, представляющих более крупное образование, нежели биогеоценоз [12].

В учебной литературе часто в качестве экосистемы приводится озеро, но в пределах одного озера могут быть выделены несколько биогеоценозов: придонный, прибрежный (земноводный). Или в одном лесном биогеоценозе выделяют экосистемы разных рангов, например, лишайников на камне. Организмы животных — тоже своего рода экосистемы по отношению к паразитирующим на них организмам или симбионтам. А биосфера - это самая большая макроэкосистема, состоящая из колоссального количества самых разных биогеоценозов и самых разных экосистем.

Понятие биогеоценоза как определенного элемента биосферы является ***биохорологическим*** (от греч. chora - место, пространство), в этом отличие

биогеоценоза от экосистемы, поскольку экосистема может быть пространственно как мельче, так и крупнее биогеоценоза.

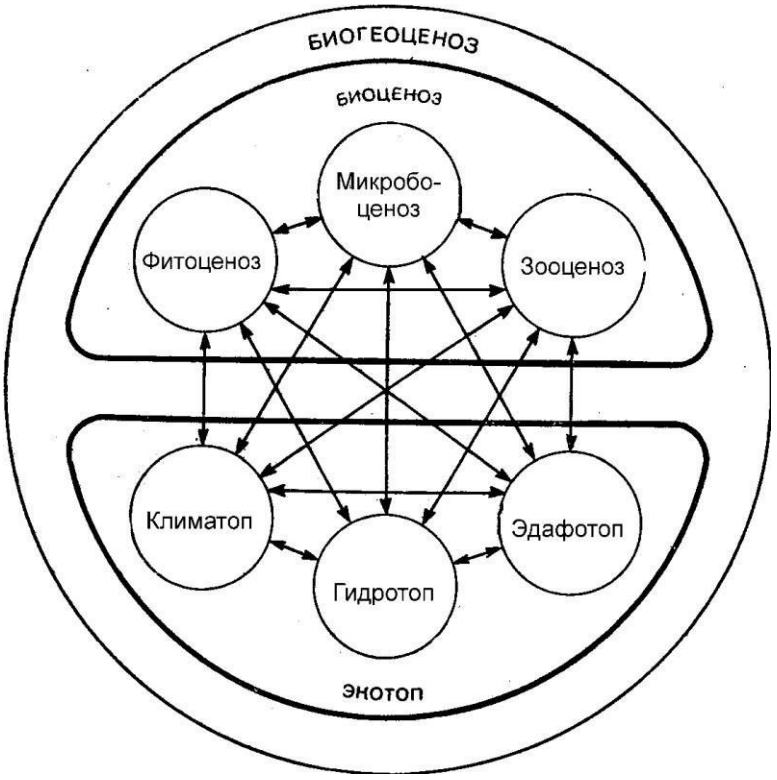
Однако ряд российских ученых не разделяют этого мнения, видя определенные отличия. Понятие экосистемы шире, чем понятие биогеоценоза. Выделяют: ***микроэкосистемы*** (подушка лишайника и т. п.); ***мезоэкосистемы*** (пруд, озеро, степь и др.); ***макроэкосистемы*** (континент, океан) и, наконец, ***глобальную экосистему***; или ***экосферу*** — интеграцию, всех экосистем мира (биосфера Земли).

Биогеоценоз занимает среднее положение между микро- и мезоэкосистемой. Всегда надо помнить: биогеоценоз должен занимать участок однородный по рельефу, подстилающей почвообразующей породе, по свойствам почвы, по глубине и режимам грунтовых вод и должен быть однородным по своей истории. Это должно быть достаточно долговременное сложившееся образование. Растительность на участке должна ясно отличаться от растительности смежных площадей и эти отличия должны быть закономерно повторяющимися и экологически объяснимыми.

Биогеоценоз включает пять основных функционально связанных частей [10,33] (рис.1):

1) ***фитоценоз*** – растительность - растительное сообщество (автотрофные организмы, продуценты);
2) ***зооценоз*** - животное население – животное население (гетеротрофы, консументы);
3) ***микробоценоз*** - различные микроорганизмы, представленные бактериями, грибами, простейшими (***редуценты***);
4) ***климатоп*** – микроклимат – совокупность климатических факторов данной территории (рельеф);
5) ***эдафотоп*** – почва, грунт;
6) ***гидротопом*** – воды.

а)



б)

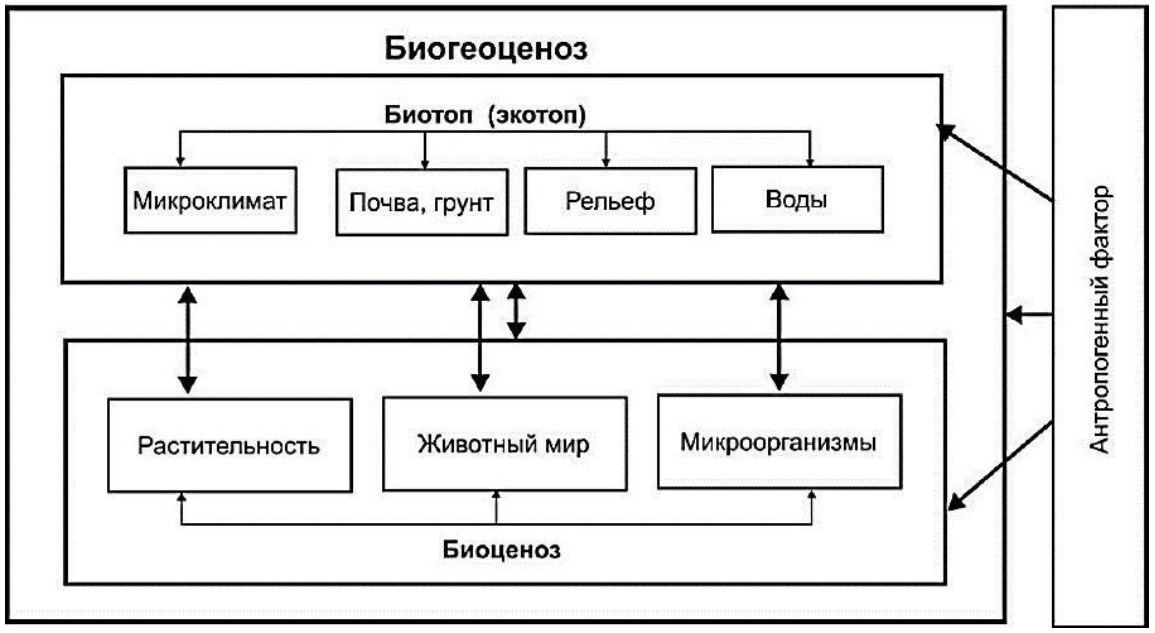


Рисунок 1 – Структура биогеоценоза и схема взаимодействия его компонентов: *а)* – по В. Н. Сукачев [33]; *б*) – по Г.А. Новикову [23]

Живую часть биогеоценоза — фитоценоз, зооценоз и микробоценоз В.Н. Сукачев относил к биоценозу. *Биоценоз* включает продуцентов (главным образом зелёные растения), образующих органическое вещество, а также

консументов (животные) и редуцентов (микроорганизмы), живущих за счет готовых органических веществ и осуществляющих их разложение до простых минеральных компонентов, снова потребляемых растениями.

Биогеоценоз и экосистема - понятия сходные, но не одинаковые. Биогеоценоз следует рассматривать как иерархически элементарную комплексную, т.е. состоящую из биотопа и биоценоза, экосистему. Важно понять, что не каждая экосистема биогеоценоз, но каждый биогеоценоз — экосистема, полностью соответствующая определению Тенсли.

Таким образом, различие между двумя понятиями состоит главным образом в том, что экосистема - образование более общее, безранговое. Это может быть и участок суши или водоема, и прибрежная дюна, и капля прудовой воды, и вся биосфера в целом. Биогеоценоз же ограничен в основном границами фитоценоза. Это некий природный объект, занимающий определенное пространство и отделенный конкретными границами от таких же объектов. Это реальная зона, в которой осуществляется биогенный круговорот.

Совокупность климатопа, эдафотопа и гидротопа представляют собой косную (не живую) часть биогеоценоза, получившую название – ***экотоп*** или ***биотоп***.

2.2 Классификация экологических факторов

Лесная биогеоценология изучает взаимоотношения растений, животных и микроорганизмов друг с другом и средой обитания, а также взаимодействие лесных биогеоценозов между собой и с биогеоценозами других типов растительности. В связи с этим число экологических факторов, которые необходимо учитывать при проведении биогеоценологических исследований, весьма велико. Все они делятся на три типа: абиотические, биотические и антропогенные (антропические) [15]

Абиотический тип включает климатические, эдафические и орографические факторы. *Климатические факторы* - это солнечная радиация, температура и влажность воздуха, атмосферные осадки и движение воздуха; *эдафические* (почвенные) факторы - механический и химический состав, температура, влажность и кислотность почвы, материнская горная порода; *орографические факторы* - высота над уровнем моря, крутизна и экспозиция склона; гидрологические факторы - поверхностные и грунтовые воды.

К ***биотическому*** типу факторов относятся разнообразные влияния, оказываемые растениями, животными и микроорганизмами.

Антропогенный тип факторов представляет собой либо непосредственное влияние человека в процессе хозяйственной деятельности (рубки леса, сбор плодов дикорастущих лесных растений, выпас скота и др.), либо опосредованное влияние через изменение условий среды (выбросы техногенных загрязнителей, внесение удобрений и др.).

Разнообразие в сочетаниях различных экологических факторов приводит к многообразию лесов на планете. Между тем особенности леса определяются не только экологической обстановкой, в которой он находится в настоящее время. Современный облик лесов во многом связан с прошлыми геологическими эпохами. Так, в результате многократных оледенений формировались особые формы рельефа и типы почв, что естественно отразилось и на растительности последующих эпох. Современный период существования биосферы характеризуется резким усилением роли антропогенного фактора в формировании лесной растительности [15]

Формируясь под влиянием разнообразных климатических, эдафических и биотических факторов, лес сам в значительной степени воздействует на эти факторы, создавая свою особую среду обитания - ***фитосреду***.

3 ОСНОВНЫЕ ТИПЫ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Среди многообразия биогеоценозов можно выделить два основных типа – естественный и искусственные.

3.1 Естественные биогеоценозы

Структура и функция естественного биогеоценоза во многом определяются его приуроченностью к географической зоне. Различают биогеоценозы лесные, степные, тундровые, болотные, луговые, полупустынные н пустынные, арктические и антарктические, таежные [12].

Лесные биогеоценозы. Зона лесов в северном полушарии охватывает громадную территорию на материках Северной Америки и Евразии. Здесь они тянутся непрерывной полосой от побережья Тихого до Атлантического океана. В южном полушарии леса занимают небольшие площади на юге Чили и Аргентины, в Новой Зеландии, горных районах Австралии и Тасмании.

В пределах зоны выделяют экосистемы темнохвойных, светлохвойных, смешанных, широколиственных и мелколиственных лесов. Темнохвойные и светлохвойные леса называют тайгой.

Древесная растительность оказывает большое воздействие на окружающую среду и изменяет ее. Густые кроны деревьев задерживают значительную часть солнечных лучей, и поэтому под пологом леса всегда сумрачно, кроны деревьев снижают скорость ветра, и в лесу царит постоянное затишье, влажность воздуха всегда высока, дождевые и талые воды хорошо впитываются рыхлой лесной подстилкой, и поэтому лесная почва хорошо увлажняется. Она же надежно предохраняет почву от пересыхания. Зимой в лесу

снежный покров толще, чем на рядом расположенном луговом участке, поэтому лесная почва промерзает на незначительную глубину.

Леса дают разнообразные условия для обитания животных: они могут питаться хвоей, листьями деревьев, их почками, семенами, корой, древесиной, спадом, корнями, пыльцой н нектаром, стеблями, побегами, листьями травянистых растений и т д. Лес предоставляет множество удобных укрытий и мест для устройства гнезд в кронах деревьев, под корой, под упавшими стволами деревьев, в старых пнях, в почве.

В лесных экосистемах основным потребителем живых частей растений являются лось, заяц-беляк, косуля, серна, зубр, рыжая полевка, в приречных лесах бобр и многие другие. Из них листьями, ягодами, сережками, цветками, хвоей питаются рябчик, глухарь, тетерев (из тетеревиных). Живыми частями растений питается многочисленная армия насекомых, например, гусеницы различных бабочек. Среди них есть и очень опасные вредители, такие, как гусеницы сибирского шелкопряда и непарного шелкопряда.

Довольно разнообразна группа хищных животных. Из крупных млекопитающих сюда относятся волк, бурый медведь. В некоторых районах распространена самая крупная кошка умеренных широт — рысь, а также лисица, горностай, ласка, хорек, еж, крот; землеройка. Наиболее характерными пернатыми хищниками являются совы, филины. ястреба, соколы. Основная их пища — различные птицы и грызуны.

Лесные биогеоценозы отличаются от биогеоценозов других типов растительности рядом особенностей:

1. Максимальное отчуждение вещества и энергии из текущих круговоротов в виде запасов живой и мертвой фитомассы;
2. Многократное преобладание запасов надземной части фитоценоза над подземной;
3. Формирование ярко выраженной фитосреды;
4. Особый баланс вещества и энергии;

5. Многообразие взаимосвязей организмов и среды;
6. Динамическое равновесие и устойчивость всех компонентов системы;
7. Высокая способность к саморегуляции и восстановлению всех своих компонентов;
8. Динамичность процессов с тенденциями к максимальной стабильности системы;
9. Географическая обусловленность.

Степная зона является одним из основных биомов суши. Для зоны степей характерен жаркий и засушливый климат в течение большей части года, а весной имеется достаточное количество влаги, поэтому для степей характерно наличие большого количества эфемеров и эфемероидов среди видов растений, а многие животные также приурочены к сезонному образу жизни, впадая в спячку в засушливое и холодное время года.

Зона степей представлена в Евразии ***степями***, в Северной Америке - ***прериями***, в Южной Америке - ***пампасами***, в Новой Зеландии - сообществами ***туссоков***. Это пространства умеренного пояса, занятые более или менее ***ксерофильной*** растительностью. С точки зрения условий существования животного населения степи характеризуются следующими признаками: хороший обзор, обилие растительной пищи, относительно сухой летний период, существование летнего периода покоя или, как его теперь называют, ***полупокоя***. В этом отношении степные сообщества резко отличаются от лесных. Среди преобладающих жизненных форм растений степи выделяются ***злаки***.

Для степей характерна резкая многократная смена аспектов, т. е. изменение внешнего облика степей в связи с тем, что цветущие растения, обычно развивающиеся в массах, сменяют друг друга. Реже аспекты создаются массовыми видами животных - копытными и некоторыми грызунами из млекопитающих, жаворонками из птиц. В отличие от аспектов, создаваемых растениями, аспект, обязанный своим существованием животным, носит эфемерный характер, он может возникать и исчезать по несколько раз в день.

Норный образ жизни, широко распространенный в степи, - результат отсутствия естественных укрытий. В степи много землероев — слепушонки, слепыши, суслики, сурки, полевки, хомячки. Другие животные, сами не роющие нор, охотно поселяются в чужих норах Таковы беспозвоночные, в том числе жуки - чернотелки, жужелицы и многие другие, ящерицы и змеи и даже некоторые птицы, например, ***поганка*** и ***огарь*** (красная утка).

Таким образом, ***степная биогеографическая зона*** характеризуется своеобразием представителей растительного и животного мира, приспособленных для жизни в данной зоне.

Тундра (от финск. tuntnri — безлесная голая возвышенность), тип биома с характерным безлесьем в субарктическом поясе Северного полушария. Занимает площадь около 3 млн. км^2, протягиваясь вдоль северного побережья Северной Америки и Евразии сплошной полосой шириной до 500 км. Тундра встречается также на некоторых островах близ Антарктиды. В горах образует высотный ландшафтный пояс (***горная тундра***).

Различают ***мохово-лишайниковую тундру***, где зеленые и другие мхи чередуются с лишайниками (важнейший из них — ягель, которым питается северный олень); ***кустарниковую тундру***; где широко распространены заросли, особенно ерник (полярная ива, кустистая ольха), а на Дальнем Востоке — кедровый стланик. Ландшафты тундры не лишены разнообразия. Большие пространства заняты ***кочкарной*** и ***бугристой тундрой*** (где дерновина образует кочки и бугры среди болот), а также ***полигональной тундрой*** (с особыми формами микрорельефа в виде крупных многоугольников, разбитых морозобойными трещинами).

Кроме разреженной мохово-лишайниковой растительности, в тундре широко распространены ***многолетние холодостойкие травы*** (осока, пушица, дриада, лютики, одуванчики, маки н др.). Вид цветущей по весне тундры производит неизгладимое впечатление по разнообразию красок н оттенков,

ласкающих плаз до самого горизонта. Участки тундры встречаются в лесотундре.

Довольно бедный животный мир тундры сложился в период оледенения, что определяет его относительную молодость и наличие эндемиков, а также видов, связанных с морем (птицы, живущие на птичьих базарах; белый медведь, лежбища ластоногих). Животные тундры приспособились к суровым условиям существования. Многие из них покидают тундру на зиму; некоторые (например, лемминги) бодрствуют под снегом, другие впадают в спячку. Широко распространены песец, горностай, ласка, встречаются волк, лисица; из грызунов - полевки. К эндемикам тундры относятся: из копытных - мускусный бык и издавна одомашненный северный олень, из птиц — белый гусь, сокол-сапсан. Многочисленны белая и тундряная куропатки, рогатый жаворонок. Из рыб преобладают лососевые. Обильны комары и другие кровососущие насекомые.

Болото — своеобразная и сложная природная система взаимосвязей компонентов биогеоценозов, формирующаяся в условиях обильного увлажнения [4].

Первая особенность, отличающая болотные биогеоценозы от других (лесных, степных, пустынных и т.д.) - постоянное или застойное (длительное) или обильное слабопроточное увлажнение. Другая их особенность — своеобразный растительный мир, представляющий сочетание различных экологических и жизненных форм. Тут и влаголюбивые растения — ***гигрофиты*** и водные — ***гидрофиты,*** и те, что приспособились к жизни в условиях среднего водоснабжения — ***мезофиты***, и хорошо переносящие засуху — ***ксерофиты*** и холодостойкие растения умеренных влажных поясов — ***психрофиты***. В состав этих экологических групп входят деревья, кустарники, травы, мхи, лишайники. Третья особенность ***болотных биогеоценозов*** — болотный тип почвообразования. В болотах может отлагаться ил, органоминеральные грязи, может происходить оглеение минеральной почвы (превращение окисных соединений, главным образом железа, в закисные, при котором почва принимает

голубоватую или бледно-серую окраску). Часто происходит процесс, характерный исключительно для болот: образование и накопление торфа. Если ***болотообразование*** — ***интразональный процесс***, охватывающий почти все географические зоны земного шара, то ***торфообразование*** — процесс с ярко выраженным зональным характером.

Наличие торфа — необязательный признак болота. Например, нет торфа на затопляемых в период разлива рек в пойменных лугах, в болотах степей и пустынь - остатки растений там быстро распадаются в условиях сухого воздуха и высоких температур.

В зависимости от состава растительного покрова болота делят на лесные, кустарниковые, кустарничковые, моховые и травяные.

Болото является местом обитания редких н исчезающих видов животных. В них гнездятся и кормятся крупные птицы — журавли, тетерева, глухари, рябчики, куропатки. Это — основные места, где держатся утки, гуси, лысухи, кулики, цапли, и другие птицы. На лесных озёрах с заболоченными берегами селятся бобры, в болотных озёрах водятся карась, линь, щука, и другие виды рыб. Если уничтожить болото, пострадают не только те животные, которые на них обитают, но н те, что живут по близости и для которых болото служит местом укрытия.

Луг - биогеоценоз, растительный компонент которого образован преимущественно многолетними ***мезофильными*** (приспособленными к условиям среднего увлажнения) травами, растущими в течение всего вегетационного периода (без летнего перерыва, характерного для степных растений). Луга связаны переходами с другими травяными биогеоценозами — степями, травяными болотами и др. Большая часть лугов возникла на месте лесов и кустарников, осушенных болот н озёр, в результате орошения степей и др. Естественные луга могут возникать лишь там, где климатические и почвенные условия более благоприятны для многолетних ***мезофильных*** трав, чем для растений других жизненных форм: на длительно заливаемых поймах,

высокогорьях, морских побережьях ***субарктики*** и ***субантарктики***, ***лиманах*** в степных и полупустынных областях и др.

Различают луга материковые, пойменные, горные. Материковые луга расположены на равнинах (вне пойм) н делятся на суходольные (на равнинах и склонах, питаемых лишь водами атмосферных осадков) и низинные (в понижениях с близкими почвенно-грунтовыми водами). Пойменные луга приурочены к долинам рек, заливаемым во время половодий: Горные луга распространены в горных районах с влажным, достаточно тёплым климатом и в лесном поясе, на месте уничтоженных лесов.

Пустыня — природная зона, характеризующаяся равнинной поверхностью, разреженностью или отсутствием флоры и специфической фауной.

Различают ***песчаные, каменистые, глинистые, солончаковые*** пустыни. Отдельно выделяют снежные пустыни (в Антарктиде н Арктике — арктическая пустыня). Самая известная пустыня — Сахара (самая большая по площади), занимающая всю северную часть африканского континента. Близки к пустыням ***полупустыни*** (***опустыненные степи***), также относящиеся к экстремальным ландшафтам.

Всего пустыни занимают более 16,5 млн км^2 (без учёта Антарктиды), или около 11% поверхности суши. С Антарктидой более 20 %.

Песчаные пустыни населены из растений в основном колючими кустарниками, из животных — пресмыкающимися и мелкими степными животными. В песчаных пустынях над местами залегания подземных вод встречаются ***оазисы*** — «островки» с густой растительностью и водоёмами. Снежные пустыни в основном находятся за полярными кругами и населены животными, устойчивыми к холоду.

Условия существования в пустынях очень суровы: отсутствие воды, сухость воздуха, сильная инсоляция, зимние морозы при очень малом снежном покрове или его отсутствии. Поэтому здесь обитают главным образом

специализированные формы (с приспособлениями как ***морфофизиологическими***, так и в образе жизни и поведении).

Для пустынь характерны быстро передвигающиеся животные, что связано с поисками воды (водопои удалены) и корма (травяной покров разреженный), а также с защитой от преследования хищниками (укрытия отсутствуют). В связи с необходимостью укрытия от врагов и суровыми климатическими условиями у ряда животных сильно развиты приспособления для рытья в песке (щетки из удлинённых упругих волос, ***шипики*** и ***щетинки*** на ногах, служащие для ***отгребания*** и ***отбрасывания*** песка; ***резцы***, а также острые ***коготки*** на передних лапках— у грызунов). Они сооружают подземные убежища (***норы***), часто очень большие, глубокие и сложные (большая песчанка), или способны быстро закапываться в рыхлый песок (ящерицы круглоголовки, некоторые насекомые).

Фауне пустынь присуща ***покровительственная*** «***пустынная***» окраска— ***желтые, светло-бурые*** и ***серые тона***, что делает многих животных малозаметными. Большая часть пустынная фауны летом ведёт ночной образ жизни. Некоторые впадают в спячку, причём у отдельных видов (например, у сусликов) она начинается в разгар зноя (летняя спячка, непосредственно переходящая в зимнюю) и связана с выгоранием растений и недостатком влаги.

Совокупность биогеоценозов Земли образует ее биогеоценотический покров, или биосферу. По представлению В.И. Вернадского ***биосфера*** - это своеобразная оболочка Земли, включающая всю совокупность живых организмов и ту часть вещества планеты, которая находится с ними в постоянном взаимодействии. В биосфере происходит глобальный процесс аккумуляции и трансформации энергии в результате разнообразных физиологических,физических и химических процессов, идущих во всех биогеоценозах планеты. При взаимодействии компонентов любого биогеоценоза осуществляется биогенный круговорот веществ и энергии. Энергетическим источником этих круговоротов является солнечная радиация. Зеленые растения лишь аккумулируют и трансформируют ее. Животные, грибы

и микроорганизмы также участвуют в превращениях вещества и энергии, используя органическое вещество, созданное растениями. Таким образом, условия экотопа являются первичным материалом всякого биогеоценоза, а все его живое население играет роль трансформатора и главного движителя потоков веществ и энергии. Наиболее значимыми результатами этих процессов для биосферы является формирование фитомассы, подстилки, почвы и илов.

Разнообразие биогеоценозов на нашей планете огромно. Они формируются и на суше и в воде. Различают тундровые, лесные, болотные, луговые, степные, пустынные, пресноводные и морские биогеоценозы.

Границы биогеоценозов суши в горизонтальном направлении определяются границами их фитоценозов, а в вертикальном направлении - высотой надземной части и глубиной проникновения подземных органов растений. Объясняется это тем, что растительность всегда играет главную роль в энергетическом обмене, и любые изменения отражаются на состоянии всех других компонентов биогеоценоза.

Совокупность биогеоценозов, относящихся к одной форме мезорельефа, образует экологическую систему более высокого ранга - ***урочище.*** В свою очередь урочища, сходные между собой по главнейшим экологическим характеристикам, формируют ***ландшафт***. Под ландшафтом понимается территориально отграниченная экосистема с одинаковыми сочетаниями форм рельефа и четвертичных отложений, обусловливающих формирование определенных гидрологических и почвенных условий, видовой состав флоры и фауны.

3.2 Искусственные биогеоценозы

Понятие биогеоценоза вполне приложимо и в отношении искусственных сообществ (поля, сеяные луга, лесные культуры и др.), которые называют ***агробиогеоценозами*** [15] Здесь проводятся разнообразные мероприятия,

направленные на создание более благоприятных условий для выращиваемых растений (известкование, внесение удобрений, борьба с насекомыми-вредителями и болезнями и т. п.).

Хозяйственная деятельность людей - мощный фактор преобразования природы. В результате этой деятельности формируются ***своеобразные биогеоценозы.*** К числу их можно отнести, например, ***агроценозы,*** представляющие собой искусственные биогеоценозы, возникающие в результате сельскохозяйственной деятельности человека. Примерами могут служить ***искусственно создаваемые луга, поля, пастбища***. При создании таких биогеоценозов человек широко применяет разнообразные агро-приемы: посев высокопродуктивных трав, мелиорацию (при избыточном увлажнении), внесение удобрении, различные способы обработки почв, иногда искусственное орошение и т. п. К числу создаваемых биогеоценозов следует отнести также ***парки, плодовые сады*** и ***ягодники, лесные культуры, полезащитные полосы, полосы вдоль железных и шоссейных дорог*** и т. п.

При создании искусственных биогеоценозов необходимо возможно полнее учитывать формы взаимоотношений, которые складываются в таких сообществах между их компонентами и почвой. Особенно важно учитывать свойства почвы, необходимость ее охраны от разрушения ветрами и водой (эрозии), сохранения естественной структуры и целостности почвенного покрова и др. Высокая численность растений одного вида на значительных площадях может привести к тому, что питающиеся этими растениями насекомые, которые в естественных биогеоценозах встречались редко, сильно размножатся и станут опасными вредителями возделываемых культур.

Создаваемые человеком ***искусственные биогеоценозы*** требуют неустанного внимания и активного вмешательства в их жизнь. При высокой агротехнике и учете взаимодействия компонентов агроценоза они могут быть высокопродуктивными, как, например, искусственные луговые угодья, лесонасаждения и т. п. Между естественными и искусственными

биогеоценозами наряду со сходством существуют и различия, которые важно учитывать в хозяйственной деятельности человека.

Естественные биогеоценозы обычно слагаются из большого количества видов, как мы это видели на приведенных выше примерах. Естественные биогеоценозы представляют собой экологические системы, которые складываются в природе под действием естественного отбора. Последний отметает все слабо приспособленные формы организмов. В результате складывается сложная, относительно стойкая экологическая система, способная к саморегуляции. В ***естественных биогеоценозах*** осуществляется ***круговорот*** веществ, в результате которого вещества, потребляемые растениями, возвращаются в почву. В создаваемых человеком искусственных биогеоценозах – агроценозах и культуроценозах, компоненты подбираются исходя из хозяйственной ценности. Здесь ведущий фактор не естественный, а искусственный отбор. Через искусственный отбор и другие агротехнические мероприятия человек стремится получить максимальную биологическую продуктивность (урожай). В агрогеоценозах значительная часть питательных веществ выносится с урожаем из системы и естественный круговорот веществ не осуществляется.

В естественных биогеоценозах источником энергии является Солнце. В агроценозах наряду с этим (естественным) источником энергии человек вносит удобрения, без которых высокая биологическая продуктивность не может быть реализована. Агроценозы существуют и дают высокую биологическую продуктивность благодаря непрерывному вмешательству и поддержке человека, без участия которого они существовать не могут. В агроценозах между его компонентами, также, как и в естественных экосистемах, складываются разнообразные связи.

Так, на пшеничном поле между пшеницей, сорняками, ***растительноядными*** насекомыми-вредителями, ***хищными*** и ***паразитическими*** насекомыми, нападающими на вредителей пшеницы,

мелкими грызунами, которые питаются за счет растений, складываются сложные биологические связи. Эти отношения в значительной части также регулируются человеком в процессе хозяйственной деятельности.

Между естественными и созданными человеком биогеоценозами существует ряд сообществ, где в естественно сложившиеся биогеоценозы деятельность человека вносит более или менее существенные изменения. К числу таких "промежуточных" биогеоценозов можно отнести ***лесопарки*** или созданные на основе естественных лугов в результате ***мелиоративных мероприятий угодья***, обладающие иногда очень высокой продуктивностью.

4 СОСТАВ И СТРУКТУРА ЛЕСНОГО БИОГЕОЦЕНОЗА

4.1 Общие понятия о лесном биогеоценозе

В настоящее время лес рассматривается как природный (или когда-то созданный человеком) комплекс живых и неживых компонентов, т.е. лесной биогеоценоз или лесная экосистема. ***Лесом*** называется совокупность древесных (деревья доминируют) и травянистых растений, животных и микроорганизмов, в своем развитии взаимосвязанных, влияющих друг на друга и внешнюю среду. В лесу создаются свой особый климат (фитоклимат) и свои особые почвенно-гидрологические условия, которые обусловливают характерное строение и флористический состав лесных фитоценозов. Таким образом, лес в узком понимании — это растительное сообщество с обязательным участием деревьев, а в широком смысле - это совокупность растений разных жизненных форм, грибов, животных и микроорганизмов, взаимодействующих на определенном участке земной поверхности в определенных экологических условиях.

Учитывая специфическую природу леса, В.Н. Сукачев [33] дает следующее определение его элементарной единицы: «Под лесным

биогеоценозом понимается всякий участок леса, однородный на известном протяжении по составу, структуре и свойствам слагающих его компонентов и по взаимоотношениям между ними, т. е. однородный по растительному покрову, по населяющим его животному миру и миру микроорганизмов, по поверхностной горной породе и по гидрологическим, микроклиматическим (атмосферным) и почвенным условиям и по взаимодействиям между ними и по типу обмена веществом и энергией между его компонентами и другими явлениями природы». Исходя из этого определения, объектами исследований лесной биогеоценологии является состав, структура, функционирование и динамика всех компонентов леса, характер взаимодействия лесных организмов друг с другом и средой обитания, а также возникающие при этом круговороты веществ и потоки энергии.

Лесной биогеоценоз, также, как и любой другой, является биокосной системой, состоящей из экотопа (абиотические условия) и лесного биоценоза (все виды организмов) (см. рис. 1). ***Лесной биоценоз*** включает: 1) ***фитоценоз*** (растения – деревья, кустарники, кустарнички, травы, хвощи, лишайники и мхи), 2) ***зооценоз*** (животные), 3) ***микробоценоз*** (бактерии, простейшие, микроскопические водоросли и грибы).

Следует иметь в виду, что в том или ином биоценозе присутствует только какая-то часть популяции вида - ценопопуляция. Лесной ***экотоп*** включает: 1) ***климатоп,*** 3) ***эдафотоп,*** 2) ***гидротоп***. Климатоп представлен разнообразными атмосферными явлениями (газовый состав приземного слоя воздуха, его влажность и температуру, солнечную радиацию, осадки и др.), эдафотоп - почвой и материнской горной породой, а гидротоп - озерно-речной сетью и грунтовыми водами.

Кроме того, составной частью любого биогеоценоза являются условия рельефа, в которых он формируется. В настоящее время лесные биогеоценозы все более подвергаются антропогенному воздействию. Все компоненты

биогеоценоза, непрерывно взаимодействуя, оказывают определенное влияние друг на друга, создавая особую среду обитания.

В связи с тем, что условия экотопа, которые являются внешними по отношению к биоценозу факторами, определенным образом изменяются под влиянием биоценоза вместо термина экотоп нередко используют понятие биотопа. ***Биотоп*** - это относительно однородное по абиотическим факторам среды пространство, занятое одним биоценозом.

Между тем существуют такие факторы природы, которые воздействуя на биогеоценоз, не испытывают с его стороны ответного влияния. К ним относятся космические (магнитное поле Земли, ионизирующее излучение), атмосферные (осадки, солнечная радиация, движение воздуха и др.), геоморфогенные (извержения вулканов, землетрясения, оползни и др.), биогенные (занос организмов и их зачатков из других биогеоценозов и др.) и антропогенные (вырубка древостоев, лесоосушение и др.) факторы. Сюда же следует отнести и орографические условия (высота над уровнем моря, крутизна и экспозиция склона), оказывающие косвенное влияние на биогеоценоз через изменение атмосферных и почвенно-грунтовых условий.

В лесном биогеоценоз при взаимодействии всех его участников прослеживаются две противоположные тенденции. С одной стороны, взаимодействие составляющих его элементов, стремится нарушить сложившиеся связи между компонентами. С другой стороны, способность к саморегуляции противостоит этим изменениям и приводит биогеоценоз в состояние относительной стабильности.

4.2 Ярусность лесных биогеоценозов

Ярусы представляют собой биогеоценотические горизонты, обособленные по составу и структуре входящих в них биогеоценотических компонентов и специфике обмена и превращения веществ, и энергии между ними.

Ярус - это элемент вертикальной структуры леса. Он формирует единый полог примерно одинаковой высоты от поверхности почвы. В одном ярусе могут присутствовать разные виды деревьев. Например, сосна корейская (кедр), пихта цельнолистная или одна порода (например, только ель аянская). Как правило, сложные леса многоярусны, но если древостой разновозрастный, по разным причинам, то и простые леса могут быть многоярусными.

Основной фактор, определяющий вертикальное распределение растений, — количество света, обусловливающее температурный режим и режим влажности на разных уровнях над поверхностью почвы в биогеоценозе. Растения верхних ярусов более светолюбивы, чем низкорослые, и лучше них приспособлены к колебаниям температуры и влажности воздуха; нижние ярусы образованы растениями менее требовательными к свету; травянистый покров леса в результате отмирания листьев, стеблей, корней участвует в процессе почвообразования и тем самым влияет на растения верхнего яруса.

Ярусы (I-V) особенно хорошо заметны в лесах умеренного пояса (рис. 2).

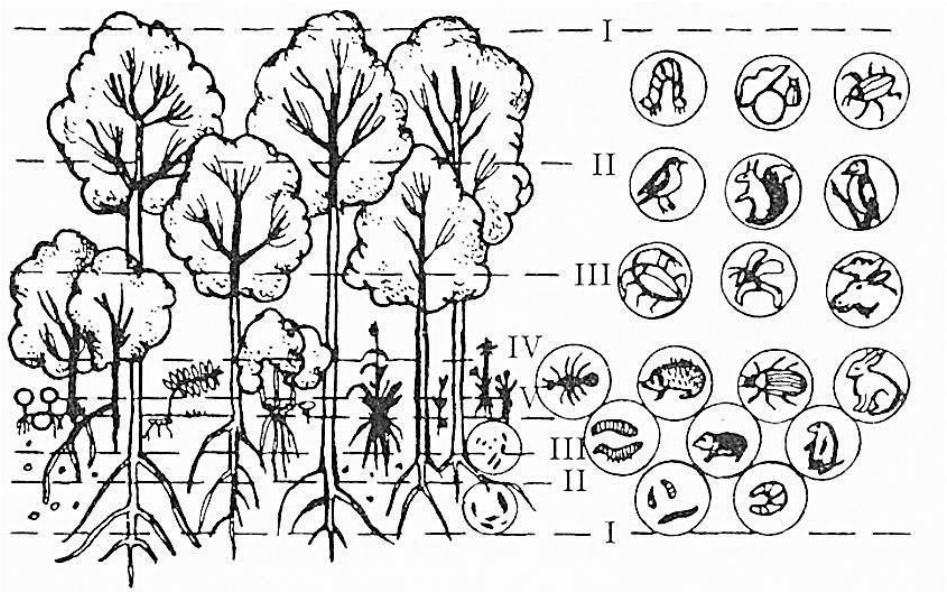


Рисунок 2 – Яруса лесного биогеоценоза по И.Н. Пономаревой [26]

В них можно выделить 5-6 ярусов: первый (верхний) ярус образуют деревья первой величины (дуб черешчатый, липа сердцевидная, вяз гладкий и

др.); второй - деревья второй величины (рябина обыкновенная, дикие яблоня и груша, черемуха и др.); третий ярус составляет подлесок, образованный кустарниками (лещина обыкновенная, крушина ломкая, бересклет европейский и др.); четвертый ярус состоит из высоких трав (чистец лесной, крапива, сныть обыкновенная) и кустарничков (черника); пятый ярус сложен из низких трав (осока волосистая, копытень европейский); в шестом ярусе —мхи, лишайники.

Животные также преимущественно приурочены к тому или иному ярусу растительности. Например, среди птиц есть виды, гнездящиеся только на земле (фазановые, тетеревиные, трясогузки, коньки, овсянки), другие — в кустарниковом ярусе (дрозды, славки, снегири) или в кронах деревьев (зяблики, щеглы, корольки, крупные хищники и др.).

Подземная ярусность фитоценозов, как правило, отсутствует. Установлено, что за очень редким исключением общая масса подземных органов закономерно снижается сверху вниз. Особенно существенно убывание количества мелких сосущих корней, основная масса которых приурочена к верхнему горизонту почвы, где сосредоточено более 90% всех корней. Такое распределение активной части корней связано с образованием в поверхностных горизонтах почвы наибольшего количества доступных для растений элементов минерального питания, в первую очередь азота. В ряде случаев играет роль ухудшение (сверху вниз) условий аэрации. Все это определяет даже для глубоко укореняющихся растений значимость использования поверхностного горизонта почвы, в которой они формируют постоянно или временно существующие корни. Доказательством этого служит, например, приуроченность к одному и тому же горизонту почвы поверхностно укореняющихся усваивающих корней кислицы обыкновенной и более глубоко укореняющейся ели.

Выявление ярусов существенно для решения научно-организационных вопросов изучения экосистем, для обоснованного размещения научной аппаратуры и т. д.

4.3 Лесной фитоценоз

Главным компонентом лесного биоценоза является фитоценоз, создающий основную массу органического вещества. Его определение впервые дал В. Н. Сукачев [31]: *«**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». Для лесного фитоценоза обязательно наличие деревьев, образующих древостой.

Древостой - это основной хозяйственный и биологический компонент леса. Он характеризуется совокупностью деревьев (как жизненной формы) на определенной территории. Древостой - определяющая составляющая всего леса как лесной экосистемы. Без древостоя нет леса. Если он полностью уничтожен пожаром или сплошной рубкой, то название лесной площади переходит в категорию «не покрытой лесом». Имеется в виду, что со временем на этой площади древостой может возобновиться либо естественным путем, либо восстановиться с помощью человека методами лесных культур.

Фитоценоз представляет собой конкретную группировку растений, которая на протяжении всего занимаемого ею пространства характеризуется относительно однородными качественным и количественным составом, строением и условиями существования. Растительный покров планеты состоит из огромного числа самых различных фитоценозов. Многие из них имеют определенное сходство, что позволяет объединять их в те или иные ассоциации. Как флора состоит из различных видов растений, так и растительность состоит из отдельных ассоциаций.

В лесном типе растительности одни его массивы представлены сосновыми лесами, другие - еловыми, третьи - березовыми и т. д., которые получили название формаций. В каждой из этих формаций в свою очередь можно

выделить отдельные ассоциации, или типы леса, в которых доминируют разные виды растений. Причиной этого в пределах одного климатического района являются неодинаковые почвенно-грунтовые условия (аэрация, влажность, содержание минеральных веществ в почве и др.).

Основу лесного фитоценоза составляет древостой, определяющий пространственные границы, фитоклимат и особенности других компонентов биогеоценоза. Среди другим наиболее важных компонентов лесного фитоценоза следует отметить подгон, подрост, подлесок, живой напочвенный покров и внеярусную растительность [38,41,42].

Подгон - это обычно древесные растения (деревья и кустарники), которые создают боковое затенение молодым растущим главным породам. В результате у хозяйственно важных пород улучшается форма ствола. Например, форма ствола и рост ели улучшаются, если подгоном служит береза. В многоярусных лесах Приморья подгоном для ценных твердолиственных и хвойных пород можно считать растения нижних ярусов: некоторые клены (бородчатонервный, ложнозибольдов, желтый, зеленокорый), граб, сирень амурская, лещина маньчжурская, жимолости и мн. др. Подгонять друг друга в росте могут и породы верхнего яруса, так как они различны по степени теневыносливости и продолжительности жизни.

Подрост - это будущее древостоя, а значит и всего лесного фитоценоза. Особенно важно состояние подроста под пологом материнского (спелого и перестойного) древостоя. Не менее важно и формирование молодого поколения древостоя на вырубках и гарях. Возрастная и морфологическая структура подроста неоднородна: всходы, мелкий и крупный подрост, переходящий в жердняки. Мелкий подрост часто называют самосевом, хотя и всходы также являются ими.

Подлесок - совокупность кустарниковой формы растительности. Иногда в подлесок включают и небольшие древесные породы, которые входят в состав древостоя. Это спорно, так как граница между подлеском и древостоем

становится размытой (непрерывной). С точки зрения вертикальной непрерывности (континуума) фитоценоза это оправдано, но практически становится не всегда ясно: куда какое растений отнести? Например, клен бородчатонервный можно и надо отнести к подлеску, но другие клены разной величины - к древостою. Другими словами, если растение относится к дереву как жизненной форме, то его следует относить к древостою.

Подлесок выполняет роль подгона, является убежищем для птиц и зверей. Кроме того, многие кустарники имеют высокие пищевые и лекарственные свойства. В то же время, избыточно разросшиеся кустарниковые растения часто мешают формированию подроста, что следует учесть лесным специалистам.

Живой напочвенный покров образуют травянистые растения, мхи, лишайники, иногда полукустарники, как под пологом леса, так и на вырубках и гарях. Флористический состав этого компонента леса очень разнообразен: от нежной и безвредной кислички до злостных врагов возобновления леса (формирования подроста) - вейника, мятлика, а на Сахалине и Курильских островах - бамбука. Как и в случае подлесочных растений, среди живого напочвенного покрова много ценных пищевых и лекарственных растений (кипрей, женьшень и мн. др.).

Внеярусная растительность особенно характерна для сложных многоярусных лесов. Термин означает, что какая-то группа растений может функционировать, не придерживаясь фитоценотически определенных ярусов. Такие растения, как древесные лианы, мхи, лишайники, могут оказаться у почвы и на почве, на стволах и в кронах деревьев верхнего полога леса.

4.3.1 Органическое вещество лесных фитоценозов

Продуктивностью называется способность живых организмов создавать органическое вещество (продукцию) за определенное время (час, сутки, вегетация и т. д.). Первичная продукция создается ***автотрофами***, а вторичная -

гетеротрофами. Первичная продукция является в основном результатом деятельности зеленых растений, т. к. доля органики, формируемой хемосинтезирующими организмами совершенно ничтожна. В зависимости от целей изучения продуктивность измеряют в ккал. (энергия), $м^3$ (объем древесины стволов) или в ***кг*** и ***т*** (масса). Органическое вещество, накопленное во всем биогеоценозе за время его существования, получило название биомассы, а в фитоценозе - ***фитомассы,*** или запаса фитомассы. Несмотря на то, что площадь суши составляет всего около 30 % поверхности земного шара, ежегодная масса, создаваемая ее растительностью, по мнению многих исследователей, почти в три раза превышает величину аналогичного показателя в водных экосистемах [15]

Интенсивность продуцирования фитоценозами органического вещества в первую очередь определяется климатическими условиями, характерными для той или иной растительной зоны. Однако и внутри одной и той же растительной зоны всегда существуют местообитания, характеризующиеся избытком, недостатком или нормальным количеством влаги, большим или меньшим содержанием элементов минерального питания в почве и т. д. Поэтому даже в пределах небольшого района продуктивность фитоценозов может сильно различаться. Это в свою очередь приводит к весьма существенным различиям в величине накапливаемой биомассы за весь период существования фитоценоза.

В создании биомассы биоценоза принимают участие не только растения, но и животные и микроорганизмы. Однако вклад лесных фитоценозов в процесс синтеза и трансформации вещества несравненно больше, чем других компонентов биоценоза, что и определяет их главенствующую роль в создании среды обитания.

Деятельность растений по созданию органической массы определяет центральное положение фитоценоза в круговороте веществ и энергии. От количества и качества фитомассы в конечном итоге зависят характер, степень развития и состояние других компонентов биогеоценоза. Органическое

вещество, формирующееся в процессе фотосинтеза, используется самими растениями для отправления различных физиологических процессов, размножения и роста, а также в той или иной степени потребляется гетеротрофными организмами.

Фитомасса. Среди сухопутных биогеоценозов наибольшее количество солнечной энергии и биомассы сконцентрировано в лесах. Это связано главным образом с большой продолжительностью жизни деревьев, в результате чего накапливается огромное количество органического вещества. В спелых древостоях его запас нередко в сотни раз превышает аналогичный показатель фитоценозов других типов растительности. Фитомасса биогеоценоза характеризуется рядом показателей: весом, объемом, площадью поверхности, химическим составом и калорийностью. Важнейшим из них является биомасса. Различают биомассу надземных и подземных частей растений. В надземной части выделяют массу стволов, ветвей, хвои и листьев, стеблей, корки, плодов и семян. В подземной части отдельно определяют массу скелетных и сосущих корней, корневищ, клубней, луковиц и т. п.

В наиболее благоприятных для древесных растений условиях (влажные тропические леса) накапливается максимальное количество органики - до 600-1500 т/га. В широколиственных лесах величина этого показателя снижается в 1.5-3 раза, а в северной подзоне тайги она почти в 10 раз меньше (табл.).

Таблица

Запас и годичный прирост фитомассы в лесах различных растительных зон, т/га (а. с. в.) по: Н.И. Базилевич и др. [1]

Растительная зона	**Запас, т/га**	**Прирост, т/га**
Лесотундра	25-50	3-4
Северная подзона тайги	50-150	4-6
Средняя и южная подзоны тайги	150-300	6-8
Хвойно-широколиственные леса	300-400	8-10
Широколиственные леса	400-500	10-15
Влажный тропический лес	600-1500	20-30

Естественно, что наименьшие запасы фитомассы формируются в суровых северных условиях лесотундры - всего 25-50 т/га.

Те или иные запасы органического вещества в лесах являются суммарным результатом определенной годичной продуктивности фитоценозов за время его существования. Максимально быстрыми темпами синтез органики осуществляется в дождевых тропических лесах, где благодаря постоянно влажному и теплому климату и преобладанию вечнозеленых растений идет круглогодичная ассимиляция углерода. Снижение величины первичной продукции в лесах, естественно, имеет место в менее благоприятных для фотосинтеза климатических условиях. Особенно заметно это выражено на северном пределе распространения лесной растительности. Поэтому в зоне влажных тропических лесов ежегодная продукция не редко составляет 30 т/га, а в тайге - обычно 4-8 т/га абсолютно сухого вещества (а. с. в.).

Мертвый напочвенный покров (лесная подстилка) - это опавшие части и тела растений и животных, скапливающиеся на поверхности почвы. Наиболее обычны - листья, хвоя, стебли, плоды, шишки, семена, корка и т.д. В результате формируется лесная подстилка, нижние слои которой под влиянием микроорганизмов превращаются в гумус (перегной), т.е. идет почвообразовательный процесс. Лесная подстилка, обладающая большой влагоемкостью, имеет огромное водоохранное значение.

В таежной зоне на северо-западе России [15] произрастают еловые и сосновые леса. В пределах каждой формации продуктивность фитоценозов значительно варьирует в зависимости от типов леса, которые отражают различия в почвенно-грунтовых условиях. Например, в сосняке лишайниковом, формирующемся на бедных сухих почвах, общая фитомасса составляет всего 584 ц/га, в сосняке багульниково-сфагновом на бедных минеральными соединениями избыточно увлажненных почвах - 776 ц/га, а в сосняке черничном на сравнительно богатых почвах оптимального увлажнения - 1322 ц/га (рис. 3).

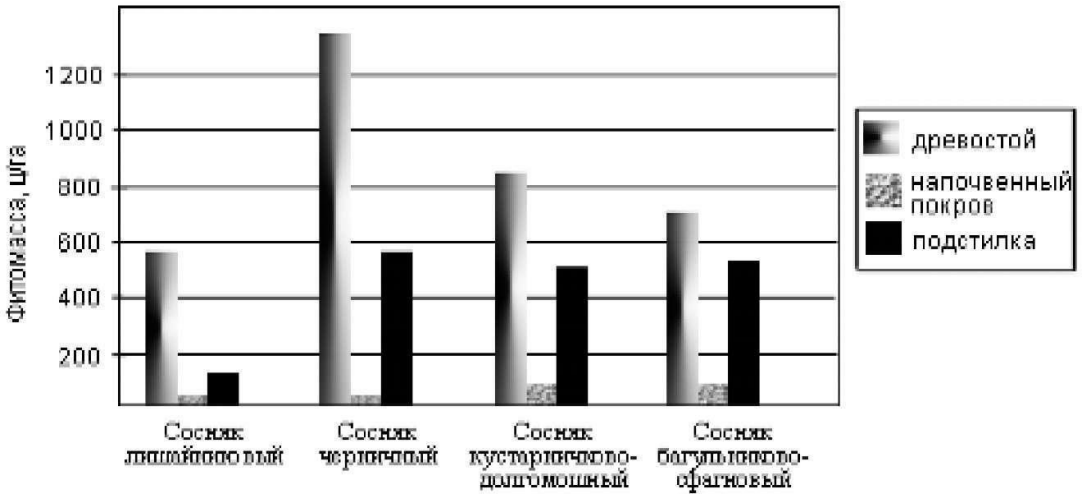


Рисунок 3 – Фитомасса и подстилка в разных типах сосновых лесов по данным Н.И. Казимирова и др. [13], ц/га

При прочих равных условиях продуктивность сосновых древостоев оказывается несколько выше, чем еловых. Продуктивность фитоценозов часто испытывает значительную вариабельность даже в пределах одного типа леса. Это может быть связано с колебанием погодных условий, санитарным состоянием (фитофаги и энтомовредители, пожары, рыбки) и возрастным этапом древостоя. Прирост биомассы достигает максимума к определенному возрасту (обычно к среднему), а затем начинает снижаться. В перестойных древостоях прирост фитомассы становится меньше массы опада.

Аналогичная закономерность прослеживается и в еловых типах леса таежной зоны (рис. 4).



Рисунок 4 – Фитомасса и подстилка в разных типах еловых лесов по данным Н.И. Казимирова и др. [14], ц/га

Основное участие в формировании массы фитоценоза принимает древостой, на долю которого в средневозрастных сосняках приходится 97-99 %, а в ельниках - 90-99 % от общей фитомассы (рис. 5).

Продуктивность лесных фитоценозов в разных регионах планеты очень сильно различается, что обусловливается многими внешними и внутренними условиями: биологическими свойствами видов, строением фитоценозов, структурой и возрастом ценопопуляций, световым, водным и минеральным режимов и др.

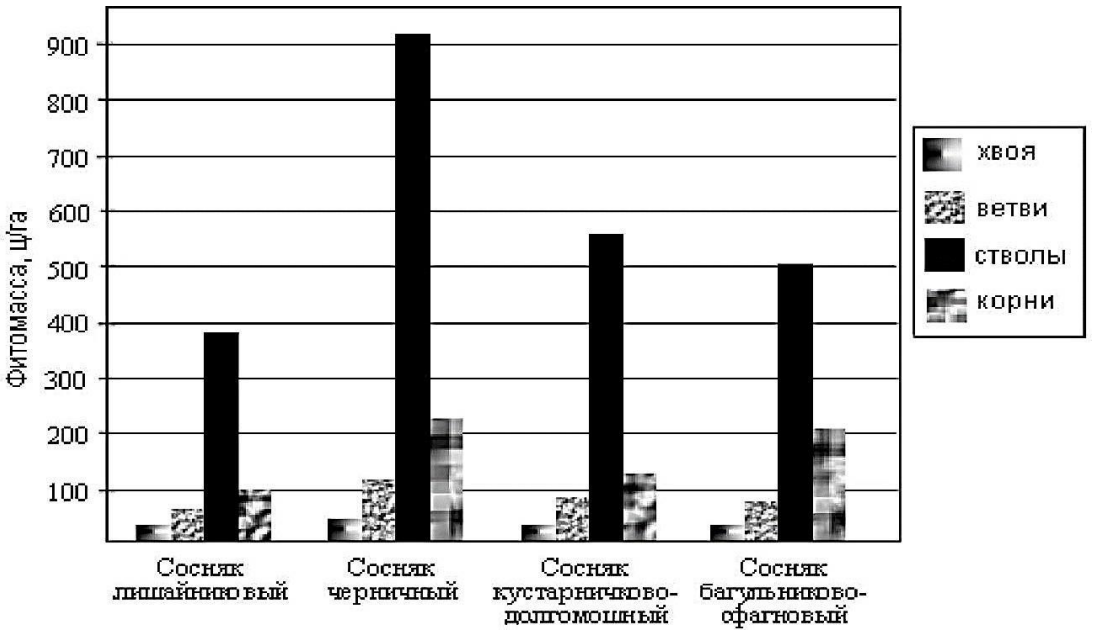


Рисунок 5 – Фитомасса отдельных частей древостоя в разных типах сосновых лесов по данным Н.И. Казимирова и др. [13], ц/га

Вклад разных частей дерева в общую фитомассу при этом заметно различается, но соотношение их массы в древостоях разных типов леса остается довольно стабильным. Так, в средневозрастных таежных сосняках на долю стволов приходится 66-71 % массы всего древостоя, корней – 16-17 %, ветвей и шишек - 9-11 %, листового аппарата – 4-7 %. Таким образом, основная часть органики древостоя сконцентрирована в его надземной части.

Масса растений напочвенного покрова также в значительной мере зависит от особенностей климата и почвенно-грунтовых условий. Как правило, она составляет не более 10 % от общего запаса фитомассы (рис. 6). В сосновых лесах

растения травяно-кустарничкового яруса получают максимальное развитие в наиболее благоприятных экологических условиях. В ельниках же на относительно богатых почвах густота древостоя и мощность подстилки увеличиваются настолько, что под пологом древостоя могут существовать только исключительно сциофиты. Таким образом, флористический состав и степень развития отдельных видов растений отражают экологические условия конкретного типа леса.

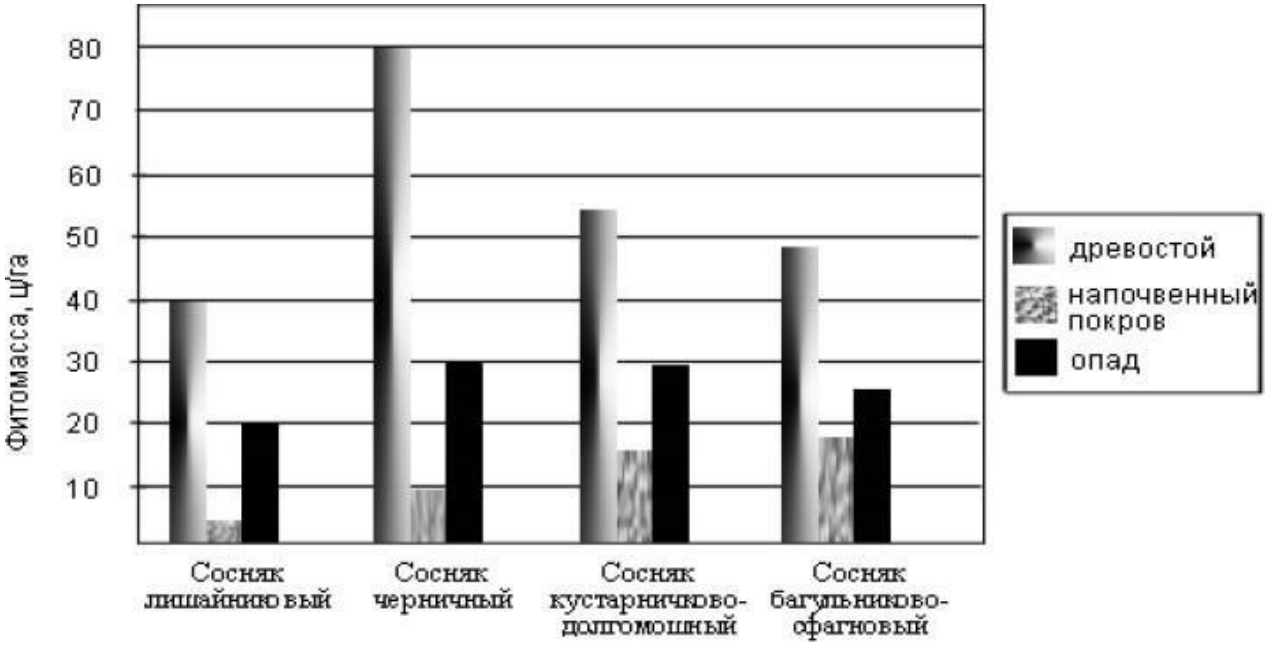


Рисунок 6 – Текущий годичный прирост фитомассы и опад в разных типах сосновых лесов по данным Н.И. Казимирова и др. [13], ц/га

На долю листьев и неодревесневших стеблей растений напочвенного покрова приходится почти половина всего запаса органики - 52-68 %. На разных возрастных этапах древостоя фитомасса напочвенного покрова меняется главным образом в связи с изменением радиационного режима под пологом леса. Так, в загущенных молодняках растения нижних ярусов слабо развиты. По мере старения и изреживания древостоя освещенность обычно увеличивается, что стимулирует развитие живого напочвенного покрова и подлеска. Величина общего годичного прироста фитомассы напрямую связана с годичным

приростом всех компонентов фитоценоза, величина которого связана с возрастом древостоя и экологическими условиями.

Прирост надземной фитомассы достигает 71-78 % от общего прироста. Доля древостоя в ней составляет 73-94 %, а растений напочвенного покрова - 3-11 %. Основная часть прироста растений напочвенного покрова формируется кустарничками, затем, в зависимости от типа леса, лишайниками, мхами или травами. Аналогичная тенденция в изменчивости величины прироста фитомассы установлена и в еловых лесах (рис. 7).

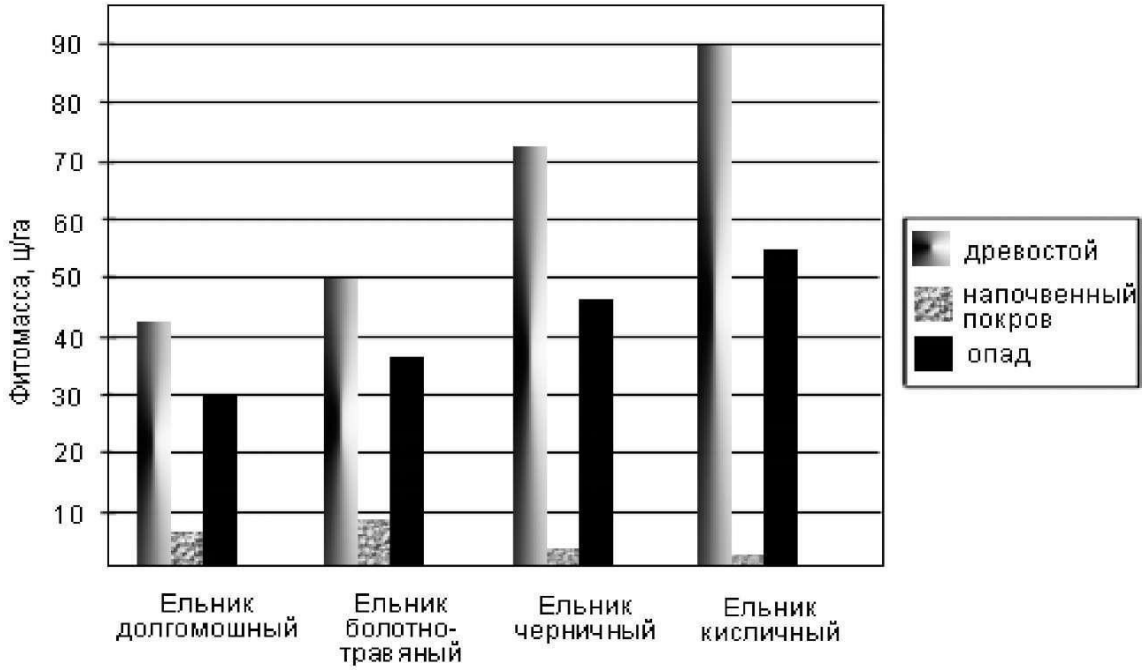


Рисунок 7 – Текущий годичный прирост фитомассы и опад в разных типах еловых лесов по данным Н.И. Казимирова и др. [14], ц/га

Продуктивность листового аппарата растений напочвенного покрова намного ниже, чем деревьев, что связано в основном со снижением освещенности под пологом леса. В течение вегетационного периода 1 г листового аппарата сосны производит (в зависимости от типа леса) от 1 до 1.58 г органики, а растений напочвенного покрова - от 0.18 до 0.88 г. Наибольшая доля в приросте древостоя принадлежит стволам, затем листьев (20-31 %), прирост ветвей составляет 13-17 %, корней 18-19 %. Таким образом, соотношение величин прироста отдельных частей древостоя мало изменяется в

разных типах леса. Так, с ухудшением лесорастительных условий доля ассимиляционного аппарата соснового древостоя в общем приросте увеличивается, а стволов - снижается. При этом наблюдается также и некоторое уменьшение доли надземной части фитоценоза по сравнению с подземной. Аналогичные тенденции прослеживаются и в еловых лесах [15]

В фитомассе лесного сообщества концентрируется огромное количество энергии. В зависимости от типа соснового леса в приросте древостоя за вегетационный период закрепляется от 20,9 до 39,2 млн. ккал/га. На долю годичного прироста растений живого напочвенного покрова приходится от 19 до 36 % энергии, закрепляемой в фитомассе всего фитоценоза (рис. 8). При этом подавляющая часть энергии концентрируется в стволах. Так, в еловых лесах в них сосредоточено 67 - 77 %, в корке - 8 %, в хвое - 7 - 14 %, в корнях - 31 % от общего запаса энергии.

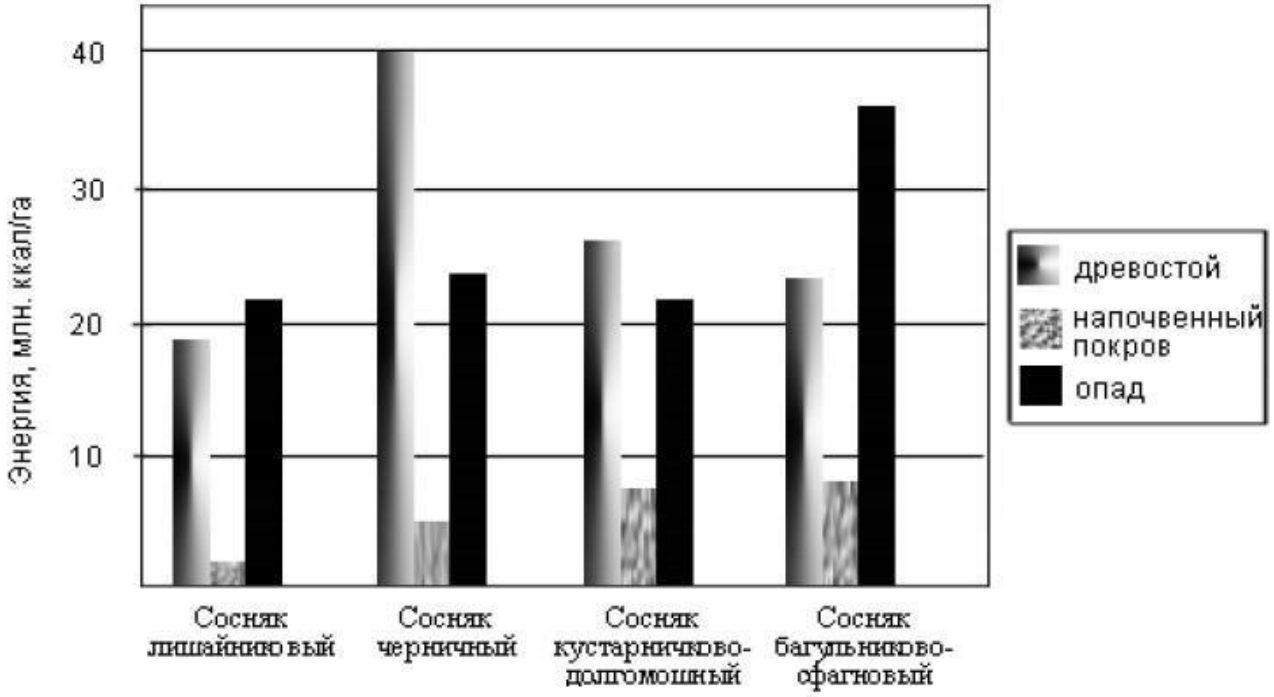


Рисунок 8 – Количество энергии в текущем годичном приросте фитомассы и опаде сосновых лесов разных типов по данным Н.И. Казимирова и др. [13], млн ккал/га

От ее мощности и состава зависят многие почвенные условия и процессы: запас минеральных элементов, образование гумуса, кислотность, состав и

численность почвенного населения, газообмена почвы с атмосферой, проникновение жидких осадков в почву, поверхностный сток, прорастание семян и развитие всходов. В связи с этим сведения о запасах подстилки очень важны для выяснения биогеоценотических процессов, идущих в лесах.

Количество наземного опада в лесах закономерно возрастает с севера на юг, составляя в среднем в лесотундре 1 т/га, в лесах умеренно холодного климата – 3,5 т/га, умеренно теплого – 5,5 т/га, в тропиках – 10,9 т/га.

В пределах каждой растительной зоны величина данного показателя в фитоценозах заметно различается в связи с их составом, строением, возрастом древостоя и условиями местопроизрастания. Например, количество опада в таежных сосняках и ельниках колеблется от 20,5 до 56,0 ц/га в год, что составляет около 50 % от общего прироста. Основная часть опада в этих лесах приходится на листья (40-56 %), значительно меньше на стволы (17-27 %), ветви (18-22 %) и совсем немного - на корни (8-11 %). С улучшением условий произрастания масса опад существенно возрастает.

Участие растений напочвенного покрова в общем опаде достигает 10-40 %, причем с повышением влажности почвы величина этого показателя возрастает. Опад растений напочвенного покрова составляет 93-98 % от массы их текущего прироста. Таким образом, почти весь годичный прирост органики растений нижнего яруса превращается в опад.

Запасы органического вещества в лесной подстилке варьируют в широких пределах: в зависимости от состава фитоценоза даже в одинаковых почвенных условиях они могут различаться иногда почти в 15 раз. Масса подстилки напрямую связана с интенсивностью опада, а значит и с условиями местопроизрастания. В условиях избыточного увлажнения разложение лесной подстилки идет медленнее всего, поэтому в сосняке багульниково-сфагновом ее запасы почти в три раза больше, чем в сосняке лишайниковом. В тропических же лесах растительный опад разлагается настолько интенсивно, что подстилка вообще не успевает сформироваться.

Установлено, что основная доля химических элементов сконцентрирована в древостое - 60-85 % от общего количества всего фитоценоза. С увеличением влажности почвы уменьшается относительное количество элементов питания в растениях древостоя и увеличивается в растениях напочвенного покрова. Связано это с повышением доли массы травянистых растений, кустарничков и мхов. Основная часть элементов питания деревьев аккумулируется в древесине. В зависимости от типа леса в ней содержится от 42 до 51 % азота и зольных элементов, в хвое - от 24 до 36 %, в корке - от 22 до 27 %. Установлено, что с увеличением продуктивности древостоев концентрация питательных элементов в хвое возрастает, а в стволах - уменьшается. Аккумуляция химических элементов в фитомассе в определенной мере связана с продуктивностью древостоев и содержанием в почве воды. Обнаружено, с увеличением влажности почвы концентрация азота, магния и серы в фитомассе повышается, а алюминия и железа - снижается. С повышением продуктивности древостоев содержание калия, кальция, кремния, фосфора, марганца и натрия снижается, а азота - увеличивается. В отличие от ельников в лесных подстилках сосняков азота накапливается гораздо меньше. Среди зольных элементов особенно в больших количествах присутствуют кальций и кремний.

4.3.2 Основные физиологические процессы растений

Биогеоценотическая деятельность фитоценоза осуществляется через непрерывно идущие в растениях физиологические процессы, в связи с чем необходимо изучение материально-энергетических показателей этих процессов. Важнейшими из них являются фотосинтез, дыхание, водный режим и минеральное питание [15]

Фотосинтез – это процесс, в результате которого создается почти все органическое вещество на Земле. Его основным продуктом является крахмал, для создания одной молекулы которого необходимы 6 молекул углекислого газа,

6 молекул воды и 674 ккал солнечной энергии. Одновременно с углеводами при фотосинтезе образуются белки и липиды. Из всего спектра солнечного света фотосинтезирующий аппарат растений может использовать только лучи с длиной волны от 380 до 700 мкм, которые получили название физиологически активной радиации (ФАР).

КПД фотосинтеза в природных условиях не велик, составляя в среднем 0,5-2 % и оставаясь намного ниже потенциально возможного. Одной из главных причин низкой интенсивности фотосинтеза является недостаток углекислого газа в воздухе. Внутри огромного объема лесного фитоценоза содержание углекислого газа в воздухе может заметно различаться. Благодаря разложению органического вещества из почвы в приземный слой воздуха поступает значительное количество углекислого газа, которое в связи отсутствием ветра остается практически на месте. Максимальная концентрация углекислоты в лесу наблюдается на исходе ночи в связи с продолжительным перерывом в фотосинтезе. Минимальное содержание этого газа отмечается днем в межкроновом пространстве, где процесс фотосинтеза идет наиболее интенсивно.

КПД фотосинтеза также зависит от условий освещения. Интенсивность фотосинтеза повышается при увеличении солнечной радиации до определенной величины, после чего данная зависимость становиться прямо противоположной.

Кроме углекислого газа и солнечной радиации, оказывающих прямое влияние на интенсивность фотосинтеза, температурный, водный и минеральный режимы окружающей среды влияют на этот процесс косвенным путем. Выяснилось, что процесс фотосинтеза может идти в довольно узком диапазоне температур воздуха - от +6 до +40 °С. Экстремальные температуры угнетают фотосинтез и повреждают листовой аппарат. Во влажных тропических леса фотосинтез идет в течение всего года (в светлое время суток). В других растительных зонах фотосинтез прерывается: в жарких и засушливых условиях

из-за перегрева листьев и недостатка воды при отсутствии дождей, а в высоких широтах - в связи с наступлением холодного зимнего периода.

Ухудшение условий водоснабжения листьев (из-за снижения влажности воздуха и почвы, а также усиления транспирации) приводит к снижению или даже полному прекращению фотосинтеза. Интенсивность фотосинтеза изменяется в период существование листа. Вначале его величина возрастает, а затем неуклонно снижается.

Скорость фотосинтеза изменяется в связи с этапами онтогенеза растения. Например, в спелых древостоях интенсивность фотосинтеза в 1,5-2 раза ниже, чем в молодняках. В таежной зоне, характеризующейся достаточным или избыточным увлажнением, интенсивность фотосинтеза повышается до конца июля, а затем снижается к концу вегетационного периода до полной остановки. Это явление связано с изменением возраста листьев, длины дня, интенсивности солнечной радиации и температурного режима окружающей среды. Только процесс фотосинтеза идет благодаря солнечной энергии, все другие физиологические процессы растений протекают за счет энергии, высвобождающейся при дыхании.

Дыхание. Растения не только накапливают органику, но и расходуют ее в процессе дыхания. В отличие от фотосинтеза процесс дыхания идет непрерывно (в течение вегетации), на что тратиться на менее половины создаваемой органики. Дыхание растений и почвенных организмов приводит к значительному повышению содержания углекислого газа в подкроновом пространстве в летнее время. Дыхание является процессом прямо противоположным фотосинтезу: молекула крахмала окисляется шестью молекулами кислорода в результате чего образуется шесть молекул углекислого газа, шесть молекул воды и выделяется тепло - 674 ккал. Эта энергия обеспечивает жизнедеятельность живых тканей, а также используется для синтеза промежуточных продуктов - других углеводов, белков и жиров. Во

время фотосинтеза лишь небольшая часть энергии бесполезно теряется, превращаясь в тепло.

Зависимость интенсивности дыхания от факторов среды несколько иная, чем фотосинтеза. Так, диапазон толерантности для дыхания по температуре на несколько градусов шире, чем для фотосинтеза. Водный режим окружающей среды оказывает на процесс дыхания гораздо большее влияние. Избыточное увлажнение угнетает процесс дыхания. Недостаток влаги на первых этапах усиливает дыхание, что сопровождается бесполезной потерей энергии, рассеивающейся в виде тепла.

Различия в экологических условиях разных климатических зон обусловливают закономерные изменения в соотношении интенсивности фотосинтеза и дыхания. При движении в более жаркие и засушливые, а также в более холодные и переувлажненные районы интенсивность фотосинтеза снижается, а дыхания - увеличивается.

Интенсивность дыхания закономерно меняется в течение года, что связано с активностью физиологических процессов в связи с сезонными изменениями факторов среды. Дыхание тканей различных органов растения имеет свои особенности. Его наибольшая интенсивность характерна для листьев, несколько меньше для корней, и совсем незначительна для стволов и ветвей. В процессе старения растений потери энергии на дыхание существенно возрастают. Усиление дыхания в весенний период связано с началом активного роста.

Водный режим. Огромное значение для лесного фитоценоза имеет водный режим окружающей среды. В результате поглощения воды корнями ее содержание в почве уменьшается, что отражается на почвообразовательных процессах и почвенных организмах. Поглощенная растениями вода используется на фотосинтез, но большая ее часть транспирируется. Интенсивность транспирации прямо пропорционально связана с температурой воздуха и солнечной радиацией.

Процессы метаболизма в клетке, обеспечивающие рост и развитие растения, в значительной мере регулируются оводненностью тканей отдельных органов и организма в целом. Для поддержания нормального содержания воды в клетках в период вегетации необходимо равенство скоростей двух процессов - транспирации и поступления воды из почвы в надземную часть.

У растений суши функцию поглощения воды осуществляет не вся корневая система, а только ее часть - корневые волоски. Основная масса сосущих корней лесных растений располагается в верхнем более богатом минеральными веществами горизонте, получившей название ризосферы. Это связано с его свойствами: он быстрее прогревается весной, лучше смачивается осадками, более аэрирован и рыхло сложен. Мощность ризосферы в таежных лесах редко превышает 40 см. У лесных растений развивается микориза, обеспечивающая более эффективное снабжение организмов водой.

Поступление воды в растение происходит в результате корневого давления и транспирации. При этом скорость поглощения воды растением зависит от многих факторов: температуры воздуха и почвы, разности водоудерживающих сил почвы и корней, сопротивления протопласта клеток коры корня передвижению воды, скорости поступления воды к сосущим корням или мицелию микоризных грибов.

Леса умеренного климата на хорошо увлажненных почвах за вегетационный период транспирируют от 200 до 600 мм. Расход влаги на транспирацию определяется степенью развития листового аппарата, биологических особенностей данного вида и состояния ряда экологических факторов (температура и влажность воздуха, температура и влажность почвы и др.). С возрастом древостоя масса листьев увеличивается, и, следовательно, транспирация возрастает.

Минеральное питание. Растения поглощают из почвы самые различные минеральные вещества. Некоторые химические элементы принимают непосредственное участие в превращении энергии в клетках (фосфор), другие

формируют основные продукты жизнедеятельности (азот, сера, калий), а третьи входят в состав физиологически активных веществ, ферментов и гормонов (магний, железо, сера, марганец, медь, бор, цинк и др.). Одни элементы потребляются растениями в большом количестве и называются макроэлементами (азот, фосфор, калий). Другие элементы нужны растениям в малых количествах - микроэлементы (марганец, медь и др.). Поглощение минеральных соединений растениями происходит с определенной ритмикой, что в первую очередь связано с сезонностью. Большая часть элементов минерального питания после поступления в живые ткани растений подвергается различным превращениям. Направленность и скорость этих превращений зависят от типа ткани, органа растения, интенсивности фотосинтеза и дыхания.

Часть элементов, поглощенных растениями, ежегодно возвращается в почву с надземным и подземным опадом. В молодых древостоях величина этого возврата не велика, но по мере их старения она все более и более возрастает. Установлено, что для создания единицы органического вещества древостой требует значительно меньше (в 2-5 раза) минеральных веществ, чем травянистые сообщества.

В лесу химические элементы отчуждаются из круговорота веществ на длительное время, входя главным образом в состав древесины стволов, ветвей и корней. Несмотря на это, баланс питательных элементов в лесу более благоприятный, чем на лугу благодаря интенсивному опаду. По этой причине ряд исследователей пришли к выводу, что содержание элементов питания в почве не является главным лимитирующим фактором продуктивности древостоев. Ведущими лимитирующими факторами являются условия гидротермического режима почвы. Между тем в пределах одной климатической зоны продуктивность растений в некоторых условиях местообитания (заболоченные) весьма заметно ограничивается недостатком элементов питания в почве.

4.3.3 Взаимоотношения между растениями в лесном фитоценозе

В лесном биоценозе возникают самые разнообразные взаимоотношения между видами всех Царств живой природы [15] Однако стратегическое значение для его настоящего и будущего имеют отношения, возникающие между растениями, т. к. любой биогеоценотический процесс в лесу начинается с растений-продуцентов. Жизненное состояние растений в лесу определяется их наследственными свойствами и условиями местообитания, среди которых не последнюю, а иногда и главную роль играют взаимоотношения, складывающиеся между ними. Именно эти взаимоотношения во многом определяют состав, строение и продуктивность не только фитоценозов, но и всего биоценоза в целом. Последствия взаимодействия растений друг с другом отражаются на круговороте веществ непосредственно через изменение продуктивности фитоценоза и интенсивности опада, а также опосредованно - через изменение каких-либо факторов среды. Характер и интенсивность взаимодействий растений между собой зависят от целого ряда внутренних и внешних факторов. К ним относятся биологические свойства видов, их эдификаторная способность, условия местообитания и строение фитоценозов.

Взаимоотношения между растениями могут иметь как положительный, так и отрицательный характер, они могут складываться как между особями одного вида (внутривидовые), так и между особями разных видов (межвидовые). В биогеоценотических исследованиях наиболее важным является изучение взаимоотношений тех видов растений, которые, играя эдификаторную роль, определяют жизнь всех других видов биоценоза, т. е. лесообразующих видов.

Взаимоотношения между высшими растениями, согласно В. Н. Сукачева [30] классифицируются следующим образом:

I. Прямые, или контактные

1. Контактные механические (трение и давление вегетативных органов, охлестывание, эпифитизм);

2. Контактные физиологические (срастание тканей при полупаразитизме, паразитизме и симбиозе);

II. Косвенные трансбиотические

1. Через животных;
2. Через микроорганизмы;

III. Косвенные трансабиотические

1. Аллелосполия;
2. Аллелопатия;
3. Через изменение среды.

Контактные взаимоотношения включают два типа: механические и физиологические. ***Контактные механические*** типы взаимоотношений заключаются в чисто физическом влиянии организмов друг на друга и возникают при простом касании, трении или давлении вегетативных органов растений. Так, в тропических дождевых лесах произрастают крупные древесные лианы, способные привести к поломке ветвей и даже стволов. Под действием ветра в осенне-зимний период ветви березы и осины, находясь в безлистном состоянии, могут нанести серьезные повреждения кронам ели и сосны, сбивая с них хвою (явление охлестывания). Увеличение размеров корневищ и корней со временем вызывает их взаимное давление, затрудняя передвижение веществ. К данному типу относятся также *эпифитные* взаимодействия, возникающие при использовании одними растений других в качестве территории размещения. Так, на стволах и ветвях деревьев поселяются некоторые виды водорослей, лишайников, мхов и цветковых растений (последние только в тропиках). Основные эпифиты в тайге - это лишайники. Никакого физиологического влияния на растения лишайники не оказывают.

Однако, сильно разрастаясь, эпифиты изменяют температуру, влажность корки дерева и ее химизм.

Контактные физиологические типы взаимоотношений происходят при срастании тканей растений. Такой контакт сопровождается обменом веществ

между этими особями. Он наблюдается при полупаразитизме, паразитизме и симбиозе. Растение-паразит эксплуатирует растение-хозяина, забирая у него часть питательных веществ с помощью специальных присосок - ***гаусторий***. Всего известно около 500 паразитных и 2000 полупаразитных видов растений. Роль этих растений в таежных лесах выражена очень слабо (марьянники и мытники).

Срастание корней, стволов или ветвей двух соседних растений одного вида (редко разных видов) приводит к объединению их проводящих систем. Предполагается, что такой тип взаимоотношений обеспечивает выживание особей данного вида в условиях повышенной конкуренции с другими видами растений.

Примером симбиотических взаимоотношений является и микориза - сожительство корней высших растений и гифов микоризных грибов. При этом грибы снабжают растения водой и минеральными веществами, получая взамен органические вещества.

Косвенные трансбиотические взаимоотношения появляются тогда, когда растения одного вида оказывают влияние на другие через посредство их консортов - животных, грибов или бактерий. Например, патогенный гриб, вызывающий заболевание «сосновый вертун» одну стадию спороношения проходит на опавших листьях осины, а другую - на молодых верхушечных побегах соснового подроста, что приводит к многовершинности деревьев. Таким образом, осина оказывает отрицательное влияние на сосну обыкновенную, способствуя ее заражению этим паразитом.

Травоядные животные, питаясь кормовыми видами растений, тем самым оказывают благоприятное влияние на их конкурентов. Поедая плоды зоохорных видов, многие виды животных изменяют флористический состав тех фитоценозов, где появятся всходы из распространяемых ими семян.

Весьма сложные взаимоотношения между растениями возникают при посреднической роли почвенных животных и микроорганизмов. Разные виды

высших растений оказывают неодинаковое воздействие на развитие одних и тех же видов почвенных организмов, что через изменение почвообразовательных процессов сказывается на жизнедеятельности других видов растений.

Косвенные трансабиотические взаимоотношения прослеживаются в тех случаях, когда измененные растениями условия окружающей среды отражаются на росте и развитии растений того же или других видов. Такие взаимоотношения реализуются через аллелосполию, аллелопатию и изменение фитосреды.

Аллелосполия - взаимоотношения, складывающиеся между растениями, посредством изменения биоценотической среды в результате изъятием из нее в процессе жизнедеятельности солнечной радиации, углекислого газа, кислорода, воды и элементов минерального питания. Если при этом происходит существенное уменьшение каких-либо из этих ресурсов, то аллелосполия становится регулирующим типом взаимоотношений и принимает характер конкуренции. В лесу между растениями идет непрерывная конкуренция за свет. Особенно резкие формы она приобретает между особями светолюбивых видов. Теневыносливые и тенелюбивые виды участвуют в этой борьбе менее напряженно. Зачастую перехват света кронами древостоя является главной причиной плохого возобновления не только светолюбивой сосны обыкновенной, но и теневыносливой ели европейской.

В случае ограниченного содержания воды в почве между растениями также возникает конкуренция за этот совершенно необходимый ресурс. Даже в тайге, расположенной в зоне повышенного увлажнения, это явление не редко имеет место в фитоценозах лишайниковой группы типов леса. Здесь к середине вегетационного периода при отсутствии осадков может привести к недостатку для растений воды в почве. В таких экологических условиях острая конкуренция за влагу делает невозможным развитие травяно-кустарничкового яруса, растения которого относятся в основном к мезофитной группе. Только немногие виды ксерофитов, например, вереск обыкновенный и лишайники могут вынести столь засушливые условия среды. Конкуренция за воду с материнским

древостоем в этой группе типов леса тормозит рост и даже приводит к гибели всходы и подрост сосны обыкновенной. В лесах зеленомошной группы типов леса (брусничные, черничные и кисличные типы леса) конкуренция растений за почвенную влагу обычно отсутствует.

Нормальные условия жизни растений невозможны без достаточного количества элементов минерального питания в почве. В любых типах лесных почв растения всегда обнаруживают недостаток каких-либо химических элементов. Большинство таежных видов растений по требовательности к элементам минерального питания относится к олиготрофам и мезотрофам, а эвтрофных видов почти нет.

Конкурентная борьба между растениями развертывается одновременно за все факторы среды и приводит к дифференциации деревьев по классам роста и развития. Установлено, что степень конкуренции между растениями за какой-либо фактор слабеет, если другие условия среды вполне благоприятны для роста и развития. Поэтому на плодородных нормально увлажненных почвах даже светолюбивая сосна обыкновенная может выносить некоторое затенение, не нарушая нормального развития и роста. Эффективным мероприятием, регулирующим конкурентные отношения между растениями, являются рубки ухода.

Аллелопатия - это влияние особых метаболитов, выделяемых листьями и корнями растений, на другие виды растений, животных или микроорганизмов. Такие метаболиты поступают в среду в газообразном, жидком и твердом виде. Они могут привлекать или отпугивать определенные виды животных и микроорганизмов, быть вредными или полезными для других растений. Количество и состав этих веществ зависит биологических особенностей вида растений, жизненности особей и условий произрастания.

Для биоценоза особое значение имеют ингибирующие последствия аллелопатии. Ингибирующие вещества, выделяемые растениями, получили общее название ***колинов***. Ингибирующее влияние колинов на растения

заключается в угнетении тех или иных физиологических процессов (фотосинтез, дыхание, рост, развитие и т. д.). Обнаружено, что одно и то же вещество, отрицательно влияя на один вид, может оказаться положительным для другого и совершенно безразличным для третьего вида. Последствия аллелопатии в определенной степени отражаются на динамике фитоценоза.

Фитонциды - это летучие и нелетучие колины, подавляющие жизнедеятельность многих видов патогенных бактерий, грибов и простейших. Повышая иммунитет растений, они тем самым улучшают санитарное состояние леса. Наибольшее количество летучих фракций фитонцидов выделяется деревьями, особенно хвойными. Летом один гектар лиственного леса образует за сутки около 2 кг, соснового - 5 кг, а можжевелового - 30 кг фитонцидов. Это свойство древесных растений используется в озеленении населенных пунктов, при организации оздоровительных и лечебных учреждений.

Характер взаимоотношения между растениями часто определяется посредством их корневых выделений. Так, в сосняках лишайниковой группы типов леса благонадежное возобновление зачастую отсутствует в связи с тем, лишайники выделяют вещества, препятствующие образованию микоризы, так необходимой сосне особенно в молодом возрасте. После низовых пожаров, уничтожающих лишайниковый покров и подстилку, на минерализованной почве появляются обильные всходы сосны обыкновенной.

Изменение фитосреды (микроклимата и почвенно-грунтовых условий) одними растениями, как правило, опосредованно сказывается на состоянии других растений. Так, совместное произрастание большого числа деревьев, образующих древостой, существенно снижает скорость ветра под пологом леса, тем самым повышая их ветроустойчивость, предотвращая *охлестывание* крон, поломку ветвей, обрыв корней, а также снижая транспирацию.

Верхние ярусы фитоценоза благоприятно влияют на растения нижних ярусов, сглаживая суточную амплитуду температуры и влажности воздуха, делая невозможным солнечные ожоги, снижают вероятность поздневесенних и

раннеосенних заморозков. Отсутствие материнского полога, нивелирующего отрицательные явления среды, зачастую объясняет и отсутствие благонадежного возобновления сосны обыкновенной и особенно ели европейской на вырубках и гарях.

Разные виды растений оказывают неодинаковое влияние на эдафические факторы. Одни виды улучшают, а другие, напротив, ухудшают почвенные условия для своих соседей. К почвоулучшающим видам деревьев относятся ольха, береза и лиственница, снижающие кислотность почвы, повышающие запасы гумуса и минеральных солей в ризосфере. Почвоухудшающие виды деревьев, к которым принадлежат хвойные растения, подкисляют почву, изменяют ее водный, воздушный и солевой режимы в неблагоприятную для многих видов растений сторону.

При разложении органики выделяются различные органические вещества, которые могут тормозить или стимулировать рост тех или иных видов растений. Их состав и концентрация определяются биохимическими особенностями опада, зависящими от биологических особенностей вида. Кроме того, накопление опада в виде мощной подстилки создает неблагоприятные условия для прорастания семян лесообразователей и изменяет гидротермический режим почвы. Это явление широко распространено в таежной зоне, особенно в еловых лесах, где основную часть опада составляет грубая хвоя с большим содержанием смолистых веществ.

Таким образом, взаимодействия между высшими растениями имеют огромное, а подчас и решающее значение в процессах формирования состава, строения и динамики лесных биогеоценозов. При этом конкурентные взаимоотношения между растениями играют главную роль. Искусственное регулирование взаимоотношений между растениями может снизить остроту такой конкуренции и существенно повысить продуктивность древостоев (рубки ухода, создание лесных культур и др.).

4.3.4 Взаимоотношения фитоценоза с другими компонентами лесного биогеоценоза

Жизнедеятельность лесных растений тесно связана со всеми компонентами биогеоценоза. Взаимодействия эти реализуются на физиологическом и физическом уровнях и носят как прямой, так и опосредованный характер. Все компоненты биогеоценоза претерпевают различного рода изменения в пространстве и во времени, в связи с чем меняется интенсивность и характер их взаимодействий (суточные, сезонные и годичные). В случае очень существенных изменений в этих взаимоотношениях может произойти даже смена типа лесного биогеоценоза. Благодаря разнообразным связям фитоценоза с другими компонентами своего и других биоценозов осуществляется малый и большой круговороты веществ и энергии [15]

Все растения в той или иной степени влияют на условия среды, в которой они произрастают. Характер этого влияния зависит от биологических особенностей видов, численности их особей, этапа онтогенеза и состояния растений. Объем пространства, в пределах которого растения изменяют среду обитания, получило название фитосреды. Воздействие растений на экотоп осуществляется в процессе поглощения воды, минеральных веществ, газов, усвоении солнечной радиации и выделении различных веществ (воды, газов, органических и минеральных веществ). Кроме того, почвенные условия претерпевают существенные изменения благодаря накоплению лесной подстилки и разложению опада.

Атмосфера и растения. В результате фотосинтеза и дыхания растений между фитоценозом и атмосферой осуществляется газообмен. Во время фотосинтеза растениями из атмосферы поглощается углекислый газ и выделяется кислород, а при дыхании, наоборот, поглощается кислород и выделяется углекислый газ. Процессы эти носят глобальный характер, определяя газовый состав атмосферы всей планеты. Лесные растения оказывают

некоторое влияние на состав подкронового воздуха, изменяя в нем содержание углекислого газа, кислорода и выделяя фитонциды.

Влияние древостоя на радиационный баланс заключается в перехвате части солнечной энергии, поступающей к почве. Под пологом леса очень мало прямых солнечных лучей и преобладает рассеянная радиация, характеризующаяся пониженным содержанием физиологически активной радиации (ФАР). Поэтому в таких условиях хорошо себя чувствуют только теневыносливые и тенелюбивые виды растений. Степень затенения растений нижних ярусов тем выше, чем больше сомкнутость крон и густота древостоя. Теневыносливые и тенелюбивые растения (ели, пихты), обладая мощными кронами, гораздо интенсивнее задерживают солнечную радиацию, чем светолюбивые растения (сосна обыкновенная, лиственница сибирская) с ажурными высокоподнятыми кронами. Так, ненарушенный перестойный еловый древостой перехватывает до 90 % солнечных лучей.

Температурный режим воздуха в лесу заметно отличается от такового на открытой местности. В летние жаркие дни воздух в лесу прохладнее на 4-7 °С, а ночью - примерно на столько же градусов теплее. Кроме того, амплитуда колебаний температуры воздуха в лесу всегда меньше, чем на открытом месте. Это связано с тем, что мощная надземная часть древостоя, поглощая большое количество тепла солнечных лучей в дневное время, ночью отдает его подкроновому пространству. Кроме того, повышение среднесуточной температуры воздуха в условиях леса связано с отсутствием ветра, который обладает охлаждающим действием. Зимой эти явления выражено менее заметно. Именно по этой причине в лесу весенние заморозки прекращаются раньше, а осенние начинаются позже, чем за его пределами. Все это приводит к формированию в условиях леса гораздо более продолжительного безморозного периода. Особенно благоприятно температурный режим под пологом леса сказывается на подросте ели европейской, которая на открытых местах (вырубки, гари) даже иногда гибнет.

Хорошо развитый лесной фитоценоз существенно сказывается на скорости движения воздуха. Даже в очень ветреную погоду в старом густом лесу в нижних ярусах господствует штиль. Отсутствие ветра приводит в свою очередь к увеличению влажности воздуха, снижению транспирации и физического испарения с поверхности почвы и растений, замедленному перемешиванию воздушных слоев разного газового состава. Зимой отсутствие ветра препятствует сдуванию снега и увеличению рыхлости его покрова. Это в свою очередь препятствует глубокому промерзанию почвы и вымерзанию корневых систем. Кроме того, снижение скорости ветра в лесу делает невозможным охлестывание ветвями лиственных деревьев крон хвойных растений в осенне- зимний период, а главное - резко уменьшает опасность ветровала и бурелома. Вместе с тем безветрие является неблагоприятным фактором для анемофильных и анемохорных растений нижних ярусов, в связи с чем под пологом леса такие виды весьма малочисленны. Степень влияния фитоценоза на движение воздуха определяется его составом, строением, размерами и особенностями окружающих биогеоценозов.

Водный режим (влажность почвы и воздуха) в лесу в значительной степени формируется под непосредственным влиянием самого фитоценоза. Снижение скорости ветрового потока и температуры воздуха, интенсивная транспирация и физическое испарение с огромной поверхности способствуют увеличению влажности воздуха под пологом леса на 10-20 %.

В атмосферном воздухе присутствует множество естественных и искусственных загрязнителей. Для растений особую опасность представляют ***поллютанты*** - выбросы различных токсических веществ промышленными предприятиями и автотранспортом, которые вызывают заболевания и даже гибель растений. Эти загрязнители оказывают негативное воздействие на растения непосредственно, проникая через устьица, а также и косвенно - через почву, куда они попадают с осадками.

Взаимодействие лесных фитоценозов с атмосферой отличаются суточной, а в высоких широтах еще и сезонной изменчивостью в связи с термо-, гидро- и фотопериодизмом. Характер и степень влияния фитоценоза на атмосферу обусловлены особенностями его состава и строения.

Иногда влияние атмосферных явлений на лес приобретает катастрофический характер. Это происходит в результате ураганных ветров, навала снега, градобоя, морозов, сильных ливневых дождей и продолжительной засухи.

Почва и растения. Значение почвы для растений невозможно переоценить. Почва является субстратом, позволяющим лесным растениям занимать определенное положение в пространстве. Взаимодействие фитоценоза с почвой заключается, с одной стороны, в поглощении корнями растений воды и минеральных соединений, а, с другой, - в выделении ими различных веществ. Эти вещества поступают в почву в процессе жизнедеятельности растений, а также при разложении подстилки. Так возникает малый круговорот веществ и энергии.

Оказывая влияние на жизнедеятельность животных и микроорганизмов, обитающих в почве и подстилке, фитоценоз тем самым опосредованно воздействует на почвообразовательный процесс. Характер взаимодействий фитоценозов с почвами в значительной мере связан с флористическим составом, особенностями эдификаторов и их возрастом, сомкнутостью полога, густотой древостоя и пр.

Объем среды, в которой взаимодействуют растения и почва зависит, с одной стороны от водных и физико-химических свойств самой почвы, а, с другой, от типа и степени развития корневых систем. В лесах наиболее глубоко (до 3 м) проникают корни растений со стержневой системой на мощных рыхлых и сравнительно плодородных почвах (например, у сосны обыкновенной).

Заболоченность, близкое залегание скальных пород, грунтовых вод и засоленных почвенных горизонтов, а также вечная мерзлота уменьшают

глубину проникновения корней растений. В пределах одного и того же климатического района продуктивность фитоценоза полностью определяется почвенно-грунтовыми условиями.

Фитоценоз в значительной степени обусловливает особенности температурного режима почвы. Почва в лесу в течение теплого периода остается несколько холоднее, чем на открытой местности. Зато благодаря мощному и рыхлому снежному покрову, характерному для леса, глубина промерзания почвы меньше, а период ее оттаивания короче, что благоприятно сказывается на жизнедеятельности всего почвенного населения. Таким образом, для леса характерно формирование более мягкого и ровного температурного режима не только воздуха, но и почвы.

Водный режим почвы, также, как и температурный, во многом определяется влиянием фитоценоза. Его надземная часть задерживает и испаряет определенное количество атмосферных осадков. Много почвенной воды расходуется растениями в процессе транспирации. Однако влагосберегающая роль леса, как правило, особенно в таежной зоне, превалирует. Снег, выпадающий в лесу, не сдувается ветром, и после его таяния вода остается на месте, а не уносится бесполезно с талыми водами в водоемы, как это обычно случается на открытых местах. Благодаря мощной подстилке в равнинных лесах поверхностный и внутрипочвенный сток практически отсутствует. Все это значительно увеличивает запасы влаги в почве лесных массивов и прилегающих территорий.

Минеральный режим почвы формируется под влиянием различных компонентов биогеоценоза, в т. ч. и фитоценоза. Минеральные соединения извлекаются корнями деревьев из глубоких слоев почвы, закрепляются в органике и с опадом поступают на поверхность почвы. Образующаяся из опада лесная подстилка постепенно разлагается, и минеральные элементы снова становятся доступными для растений. Таким образом совершается малый биологический круговорот веществ в лесном биогеоценозе, в результате

которого почва не истощается, а наоборот, зачастую (в лиственных лесах) даже обогащается питательными элементами.

Соотношение между количеством поглощенных растениями и возвращенных после минерализации опада веществ в почву зависит от климатических условий, продуктивности, этапа онтогенеза, биохимического состава, а также от видового состава и количества почвенных сапротрофов.

Следует иметь в виду, что характеристики некоторых почвенных факторов, в т. ч. и содержание минеральных солей, являются следствием жизнедеятельности не столько нынешних, сколько предшествующих поколений организмов, населявших биоценоз.

Под влиянием лесных растений происходит формирование микрорельефа в виде пристволовых возвышений, кочек и зарастающего валежа. В условиях повышенной влажности почвы они представляют собой более благоприятные условия для роста и развития многих видов растений, в т. ч. и для подроста.

Таким образом, лесные фитоценозы оказывают сильнейшее средообразующее влияние, формируя фитосреду. Решающую роль при этом играют эколого-биологические свойства лесообразующих видов. Так, теневыносливые виды деревьев (ели и пихты), образующие в благоприятных условиях разновозрастные густые древостои с сомкнутым пологом, оказывают гораздо более сильное влияние на среду, чем светолюбивые (сосна обыкновенная, лиственница сибирская) одновозрастные редкостойные древостои с изреженным пологом. Под пологом темнохвойных лесов создается сильное затенение, стоит почти полный штиль, амплитуда температуры и влажности воздуха сглажены, почвы очень кислые. В светлохвойной тайге эти особенности фитосреды менее выражены.

Лесные биогеоценозы оказывают влияние не только на среду своего обитания, но и на местообитания соседних биогеоценозов. Так, лес влияет на гидрологический режим соседних территорий, причем самым разнообразным образом. Он замедляет поверхностный сток, удерживает талые воды,

предотвращает ветровую и водную эрозию, паводок и последующее обмеление рек. Леса влияют на гидрологический режим даже других соседствующих с ними растительных зон посредством увеличения полноводности рек и влажности воздуха.

В лесном хозяйстве основными приемами, позволяющими регулировать и улучшать почвенные условия, являются осушительная мелиорация, известкование, внесение минеральных удобрений и разреживание древостоев.

Фауна и растения. Лесной фитоценоз характеризуется наличием значительного числа связей (прямых и косвенных) между представителями флоры и фауны, имеющих для биогеоценоза в целом самые различные последствия. При этом решающее значение имеют результаты взаимодействия живых растений с фитофагами, а их опада - с сапрофагами.

Фитофаги, поедая часть первичной продукции, естественно, снижают жизнеспособность растений. В обычных условиях деятельность фитофагов не имеет разрушительных для фитоценоза последствий. Лишь при определенном стечении благоприятных обстоятельств численность фитофагов может увеличиться до размеров, вызывающих гибель растений лесообразующих видов растений, а значит и всего биоценоза. Так, гусеницы сибирского шелкопряда *(Dendrolimus superans)* в благоприятных погодных условиях при отсутствии патогенов, паразитов и хищников, быстро размножаются и, питаясь хвоей, нередко приводят к гибели сосну сибирскую *(Pinus sibirica)* на сотнях гектаров. Серьезный ущерб лесу могут нанести и лоси *(Alces alces),* поедающие побеги молодых сосенок. Мышевидные грызуны, обыкновенная белка *(Sciurus vuldaris)* и клесты *(Loxia)* уничтожают огромное количество семян хвойных растений (до 70 % урожая в семенной год), тем самым препятствуя процессу лесовозобновления.

Кроме прямого уничтожения растений многие виды животных оказывают и косвенное влияние на фитоценоз. Уплотнение почвы на звериных тропах, вытаптывание всходов, разрыхление почвы кабанами, кротами и другими более

мелкими почвенными животными приводит к усилению мозаичности в живом напочвенном покрове и гибели подроста.

Животные сапрофаги, питаясь мертвым органическим веществом, способствуют его разложению и обогащению почву минеральными соединениями. При этом они улучшают аэрацию и структуру почвы, содействуя созданию для растений не только благоприятного минерального, но и воздушного и водного режимов.

Микроорганизмы и растения. Взаимодействие растений с микроорганизмами в лесных биогеоценозах осуществляются в двух средах - в атмосфере и почве. Влияние микроорганизмов на растения может быть прямыми и косвенными, положительными и отрицательными. Характер и масштаб таких взаимодействий определяется климатическими и эдафическими условиями.

Для растений наиболее важной и полезной является сапрофитная деятельность микроорганизмов в подстилке и верхнем слое почвы, в результате чего высвобождаются минеральные вещества. Мощность и состояние подстилки, а также степень развития гумусового слоя могут свидетельствовать об эффективности деятельности микроорганизмов.

Весьма важными для лесного фитоценоза являются симбиотические связи с некоторыми видами грибов и бактерий. Благодаря такому симбиозу снабжение высших растений водой, минеральными солями и азотистыми соединениями существенно улучшается. В результате продуктивность древостоев повышается.

4.4 Зооценоз

Жизнь всех компонентов лесного биоценоза тесно связана с его животным миром [15,36]. ***Зооценозом*** называется совокупность взаимосвязанных и взаимозависимых видов животных в пределах биоценоза. Животные трансформируют продукцию первичных продуцентов в состав своих тел и в отходы жизнедеятельности, перемещают вещества и энергию внутри

биогеоценозов и между ними, участвуют в газообмене с атмосферой и почвой, частично разлагают мертвую органику, опыляют цветки и распространяют плоды и семена многих видов растений. В свою очередь сами животные теснейшим образом связаны с особенностями разных типов лесных биогеоценозов, обнаруживая при этом существенные качественные и количественные отличия. Одни животные находят лучшие условия жизни в хвойных лесах, другие - в лиственных, третьи - в смешанных.

Каждому типу леса свойственны свои особенности фитоценоза, микробиоценоза, почвенно-гидрологические условия и фитосреда, которые и обусловливают тот или иной видовой состав и численность животных. При этом характеристики зооценоза не остаются постоянными, претерпевая существенные изменения во времени и в пространстве в связи изменением разнообразных внутренних и внешних факторов.

Многообразие связей животных друг с другом и остальными участниками биоценоза сводятся к четырем типам:

1. ***Топические*** связи отражают определенную требовательность животных к условиям местообитания (температура, влажность, химический состав среды и др.);
2. ***Трофические*** связи характеризуют видовой состав звеньев пищевых цепей;
3. ***Фабрические*** связи возникают тогда, когда материалом для постройки убежища служат части другого организма (гнезда птиц);
4. ***Форические*** связи реализуются при переносе организмов или их зачатков ***(зоофилия, зоохория)***.

В любом биогеоценозе животные являются лишь потребителями готового органического вещества. При этом трофические связи всегда являются ведущими как во взаимоотношениях животных между собой, так и с другими компонентами биоценоза. В круговороте веществ и энергии животные принимают участие, являясь участниками нескольких трофических уровнях.

Фитофаги питаются растениями. Зоофаги (хищники и паразиты), живут за счет фитофагов. Сапрофаги перерабатывают остатки растений и животных, образуя вместе с сапрофитами группу сапротрофов.

Исходя из качества поедаемого корма Д.В. Панфилов [25] выделяет следующие группы:

I. Фитофаги

1. ***Филлофаги*** (листья);
2. ***Ксилофаги*** (древесина);
3. ***Ризофаги*** (корни);
4. ***Карпофаги*** (плоды и семена);
5. ***Антофилы*** (пыльца и нектар);
6. ***Микофаги*** (плодовые тела грибов и мицелий):
7. ***Фитодетритофаги*** (мертвые растительные остатки).

II. Зоофаги

1. ***Собственно зоофаги*** (живые организмы);
2. ***Зоопаразиты*** (кровь животных):
3. ***Капрофаги*** (экскременты):
4. ***Некрофаги*** (трупы).

Биогеоценотическая значимость вида животного определяется не только типом его питания, но и численностью. Естественно, что доминирующие виды животных принимают наибольшее участие в круговороте веществ и энергии. Масса крупных позвоночных ***(мегафауна)*** в биоценозе представлена небольшим числом особей, обычно связанных с несколькими типами леса. Масса и численность мелких позвоночных ***(макрофауна)*** значительно больше. Беспозвоночные ***(мезофауна и микрофауна)*** характеризуются огромной численностью мелких особей, как правило, уже связанных с определенным типом леса. Кроме показателя биомассы роль вида животного в биоценозе, конечно, оценивается также и последствиями его взаимодействий с другими компонентами биогеоценоза.

Животных, обитающих в лесных биогеоценозах, условно делят на две группы:

I. Наземные животные;

II. Почвенные животные.

Наземные животные в лесах представлены двумя подгруппами:

1 – позвоночными:

- млекопитающие *(Mammalia),*
- птицы *(Aves),*
- рептилии *(Reptilia)*
- амфибии (*Amfibia*) и

2 – беспозвоночными:

- насекомые *(Insecta),*
- моллюски *(Mollusca),*
- черви *(Vermes).*

4.4.1 Позвоночные животные

Позвоночные животные играют главную роль в надземной части биогеоценоза. Они прямо или косвенно участвуют трофически в превращениях органического вещества, создающегося автотрофными организмами. По способу питания выделяют следующие группы животных: ***травоядные***, ***хищники***, ***паразиты***, ***сапрофаги***. В связи с перемещениями некоторых животных цепь питания может начинаться в одном биоценозе, а заканчиваться в другом [15]

Среди позвоночных животных травоядные в круговороте вещества и энергии принимают основное участие, в связи с чем на их долю приходится около 90 % биомассы всех позвоночных в лесу.

Масса пищи, поедаемой позвоночными животными в течение года, в десятки раз превышает их биомассу, достигающую нескольких сотен килограммов на 1 гектар. Однако по сравнению с годичным приростом фитоценоза, эта величина совершенно ничтожна.

Основными лесными фитофагами в дальневосточной зоне являются ***кабан***, ***изюбрь***, ***уссурийский лось, амурский горал***, ***снежный баран, дальневосточная кабарга, дальневосточный северный олень*** и ***пятнистый олень***. Гораздо

меньшая масса лесных растений поедается ***бурым*** и ***гималайским медведями***, ***белкой***, ***мышами***, ***растительноядными птицами*** и др.

Влияние крупных травоядных на фитоценоз весьма незначительно. Обкусывание вершинок молодых деревьев приостанавливает их рост в высоту, приводит к многовершинности и искривлению стволиков. Объедание копытными и зайцем-беляком коры может привести к усыханию вершин деревьев и даже к их гибели. В таежных лесах животные-фитофаги наиболее интенсивно поедают кору ив, рябины и осины. Поедание коры и листвы, а также повреждение корневых систем (кабан) копытными животными ослабляет деревья и снижает их устойчивость к поражению насекомых-вредителей и патогенных организмов. Вытаптывание всходов и подроста дикими животными в лесах, где их численность невелика, не имеет сколько-нибудь существенного значения для процессов лесовозобновления.

Интенсивное ощипывание хвои и почек у сосны обыкновенной тетеревом *(Lyrurus tetrix)* и глухарем *(Tetrao urogallus)* также способствует многовершинности и нарушению нормальной архитектоники кроны. До 70 % всходов и молодого подроста древесных растений повреждается мышами, полевками. Растительноядные птицы питаются также почками, сережками и молодыми побегами березы плосколистной и березы даурской.

Как правило, потери вегетативной массы в результате деятельности позвоночных фитофагов невелики и потому не могут существенно отразиться на жизни фитоценоза. Зато на лесовозобновлении они зачастую сказываются весьма существенно и негативно. Огромное количество семян и плодов лесных растений съедают или повреждают растительноядные птицы и грызуны. В широколиственных лесах наиболее интенсивно в качестве корма животные используют плоды дубов *(Quercus),* и рябины, а в тайге - семена сосен, елей, пихт, лиственниц, плоды берез, черники, брусники и голубики *(Vaccinium uliginosum).* В хвойных лесах в отдельные годы до 70 % семян лесообразующих видов истребляется кедровкой *(Nucifriga caryocatactes),* клестами, дятлами

(Dendrocopos) и обыкновенной белкой. Степень участия копытных и хищников в уничтожении плодов и семян совершенно незначительна [15]

Кормовая ценность растений напочвенного покрова не высока, а глубокий снег делает их и вовсе недоступными для животных в течение большей части года. Поэтому в лесах травянистая растительность поедается ими менее интенсивно, чем, например, в степях.

Пластические вещества, накопленные летом листовым аппаратом древесных растений, к зимнему периоду переходят в стволы, ветви и корни, повышая кормовую ценность последних. Поэтому деревья представляют для большинства видов млекопитающих и птиц главный источник питания в период зимней бескормицы.

Косвенное влияние позвоночных животных на лес может иметь место через изменения среды обитания в результате их деятельности. Так, серьезные нарушения гидрологического режима в лесах происходят в результате постройки европейским бобром плотин на небольших лесных речках. Это приводит к повышению уровня воды в реке, прибрежные участки леса затопляются, и он гибнет.

Отличительной особенностью лесных биогеоценозов является обилие насекомоядных видов птиц. Эти животные играют исключительно важную санитарную роль в лесу, снижая численность насекомых-вредителей на 40-70%. Установлено, что особи каждого вида предпочитают определенные виды насекомых. Так, дятлы преимущественно уничтожают личинок короедов *(Ipidae)* и усачей *(Cerambycidae),* кукушки *(Cuculus)* - крупных мохнатых гусениц, стрижи *(Apus)* - комаров, мошек и тлей и т. д.

Некоторые виды птиц являются полифагами, поедая и насекомых-вредителей и семена деревьев, играя, таким образом, двойственную для леса роль. Так, дятлы и обыкновенная белка иногда уничтожают до 80% урожая семян хвойных растений. Кедровка, хотя и питается семенами («кедровыми орешками») сосны корейской *(Pinus koraiensis),* наряду с бурундуком *(Tamias*

sibiricus) способствует распространению этого вида. Такова же и роль сойки *(Garrulus glandarius)* в отношении дуба. Дело в том, что тяжелые семена этих растений оказываются под пологом материнского древостоя и дают всходы, гибнущие из-за крайне низкой освещенности. Делая запасы пищи на зиму, упомянутые виды животных часто теряют свои кладовые, чем и способствуют распространению семян этих ценных видов деревьев.

Хищные птицы *(Falconiformes)* и совы *(Strigiformes)* способствуют успешному возобновлению леса, истребляя мышевидных грызунов - основных потребителей семян. Так, за ночь одна особь ушастой совы *(Asio otus)* может отловить до 15 полевок.

Огромное значение в жизни леса имеет *зоохория* - перенос зачатков организмов животными. ***Эндозоохория*** связана с поеданием животными сочных плодов (рябина, черемуха, черника, брусника, малина и др.) и плодовых тел микоризных грибов, в результате чего семена и споры переносятся на большие расстояния. Сочные плоды растений привлекают многие виды растительноядных птиц, копытных животных и даже хищников (бурый медведь, лисица, куница).

Эпизоохория (экзозоохория) - это разнос животными семян, прилипающих к лапам или цепляющихся к шерсти и перьям (сабельник болотный). ***Синзоохория*** в лесу реализуется при устройстве животными (обыкновенная белка, мыши, полевки, бурундук, сойка, кедровка) кладовых семян (сосны, ели) и плодов (березы, дубы, лещина), которые они очень часто теряют. Это способствует эффективному и более равномерному расселению растений по своим ареалам. Для того, чтобы подчеркнуть роль птиц в распространении семян и спор как эндо-, так и эпизоохорно, используют термин ***орнитохория***. Семена многих видов лесных травянистых растений имеют сочные придатки - элайсомы (фиалки), привлекающие муравьев, которые заготавливая их способствуют распространению этих видов растений. Такой вид зоохории получил название *мирмекохории.*

Подвижность большинства видов позвоночных животных позволяет им использовать огромные территории. Поэтому тот или иной вид животного в разные периоды года может встретиться в различных типах биогеоценозов в пределах одного или разных типов растительности. Так, в период гнездования тетерев предпочитает смешанные леса с развитым подлеском, а к концу лета он перемещается в хвойные леса, где созревает обильный урожай ягод. Сезонные перелеты многих видов лесных птиц в другие природные зоны связаны с поиском пищи и мест, удобных для вывода потомства. Максимальная численность мышевидных грызунов наблюдается в тех фитоценозах, в которых они находят больше всего корма в данный период времени. Хорошо прослеживается миграция в поисках корма лесных копытных животных (лось, олень, кабан) и грызунов (белка).

Степень влияния позвоночных фитофагов на процессы превращения веществ и энергии в биогеоценозах обусловлена сезонными и годичными колебаниями их численности, различающейся в отдельные годы в десятки раз. Причины этого связаны с изменчивостью целого ряда факторов: наличием корма, погодными условиями, наличием болезней и хищников и др. Численность лесных хищников определяется преимущественно колебанием численности их жертв, т. е. фитофагов. Любые изменения в составе и строении фитоценоза сказываются на видовом составе и численности позвоночных животных. Особенно отчетливо это прослеживается после различного рода серьезных нарушений (пожары, ветровал, рубка леса и др.).

Чрезмерное увеличение плотности популяций позвоночных животных нередко заставляет прибегать к защите от них молодого поколения лесообразующих видов. Для ограничения численности животных применяются различные методы. Например, отстрел промысловых травоядных животных ведется до размеров оптимальной плотности.

Химический метод отличается высокой эффективностью, но зачастую через трофические цепи наносит вред и другим представителям фауны.

Поэтому химические вещества используются для защиты от поедания растений животными лишь на ограниченных площадях (лесные питомники).

Существуют методы, позволяющие регулировать численность позвоночных животных, путем изменения какие-либо условий экотопа. Например, существенное снижение численности грызунов, уничтожающих до половины всех семян деревьев, достигается скашиванием травянистых растений и ликвидацией захламленности. На ограниченных территориях весьма эффективным является огораживание и укрытие всходов и молодых растений различными материалами. К мероприятиям, увеличивающих численность насекомоядных птиц относятся: вывешивание скворечников, подкормка в зимний период и охрана мест гнездования.

На Дальнем Востоке насчитывается свыше 80 видов млекопитающих, большинство из которых являются либо лесными обитателями, либо связанными с лесными экосистемами. В систематическом порядке приводим перечень этих животных [38].

Насекомоядные представлены 14 видами. Наиболее важные из них: ***дальневосточный ёж, дальневосточный крот-могера, средняя могера, гигантская бурозубка, большая белозубка, кутора, мелкая белозубка*** и др. Среди них есть эндемичные виды: ***крот-могера, бурозубки*** и др.

Рукокрылых на Дальнем Востоке около 16 видов (их число уточняется). Среди них обычны: ***кожановидный и восточный нетопыри, большой двухцветный кожан, длиннокрыл, восточная вечерница, большой и малый трубконосы*** и др. Эндемичные виды - ***восточный нетопырь, большой кожан, малый трубконос*** и др.

Зайцеобразные представлены 4 видами: ***дальневосточные формы зайцев (требуют уточнения), заяц-беляк, пищуха***.

Грызуны - их достаточно много, около 30 видов. Отмечаем наиболее встречающихся: ***летяга азиатская, белка, бурундук, дальневосточная мышовка, азиатская лесная мышь, полевая мышь, мышь-малютка, черная и***

серая крысы, крысовидный хомяк, даурский хомячок, дальневосточная полевка, лемминговая полевка, лесной лемминг, амурский лемминг, дальневосточный цокор и мн. др. Фауна грызунов сложна, а ее представители очень подвижны, высокоадаптивны к изменяющимся условиям и способны к массовому размножению в годы активного Солнца и благоприятных условиях питания.

Хищные Дальнего Востока представлены 21 видом, большая часть которых имеет почти повсеместное распространение. Наиболее характерные для фауны: ***тигр*** (иногда делят на северную и южную форму), ***леопард*** (барс), ***дальневосточный*** (лесной) ***кот***, ***куница-харза, белогрудый медведь, бурый уссурийский медведь*** (есть подвиды), ***енотовидная собака, волк*** (существование красного волка подвергается сомнению), часто называется ***монгольский волк***. Интересны и обычны для лесов Дальнего Востока ***рысь, барсук, лисица, выдра, колонок, соболь и росомаха.*** Встречаются: ***ласка, хорь, горностай*** и др.

Парнокопытные в фауне Дальнего Востока насчитывают 8 видов. Зоогеографическое значение имеют ***кабан***, ***изюбрь***, ***уссурийский лось, амурский горал***, ***снежный баран, дальневосточная кабарга, дальневосточный северный олень*** и ***пятнистый олень***. Однако трофическую, а значит, и экосистемную роль выполняют все парнокопытные [38].

Кормовой режим ***кабана*** подробно изучен известным зоологом Дальнего Востока Г.Ф. Бромлеем. Среди растительных кормов он насчитал 73 вида растений (их плоды, семена, вегетативные органы). В группу основных, наиболее поедаемых кабаном видов, названы: сосна корейская (кедр), дуб монгольский, орех маньчжурский, лещина (2 вида), леспедеца - в течение вегетации, а зимой - хвощ и лилия двурядная (Хэнсона). К случайно поедаемым видам отнесены 24 вида: ильм, рододендрон, брусника, водяной орех, хвоя пихты и др. Потребляют кабаны грибы и лишайники. Из культурных растений предпочитают картофель, кукурузу и сою. Из животных кормов кабана в рацион

питания входят: насекомые, бокоплавы, дождевые черви, моллюски, рыбы, лягушки, птенцы в гнездах и т.д. В трудные кормовые периоды кабанам сопутствуют болезни, в том числе инфекционные (свиная чума), от которых его поголовье может сократиться до 70% от общей численности.

Дальневосточная кабарга приурочена к горным хвойным лесам Дальнего Востока вблизи каменистых обнажений. Она избегает редколесья, стлаников и высокогорной тундры. В пищу употребляет около 100 видов растений, среди которых: рябина, осина, клен, ива и чозения, черемуха и рододендроны. Зимой потребляет хвою сосновых видов и тиса, лишайники и др. Враги кабарги - харза, волк, росомаха, иногда и соболь.

Изюбр питается около 70 видами растений, так основная его пища - кустарники и подрост (66%), остальная - травянистые виды (34%). Наиболее потребляемые виды растений: ива, черемуха, смородина, сирень, чубушник, клен, ильм, рябинник, липа, ясень, актинидия, виноград, аралия, бересклет и т.д. Обновленные данные расширяют ассортимент меню изюбра до 90 видов растений. Надо думать, этот великолепный зверь в пищу использует еще больше видов растений разных систематических категорий. Например, изюбр выходит на морские побережья, где охотно поедает водоросли и пьет морскую воду, содержащую много химических веществ и соединений.

Дальневосточная косуля распространена в Приморье и Приамурье почти повсеместно. Северная граница ее встречаемости проходит в южной части рек Тугур, Амгунь и Амур, вплоть до морского побережья. В неблагоприятные годы жизни косуля кочует, собираясь в стада по 6-12 голов. Питается она многими древесными и травянистыми растениями, в том числе хвоей кедра и пихты. В зимнем корме косули большое участие принимает граб и отчасти жимолость. Нападают на нее: волк, медведь, леопард, рысь, росомаха, харза.

Пятнистый олень - символ уссурийской тайги («олень- цветок»), эндемик фауны Дальнего Востока, хотя и в последние годы мнения о значении этого животного у биологов разделились. Основной его ареал расположен в

южной части Приморья. Хорошо разводится в неволе и в условиях полувольного паркового хозяйства (например, на островах). По многолетним наблюдениям Г.Ф. Бромлея [5], составлен перечень степени поедаемости растений:

I. Группа - основные кормовые виды: дуб, аралия, липа.

II. Группа - второстепенные виды: леспедеца, смилакс, акантопанакс, осока, ильм, орех маньчжурский, клен, акатник, лабазник, ясень.

III. Группа - третьестепенные: бузина, элеутерококк, лещина, актинидия, черемуха, малина и т.д. (всего около 50 видов).

IV. Группа - редко поедаемые виды: папоротник, лимонник, береза, граб, барбарис, крушина, камыш, фиалка, ирис.

V. Группа - растения, потребляемые как минеральное питание: зостера (взморка), ламинария.

VI. Группа - растения, реже, чем в группе IV: лук, синюха, лютик, чемерица, герань, подмаренник, бадан, калужница, вероника, прилипало, лилия, донник, лапчатка, гвоздики, рододендрон, мятлик, кедр. Эти растения олени, по-видимому, используют в качестве лекарственных средств.

VII. Группа - сельскохозяйственные культуры, которые по степени поедаемости располагаются так: кукуруза, овес, гречиха, соя, фасоль, чумиза и т.д.

Как видно, пятнистый олень практически многояден. Иногда это становится для человека проблемой в случае его высокой встречаемости. Вероятно, это и вызывает озабоченность у специалистов по охране природы.

Амурский горал имеет небольшой, узко ограниченный ареал на Юге Дальнего Востока. Основной стацией горала являются вершины гор и скалистые обнажения - гольцы. Питается он осокой, мятликом, лапчаткой, смолевкой, зубровкой и многими другими растениями. Зимой горал потребляет побеги (стебли с почками) дуба, липы, кленов, ильмов, бузины, ореха маньчжурского,

аралии, спирей, элеутерококка и других видов растений. Имеет эндемичный статус.

Снежный баран живет на севере Амурской области, преимущественно по склонам Станового хребта, выходит на Охотское побережье до бассейна р. Уда. Предпочитает скалистые места. Численность его ограничена, нуждается в охране от всякого вида промысла.

Уссурийский лось - сравнительно мелкий подвид, обитающий в Амурской области, на юге Хабаровского края и в северном Приморье [16]. Лось периодически (сезонно) мигрирует. С наступлением осени он уходит в горы, весной - спускается в долины, ближе к водоемам - рекам и озерам. Иногда выходит на морское побережье. В лесах лось в холодное время года находит достаточно растительного корма. Следы миграции лося хорошо заметны по объеденным кустам и молодым деревьям. Лось потребляет 25-30% растений от лесной флоры, но кочует на болота и другие ровные места, где его растительное меню расширяется. В трудное для питания время (обычно зимой) лось поедает лишайники и кору многих древесных пород, даже сосны корейской и лиственницы.

Враги лося - волк, бурый медведь, тигр. На лосят нападают рысь и росомаха.

Дальневосточный северный олень встречается вдоль Байкало-Амурской магистрали до побережья Охотского моря. На Дальнем Востоке это животное придерживается условий горной тундры. Питается лишайниками (ягелем), брусникой и другими северными видами растений. В отличие от других парнокопытных, северный олень не боится снежных сугробов. В осенне-летний период кормится на марях, где потребляет гидрофильные виды растений (вахта, кубышка, стрелолист и др.). Поедает и побеги древесных растений - березы, ольхи и кустарников. На северного оленя нападает волк и бурый медведь, иногда росомаха и рысь.

Птицы Дальнего Востока. «Летающая фауна» Дальнего Востока очень велика по видовому составу, морфологии и габитусу [3,5,16,19]. Конечно, не все птицы обитают в лесах, но большинство из них соприкасается с лесами на основе питания (трофическом уровне) и образа жизни. Есть совсем маленькие птички (желтоголовый королек весом не более 5,5 г и весьма крупные - белоплечий орлан, беркут и т.д. В биосистематическом и географическом отношениях птицы Дальнего Востока также очень разнообразны: представитель тропической орнитофауны - буробокая белоглазка живет в долинных лесах (в кронах деревьев) и есть типичные северные птицы, обитающие в лесотундре (куропатки, совы и т.д.).

На территории Уссурийского заповедника во время перелетов весной и осенью, а также зимой встречается около 160 видов птиц. В горных и долинных лесах этого заповедника поселяются птицы, характерные как для южных, так и для северных экосистем Приморья и Южного Приамурья. Обитатели северной тайги - глухая кукушка, корольковая пеночка, соловей-свистун - встречаются там же, где и птицы южных лиственных лесов - восточноазиатская совка, ширококрылая кукушка, серый личинкоед и т.д. Распространенные в России ястреб-тетеревятник и длиннохвостая неясыть обитают рядом с южным хищником сарычем ястребиным и малым перепелятником. Нередко можно встретить темно-синего красавца с красным клювом - широкорота и выходцев из южных смешанных лесов - мухоловок. В этих же местах обычен и рябчик - обитатель смешанных и хвойных лесов умеренной зоны. Днем слышны голоса сизого дрозда, короткохвостки и бледной пеночки, ночью - убаюкивающий голос иглоногой совы и звуки от индийского козодоя. Слышны «песни» и знакомых птиц - обыкновенной кукушки, гаички, пищухи, поползня, раздается барабанная дробь большого пестрого и белоспинного дятлов (в заповеднике их 8 видов, включая желну). Изредка встречаются и такие крупные птицы, как черный аист, сооружающий свое жилище на деревьях. Водоемы заповедника посещает серая цапля.

В Уссурийском заповеднике мало дневных хищных птиц, малочисленны и кулики, зато довольно обычна древесная утка - мандаринка и ловкий рыболов - голубой зимородок. Фазан встречается только по границам заповедника, обращенным к долинам.

В заповеднике «Кедровая падь» гнездится около 90 видов птиц, а если считать с залётными и пролётными - около 200 видов. Большинство представителей пернатых этого заповедника - лесные виды, характерные для Юга Дальнего Востока. Они гнездятся во всех ярусах леса, на почве, на обнаженных горных породах и в лесных завалах.

Встречаются серые цапли, обычна зеленая кваква, но редка кваква японская. Из дневных хищников весьма обычен ястреб - малый перепелятник. На пролёте бывают - обыкновенный перепелятник, тетеревятник, черный коршун, в апреле ястребиные сарычи приступают к гнездованию. Гостями заповедника бывают настоящие соколы, в небольшом количестве зимуют беркуты, орланы и черные грифы. Очень обычен представитель отряда куриных - рябчик, но нечасто удается видеть японских журавлей.

На территории заповедника встречаются пять видов кукушек. Кукует только обыкновенная кукушка, подкладывающая яйца в гнезда 150 видам воробьиных птиц. Самая же обычная в лесах - глухая кукушка.

Из отряда совообразных в лесах заповедника «Кедровая падь» по-разному живут и встречаются: восточная сплюшка (редко), похожая на сплюшку ошейниковая совка (круглый год), иглоногая сова, длиннохвостая неясыть и др. Обычны широкороты, можно увидеть козодоев. В лесах заповедника есть дрозды, из них лучшим певцом является сизый дрозд. Для лесов заповедников «Уссурийский» и «Кедровая падь» очень характерны поползни и синицы. Гнездятся 3 вида дубоносов, оригинальные клесты-еловики появляются редко, но в любое время года.

В Лазовском заповеднике отмечено 293 вида птиц, что составляет более трети общего числа видов орнитофауны России. Из них 137 - гнездятся.

Наиболее многочисленны птицы в долинных хвойно-лиственных лесах. В них гнездится более 40 видов, общая численность которых составляет 247 пар на 1 кв. км. Фоновыми видами здесь надо считать светлоголовую пеночку, ширококлювую мухоловку, черноголовую гаичку и поползня. В дубовых лесах птиц меньше. В них гнездится около 25 видов с численностью около 100 пар на 1 кв. км. В лесах с преобладанием хвойных пород обычны: кедровка, таежная овсянка, желтоголовый королек и др. В этом заповеднике можно наблюдать беркута и белоплечего орлана, а ночью услышать большого козодоя. К птицам, имеющим клюв, приспособленный для раскалывания твердых семян, относятся дубоносы (3 вида), долгохвостая чечевица и китайская зеленушка. Они благополучно гнездятся в заповеднике.

Характерной птицей приморских дубняков считается сойка, в более сложных лесах с участием сосны корейской и других хвойных селится кедровка.

На юге Приморского края гнездятся следующие виды птиц (около 80): мандаринка, хохлатый сосед, пегий лунь, тетеревятник, перепелятник, малый перепелятник, ястребиный сарыч, японский перепел, большой погоныш, малый зуёк, лесной дупель, вальдшнеп, большая горлица, ширококрылая кукушка, обыкновенная кукушка, глухая кукушка, ушастая сова, уссурийская совка, ошейниковая совка, иглоногая сова, длиннохвостая неясыть, большой козодой, широкорот, зимородок, удод, вертишейка, седой (зеленый) дятел, желна, большой пестрый дятел, белоспинный дятел, малый пестрый дятел, карликовый дятел, ласточки деревенская и рыжепоясничная, белая трясогузка, горная трясогузка, древесная трясогузка, тигровый сорокопут, сибирский жулан, черноголовая иволга, малый и серый скворцы, сойка, голубая сорока, сорока, большеклювая ворона, черная ворона, полевой жаворонок, короткохвостка, таежный сверчок, чернобровая камышевка, дроздовидная камышевка, бледноногая пеночка, светлоголовая пеночка, корольковая пеночка, желтоспинная мухоловка, синяя мухоловка, ширококлювая мухоловка, черноголовый чекан, сибирская горихвостка, синий соловей, бледный дрозд,

сизый дрозд, пестрый дрозд, бурая сутора, длиннохвостая синица, черноголовая гаичка, московка, восточная синица, поползень, пищуха, буробокая белоглазка, полевой воробей, китайская зеленушка, малый черноголовый дубонос, ошейниковая овсянка, желтогорлая овсянка, таежная овсянка, седоголовая овсянка, дубровник. Большинство из этих пернатых можно видеть в лесах, открытых местах и вблизи населенных пунктов.

В основном наши дальневосточные лесные птицы питаются насекомыми. Очевидно, неоценимую пользу лесу приносят такие мелкие птицы, как восточные и длиннохвостые синицы, черноголовые гаички и поползни. Последние забавны и всегда деловиты, запасающие семена (особенно кедра корейского) в лесной подстилке и трещиноватой корке деревьев. В период массового размножения гусениц шелкопряда и других вредителей леса большую пользу приносят кукушки, истребляющие мохнатых пожирателей листового аппарата ценных древесных пород.

4.4.2 Беспозвоночные животные

Беспозвоночные фитофаги в жизни лесных биогеоценозов имеют гораздо большее значение, чем позвоночные. Как отмечалось выше, ведущая роль в лесных биогеоценозах принадлежит лесообразующим видам. Поэтому беспозвоночные, живущие за их счет, в некоторых случаях могут оказывать огромное влияние на обмен веществом и энергией всего биогеоценоза. Насекомые-вредители ведут открытый (снаружи организма) или скрытый (внутри тканей) образ жизни, живут свободно или прикрепляются в одном определенном месте растения [15]

Большинство видов беспозвоночных, питается определенным видом растений ***(монофаги)***, реже несколькими видами растений ***(олигофаги)***, и меньшая их часть многоядны *(полифаги)*. При этом беспозвоночные специализируются на питании какой-то одной частью растения: листьев, семян, камбия, коры или древесины [7]. В связи с этим выделяют насекомых -

листоедов, короедов, семяедов, древесиноедов и др. Понятно, что роль упомянутых групп насекомых в биогеоценозе далеко не одинакова. Например, деятельность семяедов может привести лишь к перерыву в возобновлении деревьев, а листоедов - к гибели всего древостоя. Короеды, усачи и другие стволовые вредители в ослабленных древостоях ускоряют гибель взрослых деревьев.

Уничтожение большой части или всего органа нарушает целостность организма и интенсивность физиологических процессов, нередко приводя его к гибели. Вред, причиняемый растениям фитофагами, не ограничивается прямым уничтожением их тканей. Например, незначительные поранения тканей, не опасные сами по себе, открывают доступ для проникновения болезнетворных микроорганизмов и спор паразитных грибов.

Устойчивость к фитофагам во многом зависит от биологических особенностей и состояния растений. Установлено, что хвойные растения страдают от насекомых-фитофагов значительно сильнее, чем лиственные. При этом в первую очередь подвергаются нападению угнетенные и старые особи. В ответ на нападение насекомых-вредителей многие виды растений выработали специфические формы защиты:

1. Образование мощной покровной ткани (корка на стволах деревьев);
2. Механическая защита (волоски, колючки, грубые ткани);
3. Локализация поранения (заливка смолой или камедью);
4. Выработка токсических веществ;
5. Регенерация утраченных тканей (образование ***каллюса).***

Наибольшее предпочтение в данном биогеоценозе вредитель оказывает тому виду, который представляет наибольшую питательную ценность и не обладает отпугивающими или вредными свойствами. Видовой состав и численность насекомых-вредителей в конкретном типе лесного биогеоценоза определяются количеством кормовых ресурсов, а также патогенных организмов, паразитов и хищников.

В обычных условиях животные и растения находятся в сложном и противоречивом единстве, образуя особую живую систему - биоценоз. Однако такое относительное равновесие может нарушаться массовым размножением вредных насекомых. Например, огромный ущерб соснякам и кедрачам причиняет гусеница сибирского шелкопряда, а дубнякам - гусеница дубовой зеленой листовертки *(Tortrix viridana),* которые иногда объедают листовой аппарат деревьев на сотнях гектаров. У лиственных деревьев он, как правило, восстанавливается. Хвойные растения гораздо болезненнее переносят даже частичную потерю фотосинтезирующих органов, т. к. способны ежегодно восстанавливать лишь часть хвои - не более 10-20 %.

Массовое размножение насекомых-вредителей происходит только в результате наступления особо благоприятных условий для их развития. Рост численности насекомых-фитофагов в биогеоценозе сдерживается их паразитами и хищниками, а также патогенными микроорганизмами. Широко известна санитарная роль муравьев *(Myrmica),* предотвращающих массовое размножение вредных насекомых. Подсчитано, что от 5 до 10 млн. насекомых. Наличие на 1 га леса не менее 4 крупных муравейников обеспечивает эффективную защиту леса от вредителей. Кроме муравьев, большую пользу лесу приносят такие хищники как божьи коровки *(Coccinellidae)* и пауки, а также паразиты насекомых-вредителей. Например, наездники (*Geotrupes*), откладывая яйца в гусениц опаснейших хвое- и листогрызущих насекомых.

Массовую гибель растений может вызвать сознательная или непроизвольная интродукция животных, которые не встречают в новых условиях хищников или патогенных организмов. Так, случайный занос из Европы в Северную Америку елового пилильщика *(Pristiphora abietinus)* вызвал его массовое размножение и гибель ели голубой *(Picea glauca)* и ели черной *(Picea mariana)* на площади 7500 км^2 [43].

Качественный и количественный состав беспозвоночных животных претерпевает значительные сезонные изменения - сменяются стадии развития

насекомых, а значит и характер взаимодействия их между собой и с растениями. Некоторые из насекомых на определенных этапах жизненного цикла переходят в другие части биогеоценоза или даже вообще в другие биогеоценозы. Установлено, что время появления фитофагов часто связано с фенологическим состоянием кормового растения. Например, сроки появления гусениц зеленой дубовой листовертки совпадают со временем распускания почек дуба монгольского *(Quercus mongolica).* Изменения в группировках беспозвоночных может зависеть и от физиологического состояния растений.

Так, заселение стволовыми вредителями активно идет только на ослабленных деревьях.

В зависимости от степени вреда, наносимого лесообразующим видам, различают три степени численности массовых насекомых-вредителей. ***Терпимой*** считается численность, при которой биологическая продукция кормового растения используется не значительно. ***Критическая*** численность возникает тогда, когда в результате нападения насекомого величина годичного прироста фитомассы существенно уменьшается. ***Нетерпимая*** численность приводит к потере не только текущего года, но и к уничтожению приростов фитомассы предшествующих лет.

Деятельность надземных беспозвоночных фитофагов опосредованно отражается и на других компонентах биогеоценоза через изменение экологической обстановки. Так, поедание надземных частей растений приводит к осветлению древостоя, увеличению температуры воздуха и почвы, поступлению осадков под полог леса, уменьшению растительного опада и увеличению массы экскрементов. Изреживание древесного яруса благоприятно сказывается на развитии светолюбивых видов растений нижних ярусов и размножении вторичных вредителей, нередко завершающих гибель древостоя.

Именно фитофагам принадлежит главная роль в обмене веществом с почвой через экскременты, линочные покровы и трупы. Масштабы этих изменений зависят от численности фитофагов, которая регулируется многими

факторами. Большую роль в регулировании численности беспозвоночных фитофагов играют их хищники (насекомые, птицы, амфибии), патогенные организмы (грибы, бактерии, вирусы) и погодные условия.

Кроме насекомых-вредителей в лесу обитают и беспозвоночные фитофаги, питающиеся опадом и подстилкой, что способствует ускорению процесса разложения органики и улучшению минерального питания растений.

Некоторые насекомые являются переносчиками грибной, бактериальной и вирусной инфекций. Например, массовое заражение вяза в Северной Америке возбудителем «голландской болезни» грибом *Cerastomella ulmi* произошло при посредстве жука-короеда, случайно завезенного из Европы. В результате это красивое и ценное растение почти на 30 % сократило свой ареал.

Почти все лесообразующие виды деревьев в России, являются ***анемофильными***. В более теплом климате, особенно в тропических лесах роль животных-опылителей существенно возрастает ***(энтомо-, орнито- и хироптерофилия)***.

Немногочисленные виды насекомых способствуют переносу спор и семян некоторых видов лесных растений. Например, в таежной зоне только муравьи участвуют в распространении мелких семян травянистых растений. Их привлекают сочные придатки ***(ариллусы)*** семян некоторых растений (например, виды рода Фиалка *(Viola)*.

Климат природных зон формирует соответствующие растительные зоны с присущим им видовым составом позвоночных животных. Экологические особенности беспозвоночных обусловливают их распределение в этих зонах по типам биогеоценозов. В каждом лесном биогеоценозе всегда присутствуют две обособленные группы беспозвоночных, ведущих открытый (надземный) и скрытый (подземный) образ жизни. Надземные беспозвоночные, естественно, в гораздо большей степени испытывают влияние климатических факторов, чем подземные. Влияние погодных условий на беспозвоночных животных в силу их ***пойкилотермности*** проявляется значительно сильнее, чем на птиц и

млекопитающих, обладающих терморегуляцией (***гомойотермные*** животные). Поэтому колебание численности первых происходит чаще и в больших масштабах, чем последних.

Массовые вспышки размножения происходят на фоне повышений солнечной активности, независимой от биологических явлений на Земле. Во-вторых, массовые размножения насекомых-вредителей (как и грызунов) провоцируются деятельностью человека (рубки, пожары, освоение и загрязнение среды и т.д.). Поэтому определять те или иные виды насекомых (жуков, бабочек, мух и др.) генетически обязательно вредными было бы просто неправильно. То есть сочетание условий, которые складываются в определенное время и в определенном месте, создается не по природному предназначению оказывать некоторыми видами насекомых обязательный вред лесу и лесному хозяйству.

Более того, редкие виды жуков (реликтовый усач, жук-олень) и бабочек (крупные ночные виды, хвостоносцы и др.) являются украшениями дальневосточной природы и нуждаются в охране.

Звери, птицы и насекомые, как неотъемлемая составляющая экосистем, находят в лесу пищу, убежище и возможность размножения. Они играют очень важную роль в обмене веществами и энергией между лесом и средой, оказывая влияние на специфику взаимодействия Земли и космоса. Поэтому прежде чем называть какой-то биологический вид вредным, необходимо внимательно проанализировать причинные связи в сложных трофических, энергетических и ценотических взаимоотношениях биологических компонентов (биоты) с условиями среды, часто измененными деятельностью человека.

4.5 Микробоценоз

Составной частью любого биоценоза является микробоценоз – сообщество функционально взаимосвязанных видов микроорганизмов [15] Эти организмы

находятся повсюду – в почве, в воздухе, в воде и даже в других более крупных организмах. В лесу население микробоценоза почти целиком сконцентрировано в почве, играя здесь исключительно важную роль. Микроорганизмы представлены вирусами, бактериями, простейшими, микроскопическими водорослями и грибами (рис. 10).

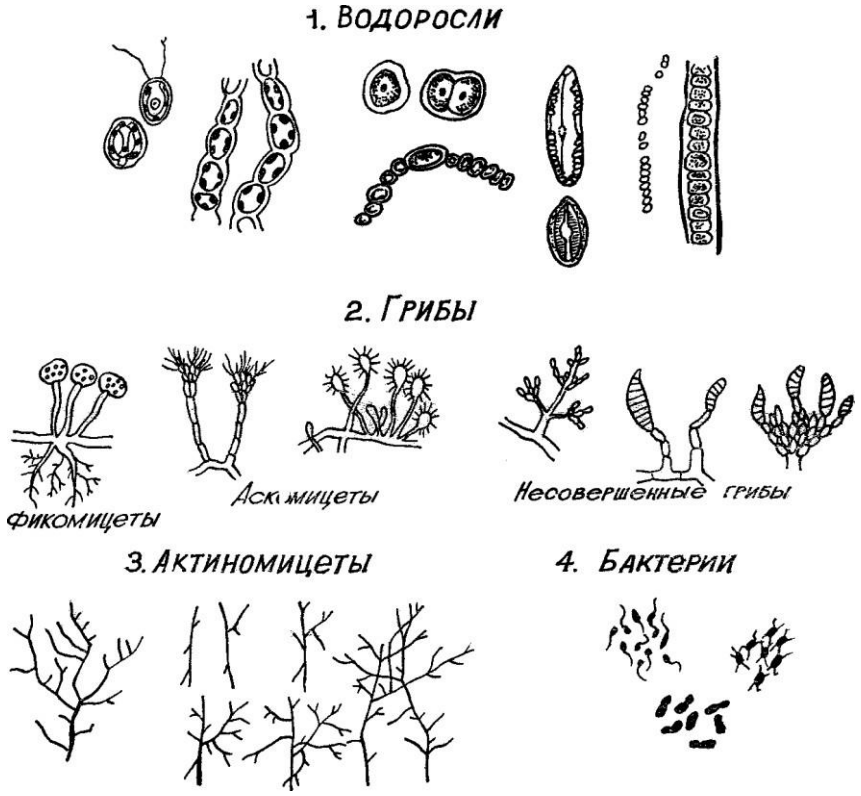


Рисунок 10 – Почвенные микроорганизмы по П. Дювиньо и др. [11]

Такое систематическое разнообразие обусловливает и наличие групп микроорганизмов, различающихся по типу питания: ***фототрофы, хемотрофы, фитофаги, зоофаги, паразиты, сапрофиты, сапрофаги.*** Несмотря на микроскопические размеры, биомасса почвенных микроорганизмов в лесах может достигать нескольких тонн на одном гектаре. При этом на долю бактерий обычно приходится ее основная часть – до 90 %.

За редким исключением почвенные микроорганизмы являются гетеротрофами, получающими энергию при окислении (аэробы) или брожении (анаэробы). Они выполняют исключительно важную роль в разложении растительного опада, трупов животных, отмерших микроорганизмов и

токсических веществ, выделяемых многими организмами. Благодаря микроорганизмам сложные органические и минеральные соединения подстилки и почвы переводятся в усвояемые для растений формы. Кроме того, многие почвенные микроорганизмы выделяют необходимые для нормального развития растений витамины и ростовые вещества.

Водоросли. В лесных биогеоценозах роль водорослей в общей продуктивности биогеоценоза, а значит и в материально-энергетическом обмене, совершенно ничтожна. Их масса в лесных почвах умеренной зоны не превышает 150 кг/га. Основное биогеоценотическое значение почвенных водорослей состоит в том, что они являются кормовым ресурсом для хищной микрофауны, паразитных бактерий и грибов.

Будучи фотосинтетиками, водоросли сконцентрированы в верхних слоях почвы (3–5 см). В лесных почвах наиболее распространены зеленые (*Chlorophyta*), синезеленые (*Cyanophyta*) и диатомовые (*Bacillariophyta*) водоросли, общая численность видов которых не превышает одной тысячи. Лишь незначительная часть водорослей живет на стволах деревьев. Это явление хорошо заметно в летний период, когда в основании стволов старых осин, растущих на переувлажненной почве, появляется зеленоватый налет.

Качественный и количественный состав водорослей подвержен сезонной динамике, будучи тесно связан как с погодными условиями, так и с состоянием всех компонентов лесного биогеоценоза.

Бактерии и грибы. По численности это самая значительная группа микроорганизмов, обитающих в почве – в 1 г почвы их насчитывается несколько миллионов. Бактерии являются самыми мелкими организмами биоценоза: их размеры варьируют в пределах 1–10 мкм. Масса почвенных бактерий весьма заметно варьирует в зависимости от экологических условий, достигая максимум 4.5 т/га. Микроскопические грибы в сотни раз крупнее бактерий, а грибы, имеющие мицелий, видны даже невооруженным глазом. Их масса в почвах разных типов леса может изменяться в пределах 1–3 т/га. При этом наблюдается

следующая закономерность: чем больше масса грибов, тем меньше масса бактерий, и, наоборот. Связано это с различной требовательностью данных групп микроорганизмов к экологическим условиям. Основная часть видов бактерий и грибов питается сапротрофно, но среди них есть также и паразиты растений и животных. Поэтому некоторые из них находят широкое применение в качестве биологического метода борьбы с насекомыми-вредителями и возбудителями болезней древесных растений.

Простейшие – это наиболее многочисленная и повсеместно распространенная группа подвижных одноклеточных микроскопических организмов размерами от 5 до 20 мкм. Простейшие в основном представлены жгутиконосцами (*Mastigophora, Flagellata*), инфузориями (*Ciliata*) и саркодовыемыми (*Sarcodina*). Большая часть видов простейших питается живыми бактериями, одноклеточными грибами и водорослями, а также друг другом, что естественно сказывается на темпах создания и разложения органического вещества. Между тем и сами простейшие являются пищевым ресурсом для более крупных почвенных животных – нематод, клещей и др. Численность простейших в одном грамме лесной почвы достигает сотен тысяч, а масса на одном гектаре – 100 кг. Наибольшая численность простейших имеет место в ризосфере, где обитает основная часть их добычи. Здесь некоторые виды простейших участвует и в почвообразовательном процессе, выступая в роли сапротрофов.

4.5.1 Биогеоценотическая роль почвенных микроорганизмов

Качественные и количественные показатели микробоценоза весьма заметно варьируют во времени и пространстве в связи с изменением экологических факторов. Жизнедеятельность микроорганизмов во многом определяется наличием паразитов и хищников, а также характером растительности, подстилки и почвенными условиями, среди которых особое значение имеют температура, влажность, кислотность и аэрация [15].

Для большинства видов микроорганизмов оптимальной является нейтральная кислотность почвы (pH около 7,0). Наиболее широким диапазоном толерантности к данному фактору отличаются грибы и простейшие, которые по этой причине и преобладают в кислых подзолистых почвах таежных лесов.

Самая благоприятная температура почвы почти для всех видов почвенных микроорганизмов находится в диапазоне 25–30 ºС, что в бореальной зоне не наблюдается даже летом. Зимой у почвенных микроорганизмов процессы жизнедеятельности почти полностью прекращаются.

Наиболее интенсивно микроорганизмы развиваются при влажности почвы 40–70 %. Избыток влаги в почве неблагоприятно действует на большинство видов аэробных бактерий и грибов. Поэтому в заболоченных лесах разложение опада идет так медленно, что начинается образование торфяного горизонта.

Интенсивность жизнедеятельности аэробных микроорганизмов напрямую связана также с количеством кислорода в почве. С глубиной содержание кислорода в почве снижается. В нижнем почвенном горизонте кислород обычно отсутствует, что обусловливает появление анаэробных микроорганизмов, деятельность которых мало способствует повышению почвенного плодородия.

Число видов и плотность микроорганизмов находятся в прямой зависимости механического и химического состава почвы. Во многом это связано с поглотительной способностью тех или иных типов почвы. Выяснено, что поглощение почвой микроорганизмов идет тем интенсивнее, чем больше в ней иловатых частиц. Однако этот процесс связан и с особенностями самих микроорганизмов (вид, возраст, состояние и др.). На адсорбцию организмов почвой существенное влияние оказывает и ее кислотность. Снижение кислотности до нейтральной и щелочной способствует увеличению поглотительной способности почвы.

Видовой состав и численность, а, следовательно, и интенсивность микробиологических процессов в почвах разных типов биогеоценозов существенно различаются. Связано это в основном с особенностями климата,

почв и самого фитоценоза. Например, общее количество микроорганизмов, особенно бактерий, в почвах широколиственных лесов в несколько раз больше по сравнению с почвами хвойных лесов. В пределах той или иной растительной зоны каждому типу почв соответствует определенный видовой состав микроорганизмов, который может несколько варьировать в зависимости от состава и строения фитоценоза. Численность микроорганизмов в лесных почвах подвержена значительным сезонным колебаниям в результате изменчивости ряда почвенных факторов и интенсивности поступления растительного опада, а также выделения различных веществ животными и самими микроорганизмами.

Наибольшее влияние на численность микроорганизмов все же оказывает состав и строение фитоценоза. Эта зависимость реализуется через формирование определенного опада и подстилки, возвращение и поглощение из почвы тех или иных веществ. В распределении микроорганизмов по почвенному профилю некоторую роль играют корневые выделения.

Вырубка леса обычно способствует увеличению видового состава и численности микроорганизмов благодаря повышению температуры почвы в результате усиления притока солнечной радиации. Поэтому даже частичная рубка (рубки ухода, санитарные, выборочные и постепенные) способствует повышению почвенного плодородия. После пожаров интенсивность микробиологических процессов в результате обогащения почвы зольными элементами также резко усиливается. Проведение лесоосушительной мелиорации особенно заметно активизирует деятельность микробоценоза, создавая для него более благоприятный температурный, водный и воздушный режимы. Жизнедеятельность микроорганизмов лесных почв можно активизировать, изменяя условия местообитания также внесением удобрений и извести.

Почвенные микроорганизмы в лесах выполняют различные биогеоценотические функции. Они осуществляют минерализацию органики,

разрушают и синтезируют многие минеральные соединения, фиксируют свободный азот и образуют гумус.

Разложение органических веществ. Окончательное разложение органического вещества происходит с помощью выделяемых микроорганизмами ферментов. При этом они используют высвобождающуюся энергию, а также минеральные соединения для построения своего тела. Остальные минеральные вещества поступают в почву и поглощаются растениями. Процесс разложения мертвой органики ведется поэтапно различными видами бактерий и грибов.

Мертвая органика весьма разнообразна по консистенции и химическому составу, в связи с чем доступность ее для тех или иных видов микроорганизмов различна. Наряду с грубыми одревесневшими частями стволов присутствуют и сочные мягкие материалы в виде листьев и плодов. Поэтому разложение столь различных материалов осуществляется специализированными группами бактерий и грибов как в аэробных, так и в анаэробных условиях.

Аммонификация (гниение белков) происходит при разложении микроорганизмами остатков растений, животных, их выделений и самих микроорганизмов до аммиака. Этот процесс осуществляется поэтапно аммонифицирующими видами бактерий (*Pseudomonas, Micrococcus, Arthrobacter* и др.) и многими микроскопическими грибами.

Целлюлоза, или клетчатка разлагается микроорганизмами до более простых углеводов, углекислого газа, воды и др. бактерий). Лигнин относится к группе химически очень стойких веществ и разрушается только некоторыми видами грибов. Пентозаны, пектиновые вещества, сахара, крахмал и органические кислоты являются источником пищи для многих видов бактерий и грибов. Жиры и углеводороды окисляются бактериями и в меньшей степени грибами.

Разложение минеральных веществ. Хемосинтезирующие бактерии преобразуют минералы, подстилающих материнских пород. Благодаря этому в биогеоценотические круговороты веществ поступают все новые и новые

количества доступных к использованию корнями растений минеральных солей. Между тем другие группы бактерий приводят к совершенно противоположному эффекту – они образуют чрезвычайно устойчивые химические соединения в рудных формах [15]

Как было показано выше, в результате процесса аммонификации образуется аммиак. Его окисление ведут нитрифицирующие в основном бактерии родов *Nitrosomonas* и *Nitrobacter*. В результате образуются соли нитратного азота, которые в первую очередь необходимы всем автотрофным растениям. Соли азота, усиливая растворимость фосфатов, улучшают снабжение растений этим элементом питания. Процессы нитрификации идут в аэробных условиях и особенно активно в нейтральной или щелочной среде нормально увлажненной почвы.

Сульфикацией называется процесс окисления сероводорода, образующегося при разложении белков, до серной кислоты и осуществляемый только серобактериями и тианобактериями. Серная кислота способствует переводу труднорастворимых соединений фосфора в доступную для растений форму.

Денитрификация происходит при восстановлении азотной кислоты до азотистой кислоты или свободного азота. Она ведется исключительно денитрифицирующими бактериями в анаэробных условиях. Поэтому в условиях нормального увлажнения потери азота совершенно ничтожны.

Восстановление сульфатов до сероводорода, который ядовит для всех организмов, осуществляется бактериями в анаэробных условиях водоемов или заболоченных почв и др.

Органические соединения фосфора подвергаются расщеплению и переходят в соли фосфорной кислоты, доступной для растений, благодаря некоторым узкоспециализированным видам бактерий и грибов, способных разрушать алюмосиликаты и освобождать содержащийся в них калий. Кислые

почвы неблагоприятны для развития этих бактерий. Поэтому таежные растения обычно испытывают недостаток в фосфоре и калии.

Образование гумуса. Мертвое органическое вещество, главным образом опад, поступающий в почву или на почву, частично минерализуется. Другая же его часть принимает участие в формировании т. н. гумуса. Это вещество представляет собой сложный конгломерат соединений, синтезированных микроорганизмами, и продуктов разложения органики, являясь для растений резервом питательных веществ.

Образование газов и летучих веществ. В процессе разложения органического вещества микроорганизмами выделяется огромное количество углекислоты. Лишь незначительная ее часть усваивается самими микроорганизмами. Наряду с углекислотой в лесных почвах образуется незначительное количество сероводорода и ряда летучих органических веществ, которые подавляют жизнедеятельность патогенных микроорганизмов.

Биологическая фиксация газообразного азота. Биологическая фиксация газообразного азота почвы имеет важные последствия для круговорота веществ и почвенного плодородия. Эту роль выполняют азотофиксаторы, живущие свободно и в симбиозе. Свободноживущие в почве азотофиксирующие бактерии представлены родами *Azotobacter* и *Clostridium.* Энергию для связывания азота они получают при окислении различных безазотистых веществ, выделяющихся при минерализации перегноя. Количество фиксируемого им азота в лесных почвах в среднем составляет 10 кг/га в год. В таежных почвах азотофиксирующих бактерий очень мало.

Особое значение для лесных экосистем имеют синезеленые водоросли родов *Ahabaena* и *Nostoc*, способные фиксировать атмосферный азот и накапливать его в виде минеральных соединений. После их отмирания почва обогащается солями азота, в которых особенно нуждаются лесные растения. Деятельность синезеленых водорослей приводит к ежегодному поступлению в лесные почвы до 100 кг солей азота на 1 гектар. После различного рода

нарушений в лесах (пожары, карьеры и др.) почвенные водоросли наряду с другими пионерами-микроорганизмами начинают заселение таких участков и восстановление биоценоза.

Роль микроорганизмов в почве не сводится только к разрушению или созданию определенных веществ. В трофических сетях они участвуют и как источник пищи для многих видов простейших почвенных животных.

4.5.2 Взаимоотношения микроорганизмов с растениями и животными

Микроорганизмы и растения. Наряду с климатическим и почвенными условиями сильнейшее влияние на количественный и качественный состав микробоценоза оказывает лесной фитоценоз и формируемая им лесная подстилка [15].

Мертвая органика является пищевым ресурсом для большинства видов микроорганизмов, в связи с чем их концентрация в подстилке в сотни раз выше, чем в почве. Видовой состав и численность микроорганизмов в подстилках разных типов биогеоценозов значительно различается, что связано главным образом с качеством опада. Для большей части видов микроорганизмов листья как кормовой ресурс оказываются гораздо более привлекательными. Поэтому в лиственных лесах их в десятки и сотни раз больше, чем в хвойных. При разложении опада хвойных лесов образуются вещества (фитонциды, смолы, воск, битумы, дубильные вещества) токсичные для многих видов бактерий и микоризных грибов. Наличие таких веществ в подстилке особенно угнетающе сказывается на деятельности нитрифицирующих и свободноживущих азотофиксирующих бактерий, с чем в основном и связана бедность лесных почв солями азота. В таежной зоне развитие микроорганизмов лимитируется непродолжительным и прохладным вегетационным периодом. Смена сезонов в высоких широтах также негативно отражается на составе и численности микроорганизмов.

Влияние подстилки на микрофлору реализуется также и опосредованно – через изменение температурного, водного, воздушного и минерального режимов почвы.

Микроорганизмы участвуют в круговороте веществ, изменяя и разрушая в процессе жизнедеятельности мертвые органические вещества до простых минеральных соединений, обеспечивая минеральное питание растений. Кроме того, они выделяют биологически активные вещества, оказывающие прямое влияние на растения, подавляя или активизируя деятельность корневых волосков**.** Некоторые из них, поглощаются корнями и служат растениям в качестве антибиотиков.

Продукты распада выделений и останков некоторых видов микроорганизмов являются источниками токсических веществ. Наличие таких соединений в повышенной концентрации угнетающе действует на прорастание семян, в т. ч. и деревьев. Между тем другие виды почвенных микроорганизмов способны поглощать и обеззараживать как эти вещества, так и выделения почвенных животных и растений.

Некоторые виды бактерий рода *Rhizobium* вступают в симбиотические отношения с бобовыми растениями, формируя на их корнях т. н. «клубеньки», где они и живут. Эти микроорганизмы, усваивая газообразный азот, переводят его в минеральные соединения, доступные растениям. Взамен растения снабжают микроорганизмы органическими веществами и минеральными солями. Для лесных растений этот симбиоз не имеет большого значения в связи с тем, что представителей семейства Бобовые (*Fabaceae*) в лесу почти нет. Другое дело бактерии рода *Frankia*, которые способны вступать в симбиоз с корнями некоторых древесных видов цветковых растений, например, ольхи волосистой. Поэтому эти виды растений не испытывают недостатка в солях азота. После разложения их опада почва обогащается азотными веществами, что благоприятно сказывается на росте и развитии и других видов растений, в т. ч. и хвойных. Благодаря этому симбиозу почвы хорошо развитого ольшаника

получают ежегодно до 100–200 кг/га. Азотных соединений. Благодаря такой способности ольха серая широко используется при выращивании лесных культур и рекультивации лесных земель.

Слабовыраженной азотофиксацией обладают и некоторые виды микоризных грибов.

Почти у 80 % видов высших растений способно вступать в симбиоз с грибами классов *Ascomycetes u Basidiomycetes*, образуя т. н. «микоризу». Такое сожительство взаимовыгодно. При этом растения получают от гриба воду и растворенные в ней минеральные вещества и некоторые стимуляторы, а гриб от растения – органические вещества (простые углеводы и аминокислоты). Симбиоз с грибами улучшает не только водное и минеральное питание растений: повышается интенсивность фотосинтеза, транспирации и метаболизма. Микориза препятствует заражению корней паразитными грибами и патогенными бактериями, а также увеличивает состав почвенных микроорганизмов. Все это приводит к повышению продуктивности древостоев. Образование микоризы стимулируется достаточным количеством влаги, хорошей освещенностью и сравнительной бедностью почвы. Отсутствие микоризы угнетает рост сеянцев и даже приводит их к гибели. Поэтому одним из условий высокой приживаемость лесных культур является искусственное заражение саженцев микоризой уже в питомниках. Для лесообразующих таежных видов выявлено более 200 видов грибных симбионтов. Среди них такие хорошо известные грибы как белый гриб (*Boletus edulis*), подосиновик красно-бурый (*Leccinum aurantiacus*), сыроежка цельная (*Russula emtica*), красный мухомор (*Amanita muscaria*), бледная поганка (*Amanita phaloides*) и многие другие.

Вокруг корней (в радиусе 2–5 мм) находится зона почвы, получившая название «*ризосферы*». Она характеризуется максимальной биологической активностью, выражающейся обменом катионов и анионов, наличием колинов, присутствием корневых волосков и гиф микоризных грибов, огромным

скоплением микроорганизмов и простейших животных. Именно в ризосфере микроорганизмы находят обильный корневой опад, а также выделения корневых волосков, содержащих ферменты, органические и минеральные соединения, витамины и биологически активные вещества. Микроскопические грибы составляют всего около 10 % от общего числа видов микроорганизмов, обитающих в ризосфере древесных растений, однако их масса обычно значительно больше, чем масса бактерий.

Некоторые виды бактерий и грибов вызывают заболевания растений и животных. Наибольший вред лесным биогеоценозам в целом причиняют паразитные грибы, поселяющиеся на возобновлении древостоя – всходах и подросте хвойных растений (шютте обыкновенное, сосновый вертун, фузариум.

Патогенные микроорганизмы животных-фитофагов положительно сказываются на состоянии тех видов растений, которые являются их кормом.

Микроорганизмы и животные. Среди микроорганизмов, связанных в своем жизненном цикле с животными трофически, различают группы патогенных, симбиотических и сапрофитных. Патогенные микроорганизмы животных являются мощным стабилизирующим фактором биогеоценоза, сдерживающим численность фитофагов. Вспышка массового размножения насекомых-вредителей обычно связана с неблагоприятными изменениями в жизненном цикле их паразитов и хищников [15].

Симбиотические бактерии животных живут в их желудочно-кишечных трактах, что для биогеоценоза не имеет практически никакого значения.

Наиболее существенным для биогеоценоза является деятельность микроорганизмов, минерализующих экскременты и трупы животных.

Косвенное влияние микроорганизмов на животный мир заключается через подавление или стимуляцию роста кормовых растений своими выделениями. Все микроорганизмы выделяют в окружающую среду жидкие и газообразные отходы. Одни из них являются стимуляторами, другие – ингибиторами роста и развития тех или иных почвенных животных.

В свою очередь многие виды животных косвенно воздействуют на почвенные микроорганизмы, прижизненно или посмертно влияя на свойства подстилки и почвы. Так, насекомые и простейшие первыми начинают редукцию опада, создавая благоприятные трофические условия для бактерий и грибов. Перемешивая подстилку и разрыхляя почву, они ускоряют разложение органического вещества и его гумификацию. Благодаря ходам почвенных животных происходит перемешивание слоев почвы и вовлечение в круговороты веществ и энергии все новых минеральных соединений нижележащих почвенных горизонтов.

4.6 Лесной экотоп

4.6.1 Климатоп

Под климатопом понимается совокупность разнообразных атмосферных явлений - ***температуры*** и ***влажности воздуха***, ***солнечной радиации***, ***осадков***, ***движения воздуха*** и др. В состав лесных биогеоценозов входит самая нижняя часть атмосферы (в пределах высоты древостоя). Своими материальными и энергетическими ресурсами она участвует в круговоротах веществ и энергии, оказывая тем самым влияние на все компоненты лесных биогеоценозов. Под воздействием составляющих атмосферы идет выветривание горных материнских пород и почвообразование, формируется состав растительного и животного мира [15].

Атмосферные факторы организуют функционирование всех элементов биогеоценоза, формируя климат данной растительной зоны. В свою очередь некоторые из этих факторов испытывают ответную реакцию со стороны биогеоценоза, особенно фитоценоза, и изменяются соответствующим образом. Это приводит к формированию в лесных биогеоценозах своего особого ***фитоклимата***. Конечно, наибольшее влияние на атмосферу биогеоценоз оказывает в зоне непосредственного контакта с ней. Однако последствия такого контакта распространяются до озонового экрана (высота 15-25 км), который

формируется из кислорода, выделяемого растительностью в процессе фотосинтеза.

Климат и его сезонные изменения (погодные условия) имеет решающее значение для формирования того или иного типа растительности. От климатических условий во многом зависит и почвенное плодородие, в свою очередь оказывающее влияние на формирование того или иного типа биогеоценоза. Установлено, что на составе и строении лесных биогеоценозов сказывается влияние и климатических условий прошлых эпох, отразившихся на ходе почвообразовательных процессов.

Изменения типов растительности и почв в широтном направлении хорошо прослеживается в европейской части России (рис. 11).

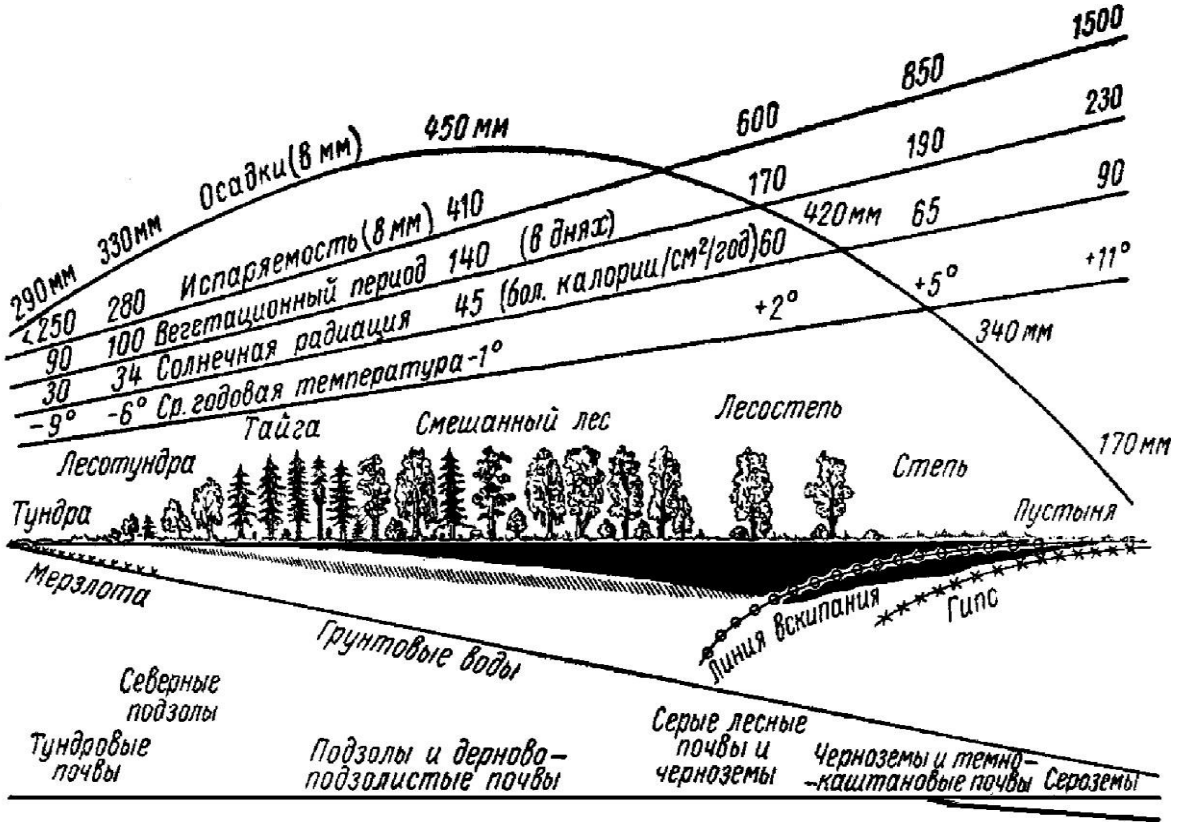


Рисунок 11 – Схема изменения лесной растительности в меридиональном направлении на равнине России в связи с почвенно-климатическими условиями по В.Н. Сукачеву [32]

При движении с севера на юг температура воздуха повышается, уменьшается количествоатмосферных осадков и влажность воздуха, увеличивается интенсивность солнечной радиации. В соответствии с этими изменениями тундра последовательно сменяется лесотундрой, хвойными лесами, затем широколиственными лесами, и, наконец, лесостепями и степями.

Распространение южных видов растений на север сдерживается недостатком тепла и коротким безморозным периодом. Поэтому в таежной зоне формируются очень бедные во флористическом отношении и простые по строению фитоценозы. Климат определяет продолжительность вегетационного периода, тем самым оказывая влияние и на продуктивность биоценозов, которая закономерно возрастает с севера на юг.

От климата во многом зависит и скорость круговоротов веществ и энергии в биогеоценозах. Во влажном и жарком тропическом климате высокие темпы прироста органической массы сопровождаются быстрым разложение опада и лесная подстилка не образуется. На севере в таежных лесах опад минерализуется очень медленно, в результате чего формируется очень мощная лесная подстилка.

4.6.1.1 Состав атмосферного воздуха

Содержание газов в атмосфере (по объему) у поверхности земли остается практически неизменным на всей территории планеты: 78 % азота, 21 % кислорода, 0.03 % углекислого газа и около 1 % аргона, неона и криптона. Стабильность газового состава атмосферы поддерживается непрерывными круговоротами веществ, происходящими в результате процессов фотосинтеза, дыхания и разложения органических веществ. Кроме вышеперечисленных газов в атмосфере присутствуют водяные пары, летучие органические вещества, газообразные и твердые выбросы промышленных предприятий и автомобилей, почвенная пыль и некоторые другие примеси [15].

Атмосфера - важный фактор в жизни леса. Из атмосферного воздуха растения получают необходимый для фотосинтеза углекислый газ, а для дыхания - кислород. Доказано, что высокое содержание кислорода и пониженное - углекислого газа в современной атмосфере является результатом жизнедеятельности растений. По данным некоторых ученых, лесные биогеоценозы примерно на 60 % обеспечивают нынешний газовый состав атмосферы.

Основой вещественного обмена между атмосферой и биогеоценозами являются кислород и углекислый газ. Кислород необходим для дыхания всех аэробных организмов, которых несравнимо больше, чем анаэробных организмов. Огромное количество кислорода потребляется и при окислении органических и минеральных веществ. Все больше кислорода расходуется при сжигании различных видов топлива. Тем не менее, в атмосфере содержание этого газа не уменьшается. Это связано с постоянным поступлением кислорода в атмосферу в результате фотосинтеза и восстановительных процессов. Дефицит в кислороде может возникать лишь для почвенных организмов в условиях плохой аэрации - на тяжелых и переувлажненных почвах.

Поглощение углекислого газа из воздуха происходит в основном только в результате фотосинтеза. Например, в летний солнечный день в среднем 1 гектар таежного леса, образуя 120-150 кг абсолютно сухого вещества (а. с. в.), поглощает из атмосферы 220-275 кг углекислого газа и выделяет 180-215 кг кислорода (Белов, 1976). Пополнение запасов углекислого газа в атмосфере происходит также за счет дыхания растений и других организмов, процессов горения, разложения органического вещества, извержения вулканов и сжигания топлива.

Содержание углекислого газа в лесу по вертикали распределяется довольно неравномерно. В дневное время лето в области крон вследствие ассимиляции оно падает до 0,022%, а в приземном слое из-за разложения подстилки увеличивается до 0,07%. Поэтому даже небольшое движение воздуха,

приводящее к перемешиванию слоев воздуха, способствует усилению фотосинтеза.

Содержание углекислого газа в приземном слое воздуха лесных биогеоценозов характеризуется определенной сезонной динамикой. Зимой в высоких широтах из-за отсутствия фотосинтеза его содержание здесь выше, чем летом. В летний период концентрация углекислого газа днем снижается, а ночью - увеличивается. Поэтому интенсивность фотосинтеза к полудню ослабевает, а в утренние и предвечерние часы - усиливается. Концентрация углекислого газа в воздухе также зависит и от погодных условий: в холодные годы с обильными осадками она выше, чем в годы жаркие и сухие.

В связи с тем, что углекислый газ имеет высокую удельную теплоемкость, он играет роль своеобразного парника, пропускающего тепловые лучи, идущие к Земле, и частично задерживающие их в противоположном направлении. Поэтому амплитуда температуры воздуха приземных слоев воздуха значительно снижается.

Азот в атмосфере не имеет для растений никакого значения, т. к. в виде газа они не могут его усваивать. Лишь некоторые микроорганизмы способны переводить этот элемент в доступные для растений минеральные соединения. Кроме того, при грозовых разрядах связывается небольшое количество атмосферного азота.

Леса обогащают воздух озоном, количество которого здесь в 2-3 раза больше, чем вблизи морских акваторий. Содержание отрицательно заряженных ионов в лесном воздухе, примерно, в 10 раз выше, чем в воздухе города. Наземные растения выделяют летучие органические вещества. Некоторые из них – *фитонциды*, губительно действуют на патогенные организмы растений, животных и человека. Подсчитано, что 1 гектар лиственного леса выделяет за лето 2-3 кг этих веществ, а хвойные - 6-10 кг. Считается, что 2 кг фитонцидов вполне достаточно для обеззараживания воздуха в небольшом городе.

В атмосферном воздухе присутствует пыль, источниками которой являются: выветривание горных пород, ветровая эрозия почвы, вулканическая деятельность, лесные пожары, сжигание топлива и метеориты. В состав пыли могут входить органические и неорганические вещества. Пыль снижает прозрачность атмосферы, забивает устьица, что приводит к уменьшению транспирации и газообмена фотосинтезирующего аппарата растений с атмосферой. Во время пыльных бурь растения не только повреждаются механически, но и заносятся пылью.

Копоть, сажа, дым, различные газы и аэрозоли - отходы производства - очень вредно сказываются на жизнедеятельности всех организмов в процессе газообмена со средой. Кроме того, поступая в почву вместе с осадками, эти токсические соединения продолжают оказывать негативное влияние на растения, животных и микроорганизмы, обитающих в этой среде.

Ветви, листва и хвоя, обладая огромной поверхностью, служат своеобразным фильтром, поглощающим вредные газы и осаждающим пыль и копоть. Способность древесных растений очищать воздух от различных загрязнителей используются в практике зеленого строительства.

Таким образом, современная атмосфера одновременно является ареной, условием и результатом деятельности живых организмов всех биогеоценозов планеты.

4.6.1.2 Солнечная радиация

Энергия Солнца, или солнечная радиация является главнейшим климатообразующим фактором, определяющим освещенность, температуру, влажность и движение воздуха, магнитные бури и др. Солнечная радиация оказывает влияние и на такие процессы, происходящие в биогеоценозах, как фотосинтез, транспирацию, морфогенез, тепло-, влагообмен и др. (рис. 12).

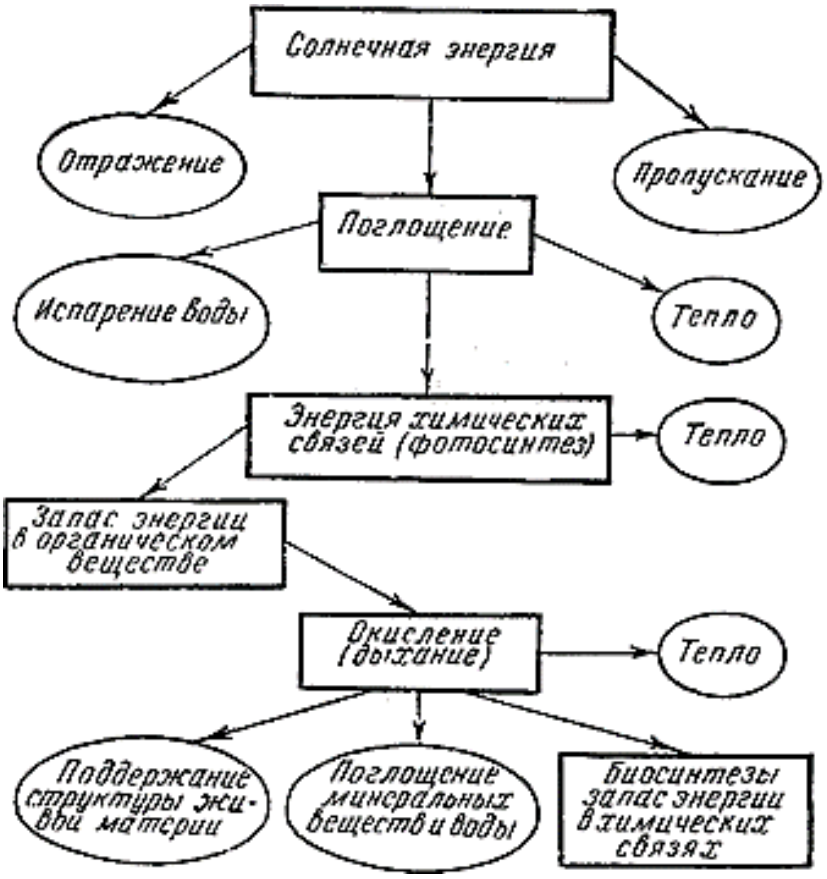


Рисунок 12 – Схема использования солнечной энергии растениями по В.Н. Сукачеву [33]

Интенсивность солнечной радиации существенно меняется в широтном направлении, а в долготном остается практически неизменной. Однако даже в одном районе ее характеристики могут заметно различаться на склонах разной экспозиции и крутизны. Поэтому теплолюбивые засухоустойчивые виды растений проникают дальше на север по южным склонам. Наоборот, по северным склонам дальше к югу распространяются холодостойкие и влаголюбивые виды.

Интенсивность и состав солнечной радиации, приходящей к деятельной поверхности биогеоценозов, зависит от многих факторов: сезона года, времени суток, высоты стояния солнца, облачности и прозрачности атмосферы, рельефа

местности. С высотой стояния солнца нагревание деятельной поверхности, а от нее и приземного воздуха, усиливается.

Толща атмосферы влияет на характер солнечной радиации, рассеивая прямые лучи, а также поглощая лучи некоторой части спектра. При этом любые примеси в атмосфере (водяные пары, пыль, сажа, копоть, дым) усиливают перехват атмосферой солнечной радиации. По этим причинам до деятельной поверхности Земли (кроны деревьев, луг, болото и т. д.) доходит всего около 50 % солнечной радиации, поступающей к верхним слоям атмосферы.

Поглощенная лесным фитоценозом солнечная радиация обеспечивает протекание не только физиологических (фотосинтез, транспирация и др.), но и физических процессов (нагревание растений и почвы, физическое испарение с поверхности растений и почвы и др.).

Солнечная радиация представлена видимыми и невидимыми, прямыми и рассеянными, длинноволновыми и коротковолновыми лучами, роль которых в биогеоценозе далеко не одинакова. Инфракрасные лучи приводят к нагреванию деятельной поверхности, а ультрафиолетовые катализируют некоторые химические реакции. Процесс фотосинтеза протекает под влиянием оранжево-красных лучей, получивших название физиологически активной радиации (ФАР). Качественный состав радиации имеет значение и для транспирации, идущей наиболее интенсивно под действием красных лучей. Установлено, что свет влияет не только на интенсивность формирования органического вещества, но и на его качество (анатомическое строение органов, биохимический состав тканей и др.).

На создание органического вещества расходуется лишь небольшая доля солнечной энергии, поступающей к фитоценозам - не более 1-2 %. Остальная ее часть рассеивается в виде тепла. Различают прямую радиацию, исходящую непосредственно от Солнца, и рассеянную радиацию, поступающую от небосвода. Эти виды радиации в совокупности образуют суммарную солнечную радиацию. Растения лучше приспособлены к поглощению рассеянной радиации.

С увеличением географической широты высота стояния Солнца над горизонтом снижается, сокращая прямую и увеличивая рассеянную радиацию.

Лесные фитоценозы в значительной степени изменяют и перераспределяют поток солнечной энергии. Из общего количества суммарной радиации 20-25 % отражается пологом леса, а 35-70 % задерживается кронами деревьев. Под полог леса в зависимости от состава, строения древостоя и сомкнутости крон проникает от 5 до 40 % солнечной радиации. Например, загущенные ельники пропускают света менее 10 %, а сосняки, березняки и осинники - 30 % и более.

Проходя через слой лесного фитоценоза, солнечная радиация изменяется количественно и качественно. 20-40 % солнечной энергии, проникшей под полог древостоя отражается живым напочвенным покровом и почвой. Таким образом, только 5-15 % радиации, поступившей к пологу леса, поглощается растениями нижних ярусов и почвой. Под пологом леса преобладает радиация, бедная физиологически активной радиацией (ФАР). Все это зачастую нарушает прохождение растениями нижних ярусов некоторых фенологических фаз (например, цветения). Радиационный режим в лесу очень изменчив и зависит от состава, возраста, строения древостоев и сомкнутости крон.

Требовательность растений к интенсивности солнечной радиации существенно различается, в связи с чем выделяют соответствующие экологические группы растений: светолюбивые, теневыносливые и тенелюбивые. Неодинаковая освещенность в кронах приводит к формированию трех типов листового аппарата: светового, теневого и полутеневого. Листья первого типа характеризуются наибольшей эффективностью фотосинтеза.

Требовательность растений к световому режиму определяется не только биологическими особенностями вида, но и этапом онтогенеза. В молодом возрасте большинство древесных видов характеризуются относительной теневыносливостью. Например, сосна обыкновенная сравнительно хорошо переносит затенение до 10-летнего возраста, а ель аянская - даже до 40-летнего.

Зонтиковидная форма крон, ослабленный рост в высоту и по диаметру ствола - все это признаки недостаточной освещенности [38].

Обнаружено, что улучшение климатических и почвенных условий в некоторой степени компенсирует слабую освещенность, повышая теневыносливость растений. Наоборот, ухудшение качества среды повышает требовательность растений к свету. Следствием неблагоприятных условий на северной границе лесной растительности является формирование разреженных древостоев.

Активность Солнца не остается постоянной во времени. Признаками ее усиления служат появление на Солнце темных пятен, из которых на огромную высоту низвергаются протуберанцы. Периодичность таких солнечных вспышек в среднем составляет 11 лет. Влияние солнечной активности на биосферу Земли реализуется через изменение геомагнитных полей, ионизацию атмосферы, количества атмосферных осадков и др., что сказывается на состоянии всех организмов, в т. ч. и древесных. Так, интенсивность роста и успешность возобновления сосны обыкновенной *(Pinus sylvestris)* и ели европейской *(Picea abies)* изменяются в соответствии с циклами солнечной активности.

Световой режим фитоценозов можно регулировать особыми промежуточными рубками, в процессе которых вырубается только часть деревьев, что вызывает приток под полог леса света и тепла. Это способствует усилению деятельности микроорганизмов и ускорению круговорота веществ, повышению продуктивности древостоев и появлению благонадежного подроста.

Итак, ***солнечная энергия*** - исходный источник формирования лесной среды. Лес может формироваться только в условиях, где тепла и влаги достаточно для роста и развития деревьев. Тепловой же режим определяется количеством и качеством (спектральным составом) солнечной радиации, поступающей на земную поверхность. В целом солнечной энергии для фотосинтеза лесных растений хватает, но света бывает недостаточно для образования генеративных органов (плодов и шишек), а также роста и развития

молодого поколения леса, оказавшегося в условиях угнетения под пологом спелого древостоя.

Свет (солнечная радиация) в пределах видимого для человека участка спектра (380-720 нм) не является чем-то обособленным от других видов электромагнитного излучения. Достаточно вспомнить ряд от космических лучей (самых коротких длин волн) до радиоволн (самых длинных волн): ***космические лучи → гамма-излучения → рентгеновские лучи → ультрафиолетовые лучи →фиолетовые, синие, голубые, зеленые, желтые, оранжевые и красные (видимый для человека участок спектра) → инфракрасные лучи → микроволны → радиоволны и т.д.*** [38].

Наиболее важна для жизни растений видимая физиологически активная радиация (ФАР). В сущности, она и определяет понятие о свете в лесу и вне его. Свет «запускает» фотосинтез, разрушая молекулу воды для использования энергии в реакциях образования органических веществ (прежде всего углеводов). Он способствует формированию вегетативных и генеративных органов растений, ускоряя созревание плодов и шишек, влияет на общий габитус деревьев (форму крон, ствола) и т.д.

Максимальные величины солнечной энергии на открытом месте составляют 2 кал/см^2·мин., или около 1400 Дж/м^2·сек. Под пологом леса названные цифры в несколько и десятки раз меньше. В лесоведении и фитоценологии в целом распространены процентные показатели: отношение количества света в растительном сообществе (например, под пологом леса) к освещенности на открытом месте, умноженное на 100, и означающее процент проникновения лучистой энергии в тот или иной фитоценоз. Эти проценты, зависящие от состава и строения лесного фитоценоза, от рельефа и ориентации местности по отношению к солнцу, существенно колеблются. Их величины в обобщенном виде выглядят так:

1 балл - очень слабая освещенность, менее 10% от полной солнечной освещенности на открытом месте (ООМ);

2 балла - слабая освещенность (11-20%) от ООМ;

3 балла - умеренная освещенность (21-50%) от ООМ;

4 балла - хорошая освещенность (51-80%) от ООМ;

5 баллов - очень хорошая, часто избыточная для растений освещенность открытых или почти открытых мест (81% и выше от ООМ).

Эти значения, конечно, не универсальны для разных лесов и разных мест обитаний. Так, при освещенности до 10% формируется теневыносливый подрост под пологом леса и ему, как правило, не хватает света. Нужны рубки ухода (осветление). Наоборот, при освещенности более 50% от ООМ у растений в молодом возрасте может наступать плазмолиз с увяданием надземных органов (например, в лесных питомниках). Надо помнить, что для максимального фотосинтеза достаточно света в пределах 30-50% от ООМ. Интенсивная солнечная радиация приводит к перегреву и ожогам тканей растений, а иногда и к их гибели: меристемы и паренхима отмирают в результате действия высокой температуры [38].

В лесных фитоценозах растения по отношению к свету обычно делятся на ***светолюбивые, теневыносливые*** и ***тенелюбивые.*** Смысл этих определений заключается в следующем: каждый вид или целый систематический род растений может расти и развиваться в каких-то пределах (амплитудах) изменения освещенности (солнечной радиации) по ее интенсивности (в энергетических единицах или в процентах) с учетом, конечно, спектрального состава. Последнее означает избирательное поглощение пигментами хлоропластов, листом, зеленым пологом леса, талломом и т.д. света в основном только определенной длины волны (например, синих и красных лучей видимого спектра света).

Термин «тенелюбивые растения» иногда оспаривается, однако рассмотрим растения разных жизненных форм с позиций приспособления (адаптации) их к избытку (световыносливость) и к недостатку (теневыносливость) света.

Световыносливые растения приспособлены к действию максимальной величины солнечной энергии. Их листья и стебли, как правило, обладают рядом морфофизиологических свойств и признаков: высокой водоудерживающей способностью коллоидов и органелл протоплазмы, развитой эпидермой, кутикулой и восковым покровом. Молодая эпидерма может формировать опушение в виде простых и сложных трихом (волосков) и др. Названные свойства способны ослабить действие интенсивной солнечной радиации и регулировать процессы газо- и водообмена. Примерами световыносливых древесных пород могут служить сосны густоцветковая и обыкновенная, лиственница Гмелина, можжевельник твердый, почти все виды берез, ивы, тополя и др.

При этом надо оговориться, что световыносливостью почти не обладают всходы древесных пород в состоянии семядольных листьев и хвои. Этот вопрос интересен и недостаточно изучен. Если растения, в том числе и древесные виды, световыносливы на всех этапах онтогенеза (с молодого возраста и на всех динамичных возрастных стадиях), то такие лиственные (покрытосеменные) и голосеменные (хвойные) правомочно отнести к категории ***светолюбивых***.

Приспособление к недостатку света (***теневыносливость***) свойственно многим древесным, кустарниковым и травянистым видам растений: тису остроконечному, большинству пихт и елей, некоторым соснам (сосне корейской), часто наблюдается у лиственных пород (граб сердцелистный, многие клены, липы и др.).

Теневыносливость, как и световыносливость, подразделяется на теневыносливость на всех этапах онтогенеза (всходы, юность, зрелость, старение) и на отдельных его этапах. В первом случае - это ***тенелюбие***. Оно достаточно часто встречается в насыщенных видами тропических лесах. Тенелюбие характерно для многих лесных трав (например, женьшеня, папоротников и др.). Близки к тенелюбам и такие растения, как граб сердцелистный и тис остроконечный. Тенелюбы - это растения, которые могут

осуществлять весь свой жизненный цикл, включая образование генеративных органов (цветков, шишек, семян, спор) в условиях освещенности, недостаточной для светолюбивых растений.

В смысловом отношении, ***световыносливость*** и ***теневыносливость*** на отдельных этапах онтогенеза - понятия близкие. В целом ***световыносливость*** характерна на этапах зрелости и старения, а ***теневыносливость*** - в молодом возрасте растений, если речь о древесных породах - на стадии подроста. Однако эти категории отношения растений к свету могут быть очень сложными у других жизненных форм - кустарников, трав (одно- и многолетних, эфемеров и т.д.), водорослей с различными циклами развития (сменой ядерных фаз и чередованием поколений) и т.п. [38].

Очень важно, что многие древесные породы эволюционно приобретают свойство теневыносливости в молодом возрасте. Это способствует выживанию подроста под пологом взрослых деревьев или других видов растений. Классическим примером могут служить две родственные породы: сосна корейская («кедр») и сосна обыкновенная. Первая выработала теневыносливость и способна жить в многоярусных лесах Дальнего Востока, вторая - типичный светолюбивый вид, не терпящий затенения. Следует учесть, что благодаря эволюционно приобретенной ***теневыносливости*** многих древесных пород Дальнего Востока, особенно в Приморье, сформировались многовидовые, разновозрастные и многоярусные хвойно-лиственные леса, ценные в теоретическом и практическом аспектах.

Отношение древесных растений к свету можно определить по их морфологическим особенностям строения органов и тканей, а также по особенности внешнего вида (габитуса):

1. ***Светолюбивые*** породы формируют более прозрачные и широкие кроны, чем у теневыносливых. Скорость опада побегов (сучьев) у светолюбов больше, чем у теневыносливых, у которых ветви (как у многих пихт и елей) часто стелятся по земле.

2. Древостой, составленный из ***теневыносливых*** пород, как правило, гуще в любом возрасте, чем древостой светолюбивых видов. Например, в еловом лесу деревьев значительно больше, чем в сосновом, особям которого нужна хорошая освещенность. Попутно отметим, это не означает, что общий запас органической массы елового леса всегда превышает запас соснового в сравнимом возрасте.

3. У ***светолюбивых*** древесных пород лучше и быстрее развивается корка (ритидом) так, что общая толщина коры мощнее, чем у теневыносливых пород, у которых может быть тонкая (даже зеленоватая) кора, уязвимая для перегрева и повреждения (в том числе пожарами и животными). Яркими примерами служит мощная кора у таких светолюбов, как лиственница Гмелина и дуб монгольский, но тонкая кора молодых пихт, елей и многих кленов, толерантных (терпимых) к недостатку света. Названные признаки наследственно обусловлены. Если же рассматривать экологическую амплитуду жизни древесных пород, то можно найти и некоторые отклонения от перечисленных закономерностей. Так, хорошо освещенные отдельные деревья теневыносливых пород могут иметь внешние признаки светолюбивых растений.

4.6.1.3 Температурный режим воздуха

Интенсивность и динамика всех биогеоценотических процессов в первую очередь обусловлена температурой окружающей среды. Прогревание воздуха происходит в основном в результате теплового излучения поверхности, нагретой солнечными лучами. Кроме этого, на температурный режим воздуха оказывает влияние и циркуляция по-разному нагретых воздушных масс [15].

Различия в температурном режиме воздуха разных географических районов являются в основном следствием разницы в количестве приходящей солнечной радиации. С удалением от экватора вариабельность интенсивности

солнечной радиации в годичном цикле усиливается, в связи с чем наблюдается чередование теплого и холодного сезонов.

Температурный фактор непосредственно сказывается на всех физиологических процессах растений: рост, развитие, дыхание, транспирация, метаболизм и т. д. Особенности протекания этих процессов определяются не только текущей температурой, но и ее суточной амплитудой, а также температурным режимом предшествующих периодов. Кроме того, влияние температуры воздуха сказывается на жизнедеятельности растений и косвенно через изменение других климатических, а также почвенных и биотических факторов. Так, температурный режим в значительной мере определяет интенсивность испарения влаги и количество выпадающих атмосферных осадков.

Благодаря фотосинтезу лес, как растительное сообщество, аккумулирует значительно больше тепла, чем любые другие типы растительного покрова за счет накопления огромной биомассы на определенной территории. Лесные фитоценозы создают внутренний температурный режим, и сами влияют на климат целых географических регионов. Известно, что под пологом леса амплитуды изменения температуры воздуха и почвы уменьшаются по сравнению с температурой открытых мест.

Вегетационный период у древесных растений обычно начинается с прогревания воздуха около 10°С, а почвы - с 5°С, но это усредненные цифры. Они совпадают с северной границей распространения леса - июльской изотермой 10°С. В направлении к экватору собственно температурных ограничений на формирование лесов нет. Они связаны уже с обеспечением древесных растений влагой (в почве и воздухе).

При оценке отношения древесных растений к теплу необходимо различать следующие понятия: 1) ***холодостойкость*** - способность растений переносить низкие положительные температуры (меньше 10°С); 2) ***морозоустойчивость*** - способность протоплазмы живых клеток переносить низкие отрицательные

температуры; 3) ***зимостойкость*** - это способность древесных растений противостоять условиям зимовки; 4) ***жароустойчивость*** - способность древесных растений переносить высокие положительные температуры (выше 30°С).

Повысить холодостойкость можно путем внесения калийных удобрений, увеличивающих вязкость протоплазмы. В настоящее время известно, что морозоустойчивость связана со скоростью образования льда внутри клеток и в межклетниках. Зимостойкость - понятие широкое, оно связано с повреждением тканей и органов при резких колебаниях температуры воздуха в связи с температурой коры, ствола и в корневой системе. На Дальнем Востоке опасны морозы с ветром, выхолаживающие и обезвоживающие ткани побегов и стволов деревьев и кустарников. Опасен также для жизни древесных пород, особенно хвойных, ранневесенний нагрев надземных органов, создающий физиологическое несоответствие в транспорте воды и веществ (сокодвижении). Такая ситуация может вызвать массовую гибель хвойных пород Дальнего Востока [40]. Жароустойчивость важна для всходов древесных растений, оказавшихся на прямой солнечной радиации.

На каждом этапе сложного развития (онтогенеза) древесных растений отношение к теплу и холоду меняется.

1. Семена древесных растений прорастают в широких положительных температурных границах - от нескольких до 35-40°С. В естественных условиях они зимуют либо в кронах, либо в лесной подстилке, где они проходят подготовку (природную стратификацию) и прорастают весной. Прорастания семян после первой зимы может и не наступить вследствие недоразвитости их зародышей (как у большинства видов аралиевых) или плотных покровных тканей. Искусственная стратификация ускоряет прорастание.

Есть сведения, что семена сосны Банкса, ели Энгельмана, сосны скрученной прорастали почти с одинаковой скоростью при температурах примерно до 25-30°С [17]. Причем лучше идет прорастание при некотором

колебании суточных температур. Подобное наблюдается и для древесных пород Дальнего Востока.

Судя по многочисленным опытам, семена активнее прорастают при умеренных температурах среды и высокой (90-100%) влажности воздуха и влажности субстрата 60-80%. Быстрее прорастают семена с морфологически развитыми зародышами. При этом меристемы зародышей начинают делиться при воздействии извне электромагнитными излучениями разной мощности и длины волны: видимой, ультрафиолетовой и инфракрасной областей спектра. Были опыты по выявлению влияния на прорастание семян ионизирующих лучей и ультразвука. В таких опытах получены как положительные, так и отрицательные результаты. По-видимому, необходимы дальнейшие исследования с постановкой опытов с различными сочетаниями тепла, влаги, электромагнитных излучений и т.п. Но при этом надо изучить условия прорастания семян в природе, что очень важно для древесных растений, семена которых в целом удовлетворительно прорастают под защитой материнского полога, где складываются подходящие условия - умеренная температура и высокая влажность среды.

2. После вынужденного покоя, уже ранней весной, верхушечные и латеральные (перицикл, камбий) меристемы начинают делиться. Признаком начала вегетации можно считать начало сокодвижения. Раньше (в марте-апреле) оно начинается у морозоустойчивых деревьев - ив, берез, кленов и др. Теплолюбивые породы начинают вегетацию значительно позже (в мае).

3. Когда воздух и почва прогреются и установится положительная среднесуточная температура, меристемы активизируются и начинается быстрый рост побегов по высоте и диаметру, а также корней в зоне их первичного строения. В общем, у древесных растений рост продолжается до середины лета. У теплолюбивых растений он продолжается еще до начала августа, но надо учесть, что они не «спешили» распускать листья весной (как это наблюдается у

ореха маньчжурского, бархата амурского, ясеня маньчжурского, диморфанта, мелкоплодника, маакии амурской и др. древесных растений).

4. Период «скрытого» роста обозначается формированием генеративных почек и почек возобновления, которые уже постепенно готовятся к зиме. Этот период растягивается у теплолюбивых растений и завершается раньше у морозоустойчивых.

5. Фаза глубокого покоя наступает после полного сформирования генеративных и вегетативных почек, а ее признаком служит начало листопада (в том числе и опада старой хвои). В этот период растения депонируют липиды, крахмал переходит в сахар, в живых тканях уменьшается количество свободной воды, чувствительной к льдообразованию, снижающему морозоустойчивость растений. Период длится до начала декабря.

6. Период глубокого покоя постепенно переходит в период вынужденного покоя, когда устанавливаются устойчивые морозы. Соответственно, морозоустойчивые растения готовятся к вынужденному покою раньше и завершают его раньше (примерно на месяц), чем теплолюбивые деревья.

Вынужденный покой теоретически (в случае экстремальных морозных зим) может быть и дольше, чем в обычные зимы, но с наступлением весны деревья «просыпаются» вновь и годовой жизненный цикл повторяется.

Составленная Г.В. Гуковым [8] шкала теплолюбия содержит 4 группы растений: очень теплолюбивые, теплолюбивые, среднетеплолюбивые и малотребовательные к теплу древесные породы. Назовем первую и четвертую группы растений:

Очень теплолюбивые: магнолия, дуб зубчатый, береза Шмидта, диморфант, абрикос маньчжурский, пихта цельнолистная, клен ложнозибольдов, липа маньчжурская, Мелкоплодник и ясень носолистный.

Малотребовательные к теплу древесные породы: тис остроконечный, береза плосколистная, осина, сосна обыкновенная, ель аянская, ель сибирская, лиственница Гмелина, береза каменная, кедровый стланик.

В каждой группе действие показателя отношения к теплу возрастает по мере их перечисления (например, кедровый стланик явно морозоустойчивей, чем тис остроконечный).

4.6.1.4 Влажность воздуха

Влажность воздуха в основном оказывает влияние на такие компоненты биогеоценоза как фитоценоз и почва, обуславливая определенным образом их влагообмен с атмосферой. Обычно содержание паров воды в воздухе характеризуют его относительной влажностью. На жизнедеятельности растений влажность воздуха сказывается главным образом через изменение транспирации. Обнаружено, что наиболее успешно фотосинтез и транспирация протекают при величине этого показателя около 60-70 %. С понижением влажности воздуха транспирация и физическое испарение усиливаются. Это в свою очередь вызывает интенсивное поглощение корнями воды и растворенных в ней минеральных соли, а значит и усиление метаболизма [15].

Существенное снижение влажности воздуха на фоне повышенной температуры может приводить к дефициту воды в тканях растений и даже завяданию. Сильный ветер усугубляет этот процесс. Кроме того, крайне низкая влажность воздуха способствует резкому повышению пожарной опасности в лесах. Высокое содержание паров воды в воздухе снижает до полного прекращения не только физическое испарение, но и транспирацию, тем самым замедляя биопродукционные процессы.

Влажность воздуха связана с температурой и движением воздуха и особенно тесно - с атмосферными осадками. Влияние лесного фитоценоза сказывается на влажности воздуха в подкроновом пространстве. Так, в летний период величина этого показателя в хорошо развитом сомкнутом ельнике на 15-30% выше, чем на открытом месте. Этому способствует усиленное испарение воды фитоценозом, а также отсутствие ветра и пониженная температура воздуха.

4.6.1.5 Атмосферные осадки

В жизни лесного биогеоценоза вода играет огромную роль. Она поступает в биогеоценоз в виде атмосферных осадков, с грунтовыми водами, а также с поверхностным и внутрипочвенным стоками. Попадая в почву, атмосферные осадки растворяют минеральные вещества, перемещают их в нижние почвенные горизонты, изменяют температурный режим и аэрацию почвы [15,35].

Вода является внешней и внутренней средой для всех процессов жизнедеятельности растений, в которых ее содержится 65-95% от сырой массы тканей. Даже ствол растущего дерева наполовину состоит из воды. Вода необходима для роста и размножения растений. В процессе фотосинтеза ее молекулы разрушаются с помощью света, а энергия электронов используется для синтеза продуктов обмена (углеводов, жиров, белков).

Структура воды меняется в зависимости от ее агрегативного состояния. Твердое состояние воды выявлено (пока что) в двух видах: кристаллическое - лёд, и некристаллическое, стеклообразное, аморфное (явление витрификации). Мгновенное замораживание жидким азотом приводит к стеклообразной воде, которая не повреждает живые клетки, наоборот, медленное замораживание сохраняет ее кристаллическую структуру, разрушающую клеточные органеллы.

Осадки приносят в почву не только воду, но и различные соединения природного и антропогенного происхождения, вымывая их из атмосферы. Кроме того, в почву с осадками попадает некоторые количество органических и неорганических веществ, которые вымываются из надземной части растений.

Формы атмосферных осадков весьма разнообразны: дождь, снег, роса, град, изморозь, ожеледь. Более половины всех осадков поступает в биогеоценоз в жидком виде. Для растений имеет значение не только общее количество осадков, но и то, когда и с какой интенсивностью они выпадают. Растения высоких широт, где расположена таежная зона, потребляют почвенную влагу

только в весенне-летний период. Поэтому именно в это время года осадки как источник влаги имеют наибольшее значение для растений.

Летний расход растениями воды зависит от температуры и влажности воздуха и почвы, скорости ветра, а также от интенсивности ростовых процессов. Влагообеспеченность биогеоценозов различных зон далеко не одинакова. Количество осадков, выпадающих в лесах разных природных зон, варьирует в широких пределах - от 150 до 2000 мм в год. Эти различия отражаются на составе и возобновлении леса, продуктивности и динамике древостоев.

Зона тайги является избыточно увлажненной, зона широколиственных лесов - умеренно влажной, а лесостепи - засушливой. Однако даже в тайге в жаркое лето продолжительное отсутствие осадков может привести к дефициту влажности верхних почвенных горизонтов особенно песчаных почв. Это явление может представлять серьезную опасность лишь для всходов и подроста мезофитных видов (например, ели европейской).

Больше всего воды в лесу расходуется на транспирацию, интенсивность которой определяется биологическими особенностями, возрастом деревьев, степенью развития фотосинтезирующего аппарата и гидрологическими условиями местопроизрастания. Например, в таежной зоне спелый сомкнутый еловый древостой способен транспирировать за вегетацию до 4 тыс. тонн воды с 1 гектара.

В зимний период кроны хвойных деревьев задерживают осадков в 8-10 раз больше, чем лиственных. При этом не весь снег, задержанный кронами, в дальнейшем поступает под полог леса. Часть его испаряется в атмосферу, минуя жидкое состояние.

Осадки в виде снега влияют не только на водный, но и на тепловой режим почвы. В европейской тайге России толщина снежного покрова в среднем достигает 50-70 см. Благодаря рыхлому сложению он служит надежной зашитой от морозов всходов, подроста и растений живого напочвенного покрова, а также зимующих в подстилке животных. Кроме того, толщина снежного покрова во

многом определяет глубину промерзания почвы, условия перезимовки подземных органов растений и почвенных животных, а также запасы влаги в почве после весеннего снеготаяния.

Помимо вертикальных осадков лес получает незначительное количество влаги и от горизонтальных осадков в виде капелек, оседающих из туманов и облаков (всего около 10 мм в год). При отрицательной температуре такие капельки замерзают, образуя ожеледь, иней или изморозь.

Таким образом, влияние лесного фитоценоза на водный режим биогеоценоза заключается в следующем:

1) частичный перехват атмосферных осадков надземной частью;
2) перераспределение осадков в горизонтальном направлении;
3) сокращение почвенного стока;
4) повышение водоудерживающей способности почвы;
5) снижение инфильтрации осадков в глубокие слои почвы;
6) повышение уровня грунтовых вод;
7) транспирация и физическое испарение воды.

Схема круговорота воды в лесном биогеоценозе представлена на рис. 13.

Величина приходных и расходных статей влагооборота сильно варьирует в зависимости от количества и интенсивности осадков, температуры и влажности воздуха, скорости ветра, почвенных условий, состава и строения фитоценозов.

Из повышенных форм рельефа в различные рода понижения и водоемы, поверхностный и внутрипочвенный сток доставляет не только воду, но растворенные в ней органические и минеральные вещества, осуществляя тем самым материальный обмен между сухопутными и водными биогеоценозами. Вода испаряется с акваторий и в виде пара переносится в глубь материков, где вновь выпадает осадками различной формы.

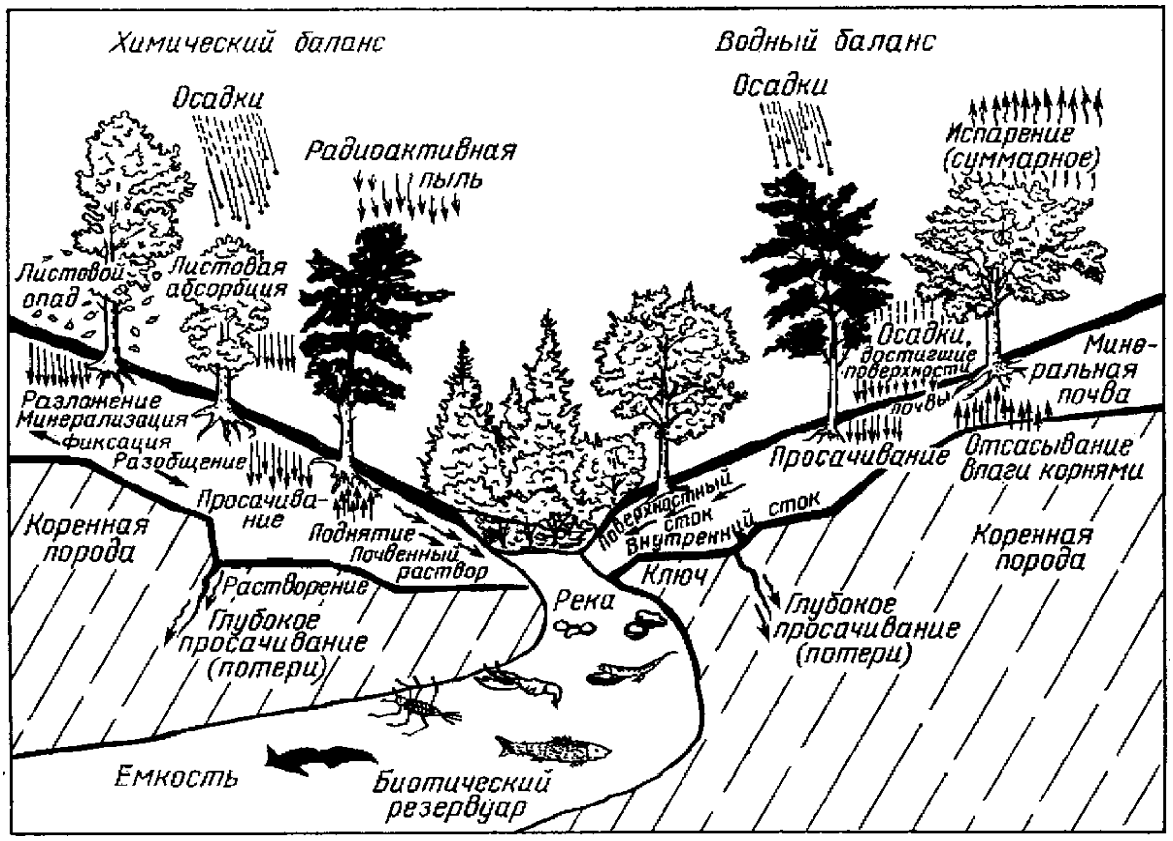


Рисунок 13 – Взаимосвязь химического и гидрологического циклов в лесных биогеоценозах по I.W. Curlin [44]

При определенных условиях атмосферные осадки могут отрицательно сказаться на состоянии лесных деревьев. Например, на кронах хвойных растений иногда скапливается так много снега, что происходит поломка ветвей, стволов (снеголом) и вывал деревьев с корнями (снеговал). Этому явлению способствуют безветренная погода, обильный мокрый снегопад, а также повышенная густота древостоя. Некоторый вред древесным растениям иногда причиняет изморозь, осаждающаяся на растениях в виде непрозрачного льда, и ожеледь - в виде прозрачного льда. Под их тяжестью могут ломаться не только ветви, но и стволы. Продолжительные ливни и град в период цветения сбивают пыльцу, снижая тем самым урожай семян.

Режим влаги - это изменение (динамика) влагообеспеченности леса в течение года, вегетационного периода, по временам года, месяцам, неделям и дням. Особенно показательно количество осадков за вегетационный период, а в

условиях Дальнего Востока - за первые три месяцы жизни древесных растений (апрель - май - июнь). В это время иногда складывается неблагоприятная для вегетации ситуация: холодная весна с медленным размораживанием каменистого почвогрунта, в котором наблюдается недостаток влаги. Гидрологическая обстановка еще более ухудшается, если зимой выпадает мало осадков. Следует также помнить, что на горных склонах нет постоянных грунтовых вод, как это бывает на равнинах [38].

Зимнее испарение и сдувание снега в лесах с преобладанием хвойных пород происходят менее интенсивно, чем в чернолесье (лиственных лесах). Поэтому в первых больше накапливается снега, и он медленней тает, чем во-вторых сообществах. В теплое время вегетации испарение и транспирация в чернолесье интенсивнее, чем в хвойных и смешанных лесах. Уже эти известные факты свидетельствуют о большой водоохраной роли лесов с преобладанием и участием хвойных пород по сравнению с лиственными фитоценозами. Осенью хвойные и смешанные леса также более эффективны в сглаживании пиков наводнения (гидрографов стока), чем лиственные сообщества.

Безусловно, режим влаги в лесу зависит, прежде всего, от количества и качества (необходимой периодичности) осадков, поступающих за год и в течение вегетационного периода. На Дальнем Востоке режим осадков в значительной степени зависит от деятельности циклонов, в том числе тайфунов, формирующих под влиянием морей и океанов муссонный климат.

Прежде чем обсуждать баланс влаги в лесу, необходимо кратко охарактеризовать его составляющие.

1. Осадки выпадают в жидком и твердом состоянии. Есть и особые виды осадков, образующиеся в результате температурных градиентов из атмосферной влаги: отложение льда на побегах - изморозь, ожеледь или гололед и т.д. Наибольшее значение для леса имеют осадки в виде дождя и снега. В среднем для России в год выпадает 400-600 мм, а на Дальнем Востоке - 500-800 мм.

Считается, что лес может формироваться при осадках не менее 150 мм в год, но эта цифра, надо полагать, приемлема для холодных районов планеты.

2. Испарение с поверхностей растений и почвы происходит по законам физики: с нарастанием температуры и уменьшением влажности воздуха, растений и почвы испарение увеличивается, увлажняя воздух внутри леса и над ним.

3. Транспирацию можно назвать биологическим или физиологическим испарением. Она только до пределов, определенных наследственно-физиологическими свойствами, может возрастать с увеличением температуры и снижением влажности. При температуре воздуха примерно выше 30°С живые ткани побегов древесных растений начинают сопротивляться обезвоживанию. Это очень важный факт, установленный для древесных пород Дальнего Востока [39]. Испарение плюс транспирацию часто объединяют под термином «суммарного испарения», хотя эти две составляющие не равноценны в определении водоохранного значения ландшафтов, тем более для территорий, покрытых лесом, где происходит физиологическое регулирование процесса транспирации.

4. Задержание осадков надземными органами растений происходит за счет смачивания и впитывания. Чем больше растительная масса (фитомасса), тем больше осадков задерживается. Причем задерживаются не только жидкие осадки, но и твердые. Количество задержанных осадков в лесах разных типов и бонитетов сильно колеблется (5-10-20% от выпавших), иногда и больше. Эти величины зависят и от силы дождя. Например, осадки силой 5 мм могут задержаться полностью, т.е. на 100%, а в результате длительных ливневых осадков задерживается только та часть, которая затрачена на смачивание и частичное поглощение массой растений.

5. Осадки, задерживаемые лесной подстилкой и корнеобитаемым слоем почвогрунта, играют решающую роль в оценке влагообеспеченности, роста и развития древесных пород. Их количество очень динамично, поскольку

корневые системы обеспечивают восходящий поток воды и органоминеральных веществ из почвы в надземные органы растений.

6. Сток избыточной влаги появляется в случаях полного ею насыщения органоминеральных компонентов лесной экосистемы: надземной и подземной фитомассы, лесной подстилки и почвогрунта. В типичных уравнениях водного баланса различают почвенный сток (поверхностный и внутрипочвенный). Понятно, что чем мощнее лесная подстилка и гумусовый слой почв, тем более ограничен или исключен поверхностный сток, развивающий эрозию. Высокая каменистость (скелетность) почвогрунта на Дальнем Востоке снижает его общую влагоемкость и увеличивает возможность почвенного стока при длительных ливневых дождях, когда водонакопительная способность леса сходит на нет и возникают разного масштаба паводки.

7. Пополнение грунтовых и разного происхождения подземных вод за счет стекания и просачивания жидких осадков после полного насыщения влагой фитомассы, лесной подстилки и почвогрунта лесных экосистем.

4.6.1.6 Молнии

Молния представляет собой мощный электрический разряд между облаками и Землей, возникающий из-за большой разницы потенциалов. Высокое содержание в стволах водных растворов минеральных солей делает деревья хорошими проводниками электричества. Это, а также значительная их высота, могут приводить к их поражению молниями. При прохождении электрического тока через ствол, последний раскалывается. Вероятность и степень повреждения деревьев молниями зависит от их вида, высоты и содержания воды в тканях, а также характера грозы. Чаще поражаются одиночные и высокие деревья. Хвойные деревья страдают от молнии больше, чем лиственные. Следует подчеркнуть, что лесной пожар может начаться только тогда, когда молния поражает сухостойные деревья [15].

4.6.1.7 Движение воздушных масс

Движение воздуха возникает из-за неравномерного нагревания атмосферы на разных широтах планеты. Ветровой поток способствует выравниванию газового состава воздуха, формированию климата и погоды на планете [15].

Воздух движется непрерывно: он поднимается (сходящее движение), опускается (нисходящее движение) и перемещается в горизонтальном направлении (ветер).

Причина, вызывающая образования ветра — разница атмосферного давления. Ветер дует из области более высокого атмосферного давления, в область с более низким. Чем больше разница в атмосферном давлении, тем сильнее ветер. Распределение атмосферного давления на Земле определяет направление ветров, господствующих в тропосфере на разных широтах.

От тропических широт — поясов повышенного давления в каждом полушарии воздух направляется с одной стороны ***к экватору***, с другой — ***к умеренным широтам***. При этом он отклоняется ***вправо*** в северном и ***влево*** в южном полушарии. Между тропиками и экватором дуют ***пассаты***, они имеют ***северо-восточное*** направление в северном полушарии и ***юго-восточное*** в южном. Воздух, направляющийся от тропических широт в умеренные, отклоняется ***к востоку***. Поэтому в умеренных широтах господствуют ***западные ветры*** — западный перенос воздуха. Из высоких широт в умеренные дуют ветры с преобладанием ***восточной*** составляющей.

На границах материков и океанов ветры зимой дуют ***с материка на океан***, а летом, наоборот, ***с океана на материк*** — это ***муссоны***. Муссонные ветры особенно хорошо выражены в умеренных широтах, где разница между температурой зимы и лета особенно велика. В зависимости от местных условий (рельеф, растительность, водоемы) возникают различные местные ветры [12].

Бриз — ветер, дующий днем с водоема на сушу, а ночью наоборот.

Фён — теплый, сухой и порывистый ветер с гор. Он дует, когда по одну сторону хребта давление ниже, чем по другую.

Бора — сильный, холодный, порывистый ветер, образующийся в том случае, если холодный воздух переваливает через невысокие хребты к теплому морю.

Перемещение воздушных масс существенно отражается на многих физиологических процессах растений, прямо и косвенно отражаясь на составе, строении и продуктивности древостоев.

Ветер повышает транспирацию, выдувая из устьиц пары воды. Иссушающее влияние ветра особенно заметно сказывается на растениях тогда, когда температура почва находится в замерзшем состоянии, что препятствует поглощению воды корнями. Такое же отрицательное воздействие оказывает ветер на растения и в жаркую погоду при низкой влажности почвы. При таком сочетании экологических факторов транспирация усиливается настолько, что корневые системы не успевают подавать воду и начинается процесс завядания.

Анемофилия, т. е. опыление с помощью ветра присуща большинству лесообразующих видов (рис. 14).

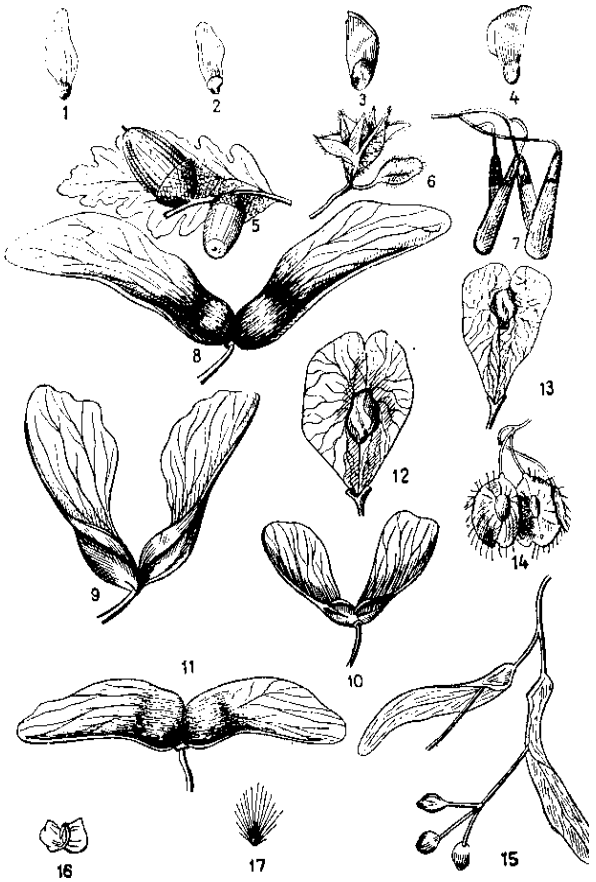


Рисунок 14 – Семена и плоды лесных растений по В.Г. Нестерову [22], где

1 — сосна обыкновенная;
2 — ель европейская;
3 — лиственница сибирская;
4 — пихта сибирская;
5 — дуб черешчатый;
6 — бук восточный;
7 — ясень обыкновенный;
8 — клен остролистный;
9 — явор;
10 — клен татарский;
11 — клен полевой;
12 — ильм;
13 — берест;
14 — вяз гладкий;
15 — липа сердцевидная;
16 — береза пушистая;
17 — осина

Для многих из них характерна и ***анемохории*** — распространение плодов и семян с помощью ветра. Поэтому семена у них очень мелкие и легкие (вересковые *(Ericaceae)* или снабжены крылышком (сосна обыкновенная, ель аянская). Неблагоприятными для леса являются сильные ветры. При раскачивании близко стоящих стволов происходит их трение и возникают поранения, через которые проникают различные патогенные микроорганизмы. В осенне-зимний период тонкие длинные и прочные ветви берез и осины при сильном ветре способны повредить кроны вечнозеленых растений (охлестывание ветвями).

Сильные ветры — бури — вызывают поломку стволов деревьев — ***бурелом,*** или их вывал с корнями — ***ветровал***. Массовые ветровалы характерны для древостоев, произрастающих на тяжелых плотных почвах и образованных деревьями с поверхностной корневой системой и большой парусностью кроны. ***Бурелом*** — поломка стволов ветром, чаще всего происходит у хорошо укоренившихся деревьев, стволы которых повреждены гнилью.

Ветры, постоянно дующие в одном направлении (на берегах крупных водоемов), формируют флагообразную крону и сильно сбежистые стволы (рис. 15). При этом корневая система развивается неравномерно, вытягиваясь в направлении преобладающего направления ветра, а корни нередко обрываются.



Рисунок 15 – Флагообразная крона по Л.В. Кудряшову и др. [18]

Ветер может оказывать на лес и косвенное отрицательное влияние, ухудшая почвенные условия. На лесных опушках, возвышенностях, побережье крупных водоемов вследствие постоянных и сильных ветров почва иссушается, а ее верхний слой и лесная подстилка сдуваются.

Большую опасность для леса представляют сильные ветры, возникающие в жаркую погоду и увеличивающие частоту возгораний и площадь лесных пожаров, а также способствующие переходу низовых пожаров в верховые.

Велика роль движения воздушных масс в межбиогеоценотическом обмене веществом и энергией. Благодаря движению воздуха из одного биогеоценоза в другой переносится огромное количество пыльцы, семян, спор, опада, пыли и газов. Расчеты показали, что на один гектар тайги ежегодно выпадает около 135 кг зольных веществ, принесенных ветром. Эти вещества служат важным фактором почвообразования, а на болотах где почвы отсутствуют, они являются единственным источником минерального питания растений. При этом ветер переносит и споры паразитных и сапротрофных грибов, численность которых в 1 м лесного воздуха достигает 2 тыс.

4.6.2 Эдафотоп

Эдафотоп включает почву и материнскую горную породу. ***Почва*** — ***биокосное*** тело, состоящее из минеральных соединений, воды, экскрементов и останков организмов. В. Н. Сукачев [33] дает следующее определение почвы: «С биогеоценотической точки зрения под почвой следует понимать поверхностный слой литосферы, участвующий в биологическом круговороте и приобретший свойства природного компонентного тела, с характерным для него непрерывным обменом вещества и энергии, обусловливающим его образование, плодородие, закономерности формирования и эволюции». Вертикальные границы почвы сверху ограничены лесной подстилкой, а снизу — максимальной глубиной

распространения корней. В горизонтах литосферы, лежащих ниже почвенного слоя, происходит перемещение и накопление воды и веществ, выбывающих из круговоротов на какое-то время.

Почва является обязательным компонентом лесного биогеоценоза и во многом определяет его водный, газовый, минеральный и тепловой режимы. От почвенных условий зависят состав, строение и продуктивность фитоценоза, а также качество растительного сырья. В свою очередь почва формируется под влиянием климата, подстилающей материнской породы, рельефа, растений, животных и микроорганизмов. Кроме того, многие свойства почвы связаны с режимом увлажнения, зависящим не только от количества атмосферных осадков, но также и от уровня грунтовых вод и количества поступающей воды с вышерасположенных площадей и покидающей биогеоценоз с почвенным стоком. В зависимости от состояния вышеуказанных факторов формируются самые разнообразные типы почв.

Лес и почва взаимосвязаны. Биомасса леса сама создает почву, а почва непосредственно влияет на рост, развитие и продуктивность всех видов растений, составляющих лес как экосистему.

Основной таксономической единицей классификации почв принят ***тип почвы***: когда определенная группа почв развивается в однотипно-сопряженных биологических, климатических и гидрологических условиях и характеризуется ярким и своеобразным проявлением основного процесса почвообразования. Примеры типов почв: подзолистые почвы, чернозёмы, серые лесные почвы, бурые лесные почвы и др.

Почвенный профиль - это вертикальная последовательность генетических горизонтов. Генетические горизонты - это однородные, обычно параллельные земной поверхности, слои почвы, различающиеся между собой по морфологии, составу и свойствам. Безусловно, в зависимости от происхождения, образования и развития, т.е. генезиса почв, переходы от одного горизонта к другому могут быть четкими и в разной степени постепенными.

4.6.2.1 Основные почвенные характеристики

Влияние почвы на жизнь биогеоценоза реализуется через множество ее факторов. Особенно важное значение почвенные условия имеют для жизни фитоценоза. Почвенные факторы воздействуют на древесные растения всегда в комплексе, причем степень влияния каждого из них часто обуславливается состоянием других факторов. Среди них для растений наибольшее значение имеют механический и химический состав почвы, а также ее тепловой и водный режимы [15].

Механический состав. Механический состав почвы определяет такие ее физические характеристики как водопроницаемость, водопоглощение, аэрация, высота капиллярного поднятия и запас влаги. От механического состава почвы во многом зависит ее плодородие, видовой состав и продуктивность фитоценозов. Кроме того, механический состав обусловливает прочность закрепления корневых систем, а значит ветроустойчивость деревьев.

Подстилающая горная материнская порода оказывает подчас решающее влияние на свойства почвы, определяя ее механический и химический состав. Таежные леса формируются на почвах разнообразного механического состава — на песках, супесях, суглинках, глинах, шунгитах, мергелях, известняках и даже на болотах. Оптимальное сочетание свойств почвы прослеживается в свежих средних супесях и легких суглинках, на которых произрастают наиболее продуктивные древостои (рис. 16).

Избыточно увлажненные почвы характеризуются высокой кислотностью, малым содержанием кислорода, низкой степенью насыщенности основаниями и малой мощностью. Поэтому в фитоценозах, произрастающих на болотно-подзолистых и болотных почвах, биопродукционные процессы идут низкими темпами.

При близком залегании известняков или гипса развиваются дерново-карбонатные почвы с пониженной кислотностью, которые предпочитают некоторые виды деревьев (лиственница сибирская).

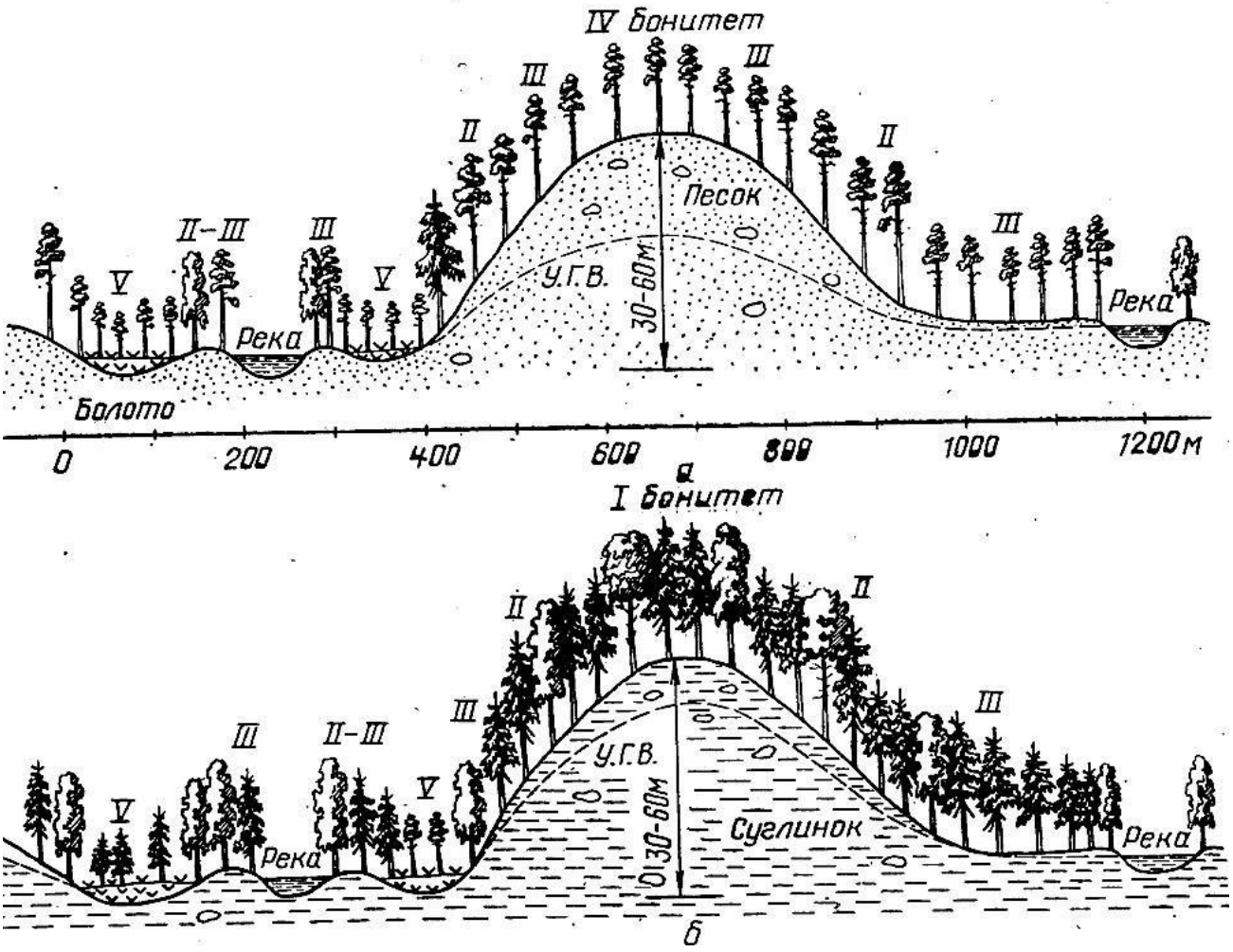


Рисунок 16 – Зависимость состава древостоев и класса бонитета от механического состава и режима увлажнения почвы по С.В. Белову [2]

В зависимости от петрографического состава пески могут обладать различным почвенным плодородием. Так, гранитные пески сравнительно богаты элементами питания, а кварцевые - бедны. В таежной зоне на песчаной почве распространен типичный ***олиготрофный*** и ***ксерофитный*** лесообразующей вид - сосна обыкновенная.

Сосновые древостои встречаются и на сравнительно плодородных тяжелых почвах (суглинки и глины), проявляя в этих условиях максимальную продуктивность. Однако, являясь светолюбивым видом, сосна обыкновенная не выдерживает конкуренцию за свет с теневыносливыми и тенелюбивыми видами

(ели, пихты), которые здесь рано или поздно обязательно появятся. Только пожары или другие катастрофические явления позволяют сосне обыкновенной временно захватывать такие плодородные почвы.

Аэрация. Для дыхания корней и аэробных почвенных организмов, а также для разложения органических веществ, необходимо присутствие в почве достаточного количества кислорода. Кислород поступает в почву с воздухом атмосферы, осадками, а также с грунтовой водой. Его содержание в почвенном воздухе зависит от порозности, водопроницаемости и влагоемкости почвы, определяющими ее аэрацию. От аэрации в значительной степени зависит степень развития корневых систем, а значит и продуктивность древостоев. Например, проникновение стержневого корня сосны обыкновенной часто ограничивается глубиной залегания плотных глинистых отложений, скальными породами или уровнем залегания грунтовых вод. Повышенная аэрация характерна для песчаных и супесчаных почв, с уровнем грунтовых вод около одного метра. На глинистых почвах с высоким стоянием грунтовых вод достаточная концентрация кислорода отмечается только в самых верхних почвенных горизонтах, вследствие чего у деревьев развиваются поверхностные корневые системы, способствующие ветровалу.

Химический состав. В почве содержатся разнообразные минеральные и органические соединения, во многом определяющие ее плодородие. Для растений важно содержание, как макроэлементов, так и микроэлементов, от которых зависит эффективность фотосинтеза и метаболизма, химический состав живых растений и их опада и в конечном итоге - качественные и количественные характеристики круговорота веществ в биогеоценозе.

Химический состав почв формируется под влиянием климата, материнской горной породы, а также поступления веществ из других биогеоценозов, жизнедеятельности растений, животных и микроорганизмов. Особое значение при этом имеет поглощение корнями минеральных соединений

из нижних горизонтов почвы и закрепление их в фитомассе, которые после ее отмирания и разложения поступают в подстилку и верхние слои почвы.

Химический состав почвы в определенной степени обусловлен и поступающими с осадками различными минеральными веществами, вымываемыми из атмосферы. Так, в одном литре жидких осадков содержится около 500 мг взвешенных частиц и растворенных соединений. Некоторые вещества поступают в почву в результате вымывания атмосферными осадками минеральных и органических соединений из надземной части растений. Несмотря на незначительное количество, они играют иногда заметную роль в химическом составе почвы.

Запас минеральных веществ в почве подвержен сезонной динамике. В лесных биогеоценозах их наибольшее содержание отмечается весной и в начале лета, когда начинается интенсивное разложение растительного опада, а скорость поглощения веществ корнями еще не значительна. Минимальное количество минеральных соединений в лесных почвах приходится на конец лета в связи с их усиленным поглощением корнями.

Как правило, в лесных почвах для древесных растений не хватает соединений азота, фосфора и калия. Содержание других необходимых для растений химических элементов (сера, магний, железо) в почве обычно находится на достаточно высоком уровне. В отличие от сельскохозяйственных культур древесные растения могут существовать и при относительно небольшом содержании элементов питания, хотя интенсивность формирования органики при этом существенно снижается. Хвойные растения таежной зоны требуют значительно меньше питательных веществ, чем большинство видов лиственных деревьев. Поэтому здесь хвойные растения обычно доминируют на бедных песчаных или заболоченных почвах.

Те или иные виды растений по-разному относятся к содержанию минеральных элементов в почве. Лесные растения поглощают из почвы соединения азота (аммиачные и нитратные формы) и зольные элементы (в виде

катионов или анионов разных кислот): фосфор, калий, кальций, магний, кремний, марганец, бор и другие. В материнских горных породах соединений азота нет. Основной источник поступления солей азота в почву - это разлагающийся микроорганизмами опад и отпад (до 30 кг/га в год). Кроме того, свободноживущие азотофиксирующие бактерии ежегодно накапливают в почве до 10 кг азота, с атмосферными осадками поступает в почву от 1 до 10 кг азота, а благодаря грозовым разрядам и техногенным выбросам в атмосферу - еще около 10-20 кг азота.

В лесных почвах находится большое количество органических веществ в виде колинов, витаминов, выделений животных и гумуса. Последний, преобладая по массе, имеет наибольшее значение для почвенного плодородия. В нем находятся минеральные вещества, которые постепенно высвобождаются и используются растениями. Кроме того, благодаря своей коллоидной природе гумус увеличивает поглотительную способность почвы и придает ей структурность. Поэтому именно в верхнем почвенном горизонте максимально сконцентрированы сосущие корни растений, почвенные животные и микроорганизмы.

Количество гумуса в почвах зависит от видового состава растений, животных, микроорганизмов и их активности. Почвы таежных лесов крайне бедны минеральными и гумусовыми веществами, в связи с чем здесь преобладают ***олиготрофные*** виды растений.

Кислотность. Кислотность почвы (содержание в почвенном растворе ионов водорода) формируется под влиянием химического состава опада и материнской горной породы, а также водного и температурного режимов почвы. Различают кислые, нейтральные и щелочные почвы. Оптимальные значения величины кислотности почвы для большинства растений находятся в пределах pH 6,0-6,5. Однако такая низкая кислотность не характерна для таежных почв, в связи с чем многие видов растений этой зоны образуют особую группу оксилофитов.

Температура. Температурный режим почвы является одним из важнейших физических ее параметров, во много определяющим скорость круговорота веществ и энергии в лесном биогеоценозе. От него зависит протекание химических реакций, интенсивность роста корней и поглощение ими растворов, время прорастания семян, видовой состав и численность почвенных животных и микроорганизмов и многое другое. Температурный режим почвы формируется под влиянием механического состава и влажности почвы, состава и строения фитоценоза, строения и мощности подстилки и, конечно, температурного режима воздуха. Фитоценоз оказывает на температурный режим почвы существенное влияние, перехватывая своей надземной частью некоторую часть солнечной радиации. Подстилка, формируемая им, воздействует на тепловой режим почвы, препятствуя как сильному прогреванию, так и охлаждению почвы. В безветренный жаркий солнечный день в подзоне средней тайги температура почвы на вырубке или гари может повыситься до +65 °С, а в лесу - не более чем до +20 °С. Зато ночью излучение тепла почвой в лесу почти не происходит. Поэтому амплитуда суточной температуры верхнего почвенного горизонта в лесу выражена гораздо слабее, чем на открытом месте. В целом же среднесуточная температура почвы в лесу на 4-5 °С ниже, чем на безлесных территориях. На глубине около одного метра суточная и сезонная изменчивость температуры в лесной почве уже не прослеживается.

Глубина промерзания и скорость оттаивания почвы зависят как от ее свойств (механический состав и влажность), так и мощности снежного покрова. Глубина промерзания почвы в лесу, как правило, значительно меньше, чем на открытом месте. Этому способствует несколько обстоятельств. Развитый лесной полог предохраняет почву от теплового излучения, тем самым отодвигая сроки замерзания почвы осенью. Мощная подстилка и мохово-лишайниковый ярус, а также рано выпавший снег надежно предохраняют почву от глубокого промерзания, а зачастую и вовсе препятствуют ему. Увеличению глубины

промерзания почвы способствуют ее высокая влажность, ранний приход морозов, позднее установление снежного покрова и его малая мощность, редкий древостой, тонкая подстилка.

Водный режим. Важнейшим почвенным фактором является содержащаяся в ней вода. Особенности почвенного увлажнения почвы непосредственно сказываются на возобновлении леса, составе и характере живого напочвенного покрова, жизнедеятельности почвенных животных и микроорганизмов. Кроме этого, благодаря наличию воды формируются определенные тепловой и воздушный режимы, а также происходят многие химические реакции (окисление и восстановление).

Растворяя соли, вода перемещает их в почве, как в вертикальном, так и в горизонтальном направлениях. Из почвы растения поглощают воду и растворенные в ней минеральные вещества, необходимые для роста и развития. Однако при этом лишь небольшая часть воды непосредственно участвует в процессах метаболизма. В основном она расходуется на транспирацию.

Особенности водного режима почвы каждого биогеоценоза характеризуются его водным балансом - количеством пришедшей и покинувшей биогеоценоз воды. Приходные статьи водного баланса - атмосферные осадки, поверхностный и внутрипочвенный подток и грунтовые воды, а расходные - поверхностный и внутрипочвенный сток, просачивание вглубь, физическое испарение, транспирация.

Вода в почве может находиться в различных формах. Гравитационная и капиллярная вода легкодоступна корням всех растений. Вода в пленочной форме усваивается немногими растениями, а в коллоидной форме она и вовсе недоступна им. Форма воды обусловливает направление ее перемещения, а значит и веществ, которые в ней растворены. Так, гравитационная вода под действием силы тяжести движется в почве сверху вниз, обедняя биогеоценоз веществами. Наоборот, капиллярная вода перемещает вещества в верхние почвенные горизонты в результате испарения влаги с поверхности почвы.

Влажность почвы зависит от материнской горной порода (пески, супеси, суглинки, глины), положения в рельефе (крутизна и экспозиция склона), климата (количество атмосферных осадков, температура и влажность воздуха, движение воздуха). Содержание воды, особенно в верхних горизонтах, испытывает сезонную динамику в связи с изменчивостью температурного режима почвы, количества и формы поступающих атмосферных осадков, интенсивности физического испарения и транспирации, а также уровня грунтовых вод.

Наряду с атмосферными осадками в таежной зоне существенным источником, восполняющим потери воды в почве, являются грунтовые воды, в том случае если они залегают сравнительно неглубоко. В разных частях лесной зоны грунтовые воды сказываются на лесном фитоценозе по-разному. В ее южной части повышение уровня грунтовых вод обычно благоприятно для роста леса. В северной части, наоборот, близкое залегание грунтовых вод приводит к снижению продуктивности древостоев. Здесь оптимальные условия влажности почвы обычно создаются при уровне грунтовых вод около 1-1,5 м. В годы с недостаточным количеством атмосферных осадков уровень грунтовых вод резко понижается, и даже в таежной зоне растения на песчаных почвах в какой-то период могут испытывать недостаток влаги.

Незначительным источником поступления воды в почву является образующийся в ней конденсат (роса).

По запасам влаги для растений все почвы условно делят на три группы: недостаточного, оптимального и избыточного увлажнения. В таежной зоне недостаток влаги в почве для древесных растений отмечается лишь на скалах и мощных песках, где грунтовые воды находятся на большой глубине. Для значительной части таежных территорий характерен оптимальный режим почвенного увлажнения. Скорость потребления растениями влаги в таких условиях всецело определяется интенсивностью ростовых процессов.

Избыточное увлажнение почв таежных лесов связано с особенностями рельефа, близким стоянием грунтовых вод, большим количеством осадков,

слабым физическим испарением. Установлено, что на растениях неблагоприятно сказывается не собственно избыток воды, а обусловленный этим обстоятельством недостаток в почве кислорода. В связи с различным содержанием этого газа среди избыточно увлажненных почв выделяют застойное, проточное и периодическое увлажнение.

Застойное избыточное увлажнение на болотах сопровождается недостатком кислорода, повышенной кислотностью, пониженной температурой и наличием токсических соединений. Такие условия приводят к снижению транспирации и скорости роста растений. Ель европейская совершенно не выносит застойное увлажнение, а сосна обыкновенная при этом резко снижает прирост. Поэтому высота деревьев сосны обыкновенной, растущей на болоте, в 100-летнем возрасте часто не превышает 1-2 м. Проведение лесоосушительной мелиорации в заболоченных древостоях позволяет резко улучшить почвенные условия и резко повысить их продуктивность.

Проточное избыточное увлажнение не угнетает рост растений таежной зоны в связи с достаточным содержанием в воде кислорода и значительного количества минеральных солей.

Периодическое избыточное увлажнение, связанное с паводковыми водами в пониженных участках рельефа, хвойные растения выносят в течение не более двух недель, после чего погибают.

1) По отношению к воде выделяют такие экологические группы растений (рис. 17): ***гидрофиты*** - растения полностью или частично погруженные в воду. Одни из них укореняются на дне (рдест блестящий), кубышка желтая, другие свободно плавают на поверхности воды (ряска малая*);*

2) ***гигрофиты*** - влаголюбивые растения, обитающие по берегам водоемов (осока черная, на болотах (вахта трехлистная*),* на низинных лугах (горец раковые шейки*),* в заболоченных лесах (купальница европейская). Подземные органы, а часто и основания побегов таких растений находятся в воде;

3) ***мезофиты*** - растения, предпочитающие средние условия увлажнения. К ним относится подавляющее большинство видов растений, обитающих на лугах (клевер луговой и в лесах (рябина обыкновенная) в условиях умеренного увлажнения;

4) ***мезогигрофиты*** - виды растений, занимающие промежуточное положение между мезофитами и гигрофитами;

5) ***ксерофиты*** - растения, приспособившиеся к значительному постоянному или временному недостатку воды, что наблюдается на песчаных почвах или на скалах (ястребинка волосистая, очиток едкий.

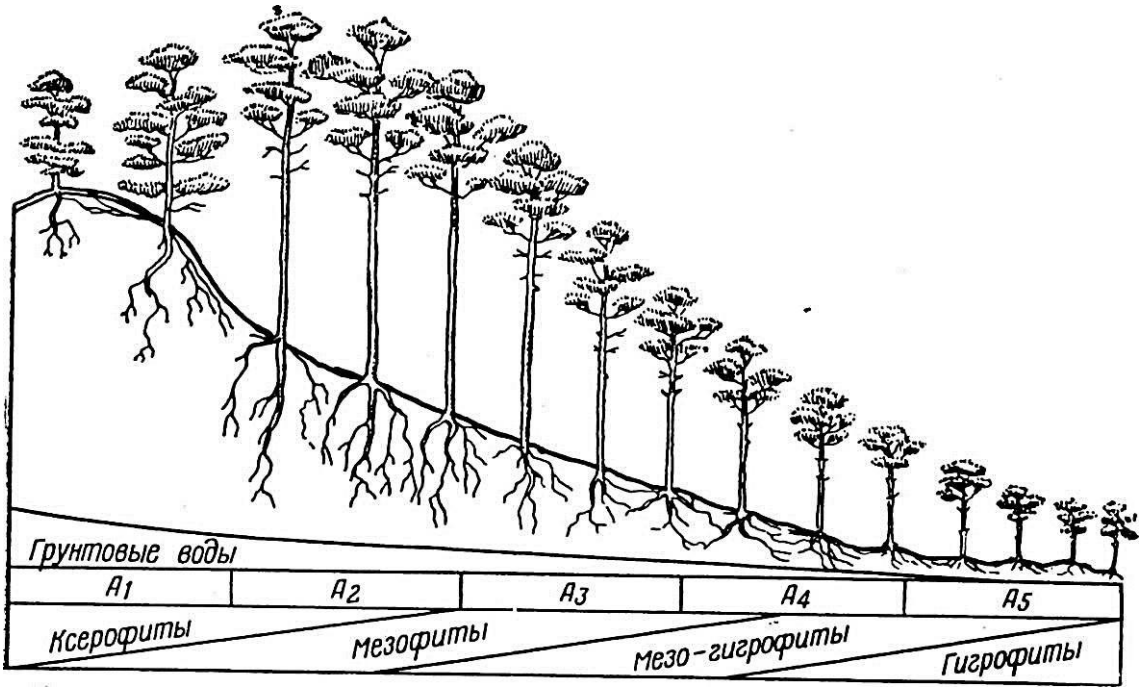


Рисунок 17 – Схема экологического ряда сосняков на склоне песчаного всхолмления до болота по Н.П. Ремезову и др. [29]

Разные виды растений для своей нормальной жизнедеятельности требуют различной влагообеспеченности. В таежной зоне типичных древесных гигрофитов (ольха волосистая *(Alnus hirsuta),* ивы *(Salix)* и ксерофитов (сосна обыкновенная) сравнительно мало. Большинство видов здесь представлено мезофитами (ель корейская и ель сибирская*),* осина, береза плосколистная, береза даурская, ольха японская и др.). Установлено, что потребность одного и

того же вида древесного растения может меняться, если изменяются какие-то другие параметры среды. Например, в более сухом и теплом климате растениям требуется влаги больше, чем во влажном и холодном.

Следует отметить, что формирование того или иного типа корневых систем у многих видов деревьев связано не только с их биологическими особенностями, но и с механическим составом и влажностью почв. Например, сосна обыкновенная на сухих песчаных почвах с уровнем грунтовых вод не более 3 м формирует стержневую корневую систему. При их отсутствии или глубоком залегании, а также на плотных глинистых или торфяных почвах, она образует поверхностную корневую систему. Тип корневой системы имеет большое значение в жизни деревьев, определяя их ветроустойчивость.

4.6.2.2 Почва и живые организмы

Особенности почвообразовательных процессов связаны не только с абиотическими (климат, водный режим, материнская порода), но и с биотическими (растения, животные, микроорганизмы) факторами [15].

Растения и почва. Жизнь фитоценоза напрямую связана с почвенными условиями. При этом и сами растения оказывают заметное и многообразное воздействие на ход почвообразовательных процессов. Химический состав, влажность, плотность и аэрация почвы в значительной мере связана с особенностями корней, которые разрыхляют и создают ее структурность, поглощают минеральные и выделяют некоторые органические вещества и, проникая в глубь почвы, активизируют выветривание материнской горной породы.

Характер и степень развития корневых систем тесно связаны с почвенными условиями. С ухудшением почвенных условий глубина проникновения корней в глубину уменьшается, а горизонтальная протяженность - увеличивается. Так, на относительно плодородной дерново-подзолистой почве

при отсутствии избыточного увлажнения сосущие корни обнаруживаются на глубине до 40-50 см, на менее плодородной сильноподзолистой почве с временным избыточным увлажнением - до 15 см, на бедной торфянисто-подзолисто-глеевой почве с постоянным избыточным увлажнением - всего до 4 см. На умеренно увлажненных песчаных или супесчаных почвах формируется у сосны обыкновенной стержневой корень проникает на глубину до 3-4 м. Поверхностная корневая система образуется на тяжелых, а также на избыточно увлажненных и болотных почвах. Якорная корневая система характерна для растений, растущих на двучленных дренированных почвах с верхним супесчаным слоем не более одного метра.

Почвенные условия существенным образом сказываются не только на количестве, но и на качестве формирующейся органической массы - например, на технических свойствах древесины. Так, на плодородных почвах в зоне широколиственных лесов у сосны обыкновенной и ели европейской образуются широкие годичные кольца, но доля поздней древесины составляет не более 12-15%. В суровых условиях Севера древесина этих видов деревьев отличается более узкими кольцами и большим участием поздней древесины в их формировании. В таежной зоне в сравнительно благоприятных почвенно-грунтовых условиях (дренированные супеси и суглинки) у сосны обыкновенной образуются клеточные стенки толщиной 6-9 мкм, а доля поздней древесины достигает 40-50%. На сухих песчаных почвах и скалах величина этих показателей значительно снижается. Самые низкие технические свойства имеет древесина, формирующаяся в условиях избыточного застойного увлажнения.

Растительность определяет ход почвообразовательных процессов в основном через опад и подстилку. Лесные фитоценозы отличает огромное количество опада. Его ежегодная масса (надземный и подземный опад) в тайге составляет от 1 до 6 т/га. Опад является основным источником питания большинства беспозвоночных животных и микроорганизмов, обеспечивающих его минерализацию. Лесная подстилка формируется лесным опадом, не

успевающим разложиться в течение вегетационного периода. Роль подстилки в жизни леса трудно переоценить. Она является главным поставщиком органического вещества - источника минеральных соединений, поступающих в почву. Подстилка оказывает влияние на газо-, водо- и теплообмен почвы с атмосферой, видовой состав и мощность растений нижних ярусов фитоценоза, благонадежность возобновления лесообразующих видов, а также на видовой состав и обилие почвенных животных и микроорганизмов (рис. 18).

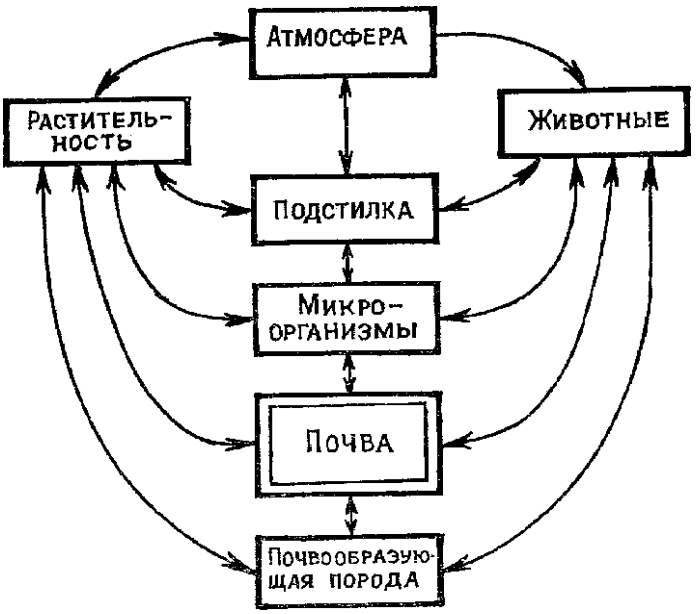


Рисунок 18 – Схема взаимодействия почв с компонентами лесного биогеоценоза по В.Н. Сукачеве [33]

Подстилка обладает определенным сложением и свойствами. В ней накапливается много соединений элементов в первую очередь необходимых растениям - азота, фосфора, калия, кальция, магния и др. При разложении органического вещества подстилки выделяется тепло. Этим объясняет расположение здесь значительной части мелких корней с сосущими волосками.

Минерализация органических веществ лесных подстилок сопровождается выделением газов, имеющих определенное значение в жизни растений (углекислота, кислород, аммиак). Скорость поступления этих газов в надземную

часть фитоценоза зависит в основном от деструкционной деятельности и дыхания организмов, живущих в подстилке и почве, а также от интенсивности дыхания корней.

Углекислота в подстилке и почве способствует растворению минеральных соединений, а значит и их миграции, т. е. ускоряет круговорот веществ в системе. Однако при возрастании концентрации углекислого газа до 10-12 % он начинает тормозить рост растений, вызывая отмирание сосущих волосков. Случается, это только на торфянистых почвах вследствие слабой диффузии углекислоты в атмосферу.

Разложение органического вещества подстилки обогащает почвы минеральными веществами. Однако промывной режим таежных подзолистых почв способствует их постоянному вымыванию в нижележащие почвенные горизонты. Поэтому корни многих видов деревьев располагаются в почве на значительной глубине. Например, на дренированных супесчаных почвах корни сосны проникают в минеральные горизонты на глубину более трех метров.

Характеристики лесных подстилок существенно различаются в связи с фитоценотическими, почвенными и климатическими условиями. Благоприятные условия местообитания активизируют деятельность сапротрофных организмов, в результате чего опад разлагается быстро и мощность подстилки не превышает 1-3 см. Минеральные вещества в таких условиях очень быстро вовлекаются в новые круговороты, обеспечивая высокую скорость биопродукционных процессов в фитоценозах. Такие древостои характеризуются хорошими условиями произрастания (I-Ia классы бонитета) и высокой продуктивностью (500-800 $м^3$ /га). Наоборот, мощная подстилка (10-30 см) свидетельствует о замедленном круговороте веществ, плохих условиях произрастания (V-Va классы бонитета) и низкой продуктивности древостоев (менее 50 $м^3$/га).

В таежной зоне недостаток тепла, зачастую высокая влажность и плохая аэрация почвы способствуют формированию толстой подстилки. Между тем в

дождевых тропических лесах опад разлагается настолько быстро, что подстилка не успевает сформироваться.

Скорость разложения подстилки, а значит и поступления минеральных веществ в почву, во многом зависит от ее состава. Жесткая хвоя ели корейской и листья осины образуют плотную, плохо разлагающуюся подстилку. Скручивающаяся хвоя сосны обыкновенной формирует рыхлый, гораздо лучше минерализующийся слой. Очень быстро разлагается хвоя лиственницы Каяндера, листья ольхи волосистой и березы плосколистной.

В процессе разложения подстилки образуется гумус - сложный комплекс органоминеральных соединений, из которого на последних этапах разложения высвобождаются минеральные соли. Качество гумуса в лесах варьирует в зависимости от климатических и почвенных факторов. Различают мягкий и грубый гумус. Мягкий гумус характеризуется рыхлостью сложения слабокислой или нейтральной реакцией, обилием микроорганизмов и почвенных животных. Для таежных почв характерен грубый гумус, имеющий плотное сложение и кислую реакцию. Он формируется при относительно низких температурах и избытке влаги, подавленной активности почвенной фауны и микроорганизмов. При разложении грубого гумуса образуются особые кислоты, которые, растворяя минеральные вещества, вымывают их в глубокие почвенные горизонты. В результате возникает т. н. подзолистый горизонт очень бедный минеральными соединениями.

Для простоты отмерший органический материал будем называть ***опадом***, который сначала формирует лесную подстилку, от скорости разложения которой зависит направленность всего почвообразовательного процесса. В связи с этим количество и химический состав гумуса во многом определяют общее почвенное плодородие [38]. Еще П. Мюллер в 1878 г. выделил 3 типа гумуса:

1) ***мулль-гумус***, т.е. мягкий, нейтральный гумус, который образуется при быстром разложении лесной подстилки. Он характерен для лесостепной зоны и

лиственных лесов. Мягкий гумус встречается и в хвойно-лиственных лесах. В нем обычны беспозвоночные животные, показательны дождевые черви;

2) ***мор-гумус***, т.е. грубый и сырой гумус, очень обычен в хвойных лесах, часто на бедных почвах в условиях холодного и прохладного вегетационного периода. В лесной подстилке характерны грибы (микофлора) без активного участия почвенной фауны. Грубый гумус имеет кислую реакцию, его преобладание - признак недостаточного плодородия почв;

3) ***модер-гумус*** - это перегной промежуточного типа со слабокислой реакцией. Характерен для континентальных районов под хвойно-лиственными, иногда лиственными лесами. Встречаются дождевые черви и другие почвенные животные, есть микофлора, но в ограниченных количествах по сравнению с мягким гумусом.

Мероприятия по улучшению почвенного плодородия и повышению продуктивности древостоев заключаются во внесении извести и минеральных удобрений, рыхлении подстилки, изменении состава древостоя и подлеска с помощью рубок ухода.

Животные и растения. Наземные животные, обитающие в таежных биогеоценозах, вследствие малой биомассы оказывают незначительное влияние на почвообразовательные процессы. Исключением из этого правила являются вспышки размножения насекомых-вредителей, иногда приводящие биоценоз к катастрофе, что изменяет и ход почвообразовательных процессов.

Роль почвенной фауны в почвообразовании выражена гораздо ярче. Почва является для них местом обитания, а останки растений и животных - кормовым ресурсом. Жизнедеятельность почвенных животных сказывается почти на всех почвенных характеристиках. Почва, прошедшая через пищеварительный тракт червей и других почвенных животных, обогащается микроорганизмами и приобретает структурность. Роющие животные, выбрасывая почву из глубинных слоев, обогащают верхние слои почвы минеральными соединениями.

Многие виды мезофауны способны разлагать подстилку до гумуса и минеральных соединений. Механическое размельчение органики обеспечивается в основном многоножками, насекомыми и их личинками, а образование гумуса - олигохетами, аптериготами, нематодами и клещами. Их качественная и количественная дифференциация мезофауны зависит во многом от условий увлажнения, определяющих тот или иной тип лесного биогеоценоза. Количество мезофауны закономерно возрастает от заболоченной сфагновой группы типов леса к оптимально увлажненной зеленомошной.

Микроорганизмы и почва. Почвенные микроорганизмы в своей жизнедеятельности теснейшим образом связаны с почвенными условиями. Эффективная переработка органического вещества до полной минерализации и образования гумуса оказывается возможной только при условии активной и совместной деятельности сапротрофных животных, бактерий и грибов. Преобразуя продукты жизнедеятельности и остатки растений и животных, они тем самым участвуют в круговороте веществ и энергии. В процессе жизнедеятельности микроорганизмы выделяют метаболиты, изменяющие органоминеральный состав почвы, а также различные витамины, ростовые и ингибирующие вещества, оказывающие влияние на растения.

О роли бактерий в лесных почвах свидетельствуют следующие показатели: их количество в подстилке лесов Подмосковья достигает 8 млн. шт./1 г, а в гумусовом слое - до 35 млн. шт./1 г. При этом их общая масса колеблется от 2 до 15 т/га абсолютно сухого вещества (а. с. в.). Бактерии быстро размножаются и разлагают органику только в почве средней увлажненности, с хорошей аэрацией и нейтральной реакцией среды. Поэтому в благоприятных условиях произрастания на дренированных супесчаных и суглинистых почвах запасы лесной подстилки сравнительно не велики - не более 10 т/га (а. с. в.). В избыточно увлажненных, холодных и кислых почвах количество бактерий совершенно незначительно. Роль редуцентов здесь выполняют почти исключительно грибы, причем гораздо менее эффективно, чем бактерии.

Поэтому в условиях заболоченных лесов формируется очень мощная подстилка, достигающая 30-60 т/га (а. с. в.).

Особенности подзолистых почв. Особенности таежных почв обусловлены сравнительно небольшим притоком тепла, превышением поступления атмосферных осадков над испарением, низкой активностью почвенных животных и микроорганизмов, а также кислым опадом. Поэтому при разложении лесной подстилки образуются органические кислоты, растворяющие минеральные соединения, которые под действием силы тяготения перемещаются в более глубокие почвенные слои. Там, в анаэробных условиях минеральные соли превращаются в трудно растворимые и недоступные для растений органоминеральные соединения. Так, в почвах хвойных лесов образуются верхний горизонт вымывания (подзолистый) и нижний - горизонт вмывания (иллювиальный). Этот процесс получил название подзолообразования.

Для подзолистых почв характерен промывной режим, низкое содержание минеральных солей и кратковременное избыточное увлажнение. По механическому составу эти почвы представлены всеми разностями - от песков до глин.

В почвах таежной зоны при движении с юга на север увеличивается содержание крупных фракций, усиливается процесс оглеения, уменьшается содержание подвижных форм минеральных соединений, ослабляются процессы гумификации и нитрификации, усиливается подзолообразование. Все это приводит к снижению почвенного плодородия и соответственно уменьшению продуктивности древостоев. Таежные подзолистые почвы характеризуются рядом особенностей (рис. 19):

- слой гумификации (A_0) слабо или вообще не выражен;
- гумусово-аккумулятивный горизонт (A_1) развит очень слабо;

- подзолистый (элювиальный) горизонт (A_2) беден органическими и минеральными соединениями, которые вымываются отсюда в нижележащие горизонты, видовое богатство животных и микроорганизмов не велико;
- иллювиальный горизонт, или зона вторичной аккумуляции (B_1) обогащен органикой и полуторными окислами железа, характеризуется высокой плотностью, безструктурностью, слабой аэрацией, почти полным отсутствием живых организмов.

Кроме подзолистых почв, значительные площади в таежной зоне занимают также болотно-подзолистые и болотные почвы.

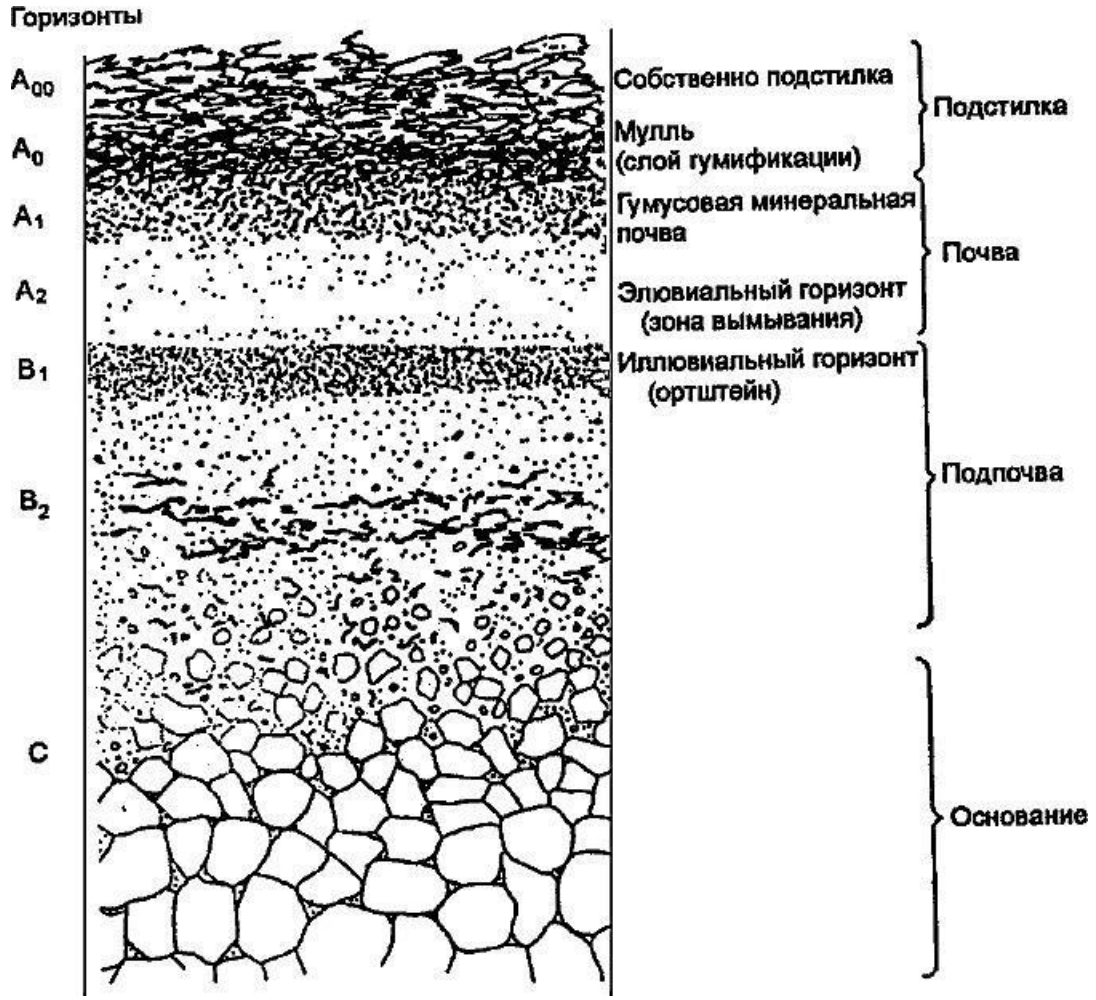


Рисунок 19 – Обобщенная схема почвенного профиля подзолов

Почва формируется из поверхностных слоев литосферы под воздействием воды, воздуха, микроорганизмов и беспозвоночных почвенных животных. Она характеризуется плодородием, под которым понимается способность обеспечивать растения органоминеральными соединениями и влагой.

На Дальнем Востоке материнскими (почвообразующими) породами являются граниты, базальты, кварцевые порфиры, сланцы, песчаники, известняки и др. В результате их выветривания образуются рыхлые отложения, оставаясь на месте, они называются элювием. У подножия гор и в нижних частях возвышенностей в результате смыва и сползания выветренных пород образуются наносы, которые часто формируют делювий. На делювиальных шлейфах растут достаточно производительные, многовидовые хвойно-лиственные леса.

Почва, формируясь на одной из вышеназванных материнских пород, несет и особенности её химического состава. Так, большие площади в южной части Дальнего Востока заняты базальтовыми плато. Базальты обычны и на других элементах рельефа. Почвы на красноцветной коре выветривания базальтов характерны высоким содержанием железа, титана, фосфора, марганца, но с низким количеством кальция. Последнее снижает качество питьевой воды (способствует развитию кариеса). По механическому составу такие почвы изменяются от легко- до тяжелосуглинистых с содержанием ила в больших пределах (7-60%). В целом же минералогический состав базальтов, гранитов и других материнских пород благоприятен для формирования достаточно плодородных почв с высокопроизводительными древостоями, но при условии благоприятного для роста водного режима.

В твердой части почвы преобладают минералы первичные (минералы материнских пород) и вторичные (минералы в результате выветривания материнских пород). Рыхлость сложения обеспечивается разным размером частиц: почвенные коллоиды образуют частицы менее 0,0001 мм, основную же часть составляет мелкозем размером менее 1 мм. В твердых частицах образуются поры, заполняемые почвенным раствором (жидкая фаза) и почвенным воздухом

(газообразная фаза). Между этими фазами действуют микроорганизмы (бактерии, микроскопические грибы и водоросли). В твердой фазе почвы присутствуют остатки растений и животных, а также гумус. Эта фаза характеризуется определенным механическим и химиическим составом, структурой и порозностью, что в целом влияет на общее плодородие почв.

Жидкая фаза почвы - это почвенная влага и почвенный раствор, которые очень изменчивы по объему и составу. Эта фаза может быть кислой, нейтральной и щелочной.

Газовая фаза почвы - это воздух, заполняющий поры и свободные места между твердыми частицами почвы. Почвенный воздух отличается от атмосферного. С увеличением увлажнения кислорода в почве становится меньше, что затрудняет дыхание корням и почвенным организмам. В заболоченных местах развивается корневая аноксия (нехватка кислорода).

Живая фаза почвы - это населяющие её организмы, участвующие в почвообразовательном процессе. К ним относятся: бактерии, актиномицеты, грибы, водоросли, лишайники, насекомые, черви, а также корневые системы.

Органические вещества почв - это гумус (перегной) как совокупность потерявших тканевое строение растительных и животных остатков. От мощности гумусового горизонта, его химического состава и реакции жидкой фазы во многом (часто определяющем) зависит плодородие почв. Почвенное плодородие зависит также от соотношения состава и количества главных макроэлементов (фосфора, серы, калия, кальция, магния, железа, натрия) и микроэлементов (бора, марганца, цинка, меди, молибдена, кобальта, хлора). В горных условиях происходит миграция (сверху вниз) вышеназванных элементов и азотистых соединений, поэтому и богатство почв нарастает в общем от водоразделов к долинам. Конечно, существуют плато и пологие склоны, шлейфы и другие элементы рельефа, на которых формируются почвы, достаточно плодородные для лесных сообществ.

От глубины почвенного профиля и его каменистости зависит и мощность корнеобитаемого слоя. В целом скелетность почвогрунта горных склонов приводит к формированию мелких и средних по глубине почв (30-40 см), что, соответственно, снижает производительность древостоев на Дальнем Востоке до средних и низких бонитетов (III-IV).

Леса Дальнего Востока преимущественно горные, под которыми формируются почвы горного типа. Для горных почв характерно: они маломощны, каменисты, обогащены первичными минералами. Содержание органического вещества в них велико, достигая в гумусовом горизонте 15-20% и более. Однако в органике преобладают слабогумифицированные вещества со слаборазложившимися растительными остатками. При этом велики различия в почвенном профиле и плодородии на склонах разной ориентации и плакорных местоположениях.

В горных условиях господствуют буроземы, как под лиственными, так и под хвойными лесами. При этом они характеризуются разновидностью в зависимости от климата и конкретного рельефа (склоны разной экспозиции и крутизны, долины, водоразделы, седловины, террасы, плакорные места и т.д.). Вертикальная зональность, не являясь гомологией географической широты, также имеет свои особенности, связанные с типом растительности, материнской породой и климатическим режимом.

Весьма характерной чертой горного почвообразования является почти полное отсутствие участия в нем грунтовых вод. Понятно, что выпадающие осадки за счет почвенного стока уходят в реки и моря. С этим связана низкая общая влагоемкость почв горных склонов, влияющая отрицательно на продуктивность древостоев.

Химический состав материнских пород, рельеф, климатический режим, почвенная фауна и флора во взаимодействии с растительными сообществами, составленными из разных видов, типов леса и лесных формаций, определяют направленность почвообразования в лесах Дальнего Востока. Формирование

лесных почв может происходить под действием процессов: дернового, подзолообразовательного, буроземообразовательного, глеевого, отбеливающего и т.д.

Дерновый процесс: в результате разложения дернины под действием аэробных микроорганизмов образуются перегнойные кислоты - гуминовая и ульминовая – (аналог гумина). Соли гуминовой кислоты, накапливающиеся в верхней части почвенного профиля, приобретают темный цвет. Дерновый процесс способствует накоплению гумуса, азота и зольных элементов. Отсюда образование дернин, затрудняющих возобновление древесных пород. С точки же зрения почвоведения дерновый процесс не следует считать явлением однозначно отрицательным.

Подзолообразовательный процесс: в замедленном разложении лесной подстилки участвуют в основном представители грибного мира. Образующиеся соли органических кислот (кремовая, лимонная, уксусная, муравьиная) легко растворяются в почвенном растворе и вымываются в нижние горизонты. В результате в верхнем горизонте формируется белесоватый кремнезем - подзолистый горизонт, как признак подзолообразовательного процесса. Как правило, подзолообразовательный процесс или его элементы разной выраженности и направленности характерен для достаточно холодного (или прохладного) климата, где есть недостаток тепла и, как следствие, происходит медленное разложение органических остатков. Однако не удивительно, что и в более теплых районах могут формироваться локальные очаги подзолообразования, где наблюдается недостаток солнечной энергии, в результате почвенные горизонты оказываются слабо прогретыми в течение вегетационного периода (узкие долины, седловины и т.п.). В таких местах биологическая составляющая почвы - почвенные организмы - не активны, что в целом замедляет круговорот веществ и энергии в лесных экосистемах. Заметим, что образование торфа - это важный признак подзолообразовательного процесса.

Буроземообразовательный процесс: в результате достаточно интенсивного биологического круговорота в почву с опадом возвращается сравнительно много зольных элементов и азота, кислотность снижается с глубиной, содержание мулль-гумуса широко варьирует, накапливается много окисленных соединений железа (как следствие выветривания первичных минералов, часто базальта), гуминовые кислоты накапливаются в верхних, а фульвокислоты - в нижних горизонтах профиля. Оглинение и окисленные соединения железа образуют бурый цвет, отсюда и название этого почвообразовательного процесса.

Бурые лесные почвы очень характерны для хвойно-лиственных и лиственных лесов в южной части Дальнего Востока. Они достаточно плодородны для лесных экосистем при условии благоприятного водного режима, который может быть с периодически избыточной влагой (в долинах) и периодически недостаточной - на каменистых горных склонах. Такие почвы и экологические ситуации характерны для кедрово-чернопихтово-широколиственных лесов Приморья.

Под пихтово-еловыми лесами (относительно чистыми и со значительной примесью лиственных пород) формируются буротаежные почвы, многообразные по морфологическому строению профиля. Отсюда и разновидности этих почв: ***буро-таежные иллювиально-гумусовые, буро-таежные охристые, буро-таежные глеево-оподзоленные*** и другие разновидности. Химизм и особенности формирования названных почв во многом определяют большое количество опада (особенно валежа), зависят от состава древостоя, степени прогретости почвенного профиля и деятельности почвенной биоты. В целом же в буро-таежных почвах процессы разложения опада более замедлены, чем в бурых лесных почвах. В то же время на буро-таежных почвах могут формироваться высокобонитетные древостои, что связано с благоприятным водным режимом и значительным накоплением гумуса.

Под лиственничными лесами, занимающими около 40% лесной площади Дальнего Востока, формируются подзолистые почвы с маломощным (2-6 см) гумусовым горизонтом.

На периодически или постоянно переувлажненных местах создаются условия нехватки кислорода (аноксия), ведущие к преобладанию восстановительных биохимических процессов. Формируются разновидности глееватых и глеевых почв. В почвенных горизонтах можно видеть зеленоватые, голубоватые и сизые тона, отражающие химизм образующих соединений в процессе выветривания первичных минералов. Такие почвы могут встречаться в долинах и на самых разных плакорных местоположениях (плато, террасах, уступах и т.п.).

Олиготрофы (терпимые, малотребовательные к почвенному плодородию): можжевельник твердый, сосна густоцветковая, сосна обыкновенная, кедровый стланик, лиственница Гмелина, абрикос маньчжурский, березы белой секции, осина, рябина амурская, дуб монгольский, граб сердцелистный, ель аянская и ясень носолистный.

Мезотрофы (среднетерпимые, среднетребовательные): ель корейская, маакия амурская, ольха волосистая, мелкоплодник, пихта почкочешуйная (белокорая), липа амурская, кедр корейский, береза даурская, черемуха Маака, клен мелколистный, калопанакс (диморфант).

Мегатрофы (малотерпимые к недостатку плодородия почвы): клен ложнозибольдов, черемуха обыкновенная, бархат амурский, ясень маньчжурский, ильм японский (долинный), ильм лопастной, клен зеленокорый, орех маньчжурский, пихта цельнолистная, тис остроконечный.

Группы видов приведены в несколько сокращенной форме. В пределах каждой группы растения расположены по принципу ослабления категории требовательности к недостатку плодородия почв. Например, среди олиготрофов самый терпимый к недостатку плодородия можжевельник, а наименее терпимый - ясень носолистный.

4.6.3 Рельеф

Рельеф не принадлежит к таким прямодействующим факторам как свет, тепло, вода и др. Однако характер рельефа и местоположение в нем биогеоценоза оказывают большое влияние на состав, строение и продуцирование всех живых организмов. Это связано с тем, что рельеф изменяет и перераспределяет количество света, тепла и осадков, которое получает данная природная зона. Таким образом, рельеф влияет на биоценоз косвенно через изменение почвенных, гидрологических и климатических факторов [15].

В зависимости от размеров различают три формы рельефа: макрорельеф, мезорельеф и микрорельеф.

- ***Макрорельеф*** характеризует крупные формы земной поверхности, протяженностью в десятки и сотни километров: горные хребты, плоскогорья, равнины, низменности.
- ***Мезорельеф*** связан с особенностями земной формы протяженностью в десятки и сотни метров: холмы, овраги, гряды, долины и др.
- ***Микрорельеф*** образуется кочками, пристволовыми повышениями, зарастающими пнями, валежом и валунами.

Основные формы макро- и мезорельефа европейской части таежной зоны России сформированы ледником, занимавшим эту территорию 12 тыс. лет назад. Рельеф здесь представлен в основном моренными грядами и холмами, камами, озами, береговыми песчаными валами и речными долинами. Материнская порода представлена рыхлыми четвертичными отложениями - валунными суглинками и глинами, супесями и песками, аллювием, обломками скальных пород. Относительное превышение высот обычно составляет 10-40 м, редко достигая 250 м. Эти особенности рельефа определяют процессы почвообразования и условия произрастания леса.

Рельеф оказывает влияние на почву через изменение ее теплового, минерального и водного режимов. Почвы лесных биогеоценозов, формирующиеся на равнинах по положению в рельефе, делятся на элювиальные, транзитные и надводно-подводные.

Элювиальные почвы приурочены к возвышенностям водоразделов. Здесь вода и вещества поступают в почву только с атмосферными осадками (рис. 20).

Грунтовые воды находятся на большой глубине и не доступны для растений. Как правило, почвы здесь песчаные и из-за низкой водоудерживающей способности отличаются недостаточной влажностью. В этих условиях происходит постоянный вынос веществ с поверхностным и внутрипочвенным стоком на нижележащие территории или в глубинные слои почвы. На таких бедных и сухих почва могут расти только низко продуктивные сосняки IV класса бонитета. Однако на вершинах моренных гряд присутствуют суглинистые почвы богатые питательными веществами и отличающиеся слабой водопроницаемостью. Здесь произрастают ельники I-II классов бонитета.

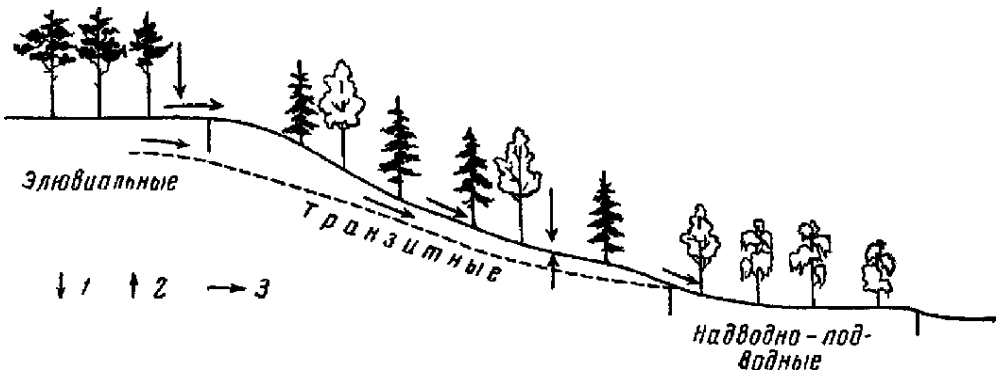


Рисунок 20 – Схема формирования почв в связи с рельефом и миграцией веществ по: В. Н. Сукачев [33]

Транзитные почвы, формирующиеся на склонах песчаных возвышений, более плодородные, т. к. в них поступают вода с минеральными элементами из вышележащих биогеоценозов (с поверхностным и внутрипочвенным стоком, а

также грунтовыми водами). Здесь создаются условия для сравнительно хорошего роста не только сосняков, но и ельников I-II классов бонитета.

Надводно-подводные почвы находятся в пониженных элементах рельефа. Режим увлажнения этих территорий создается выпадающими атмосферными осадками, притоком воды с вышележащих территорий и выходами грунтовых вод у их подножий. Сюда поступает значительное количество минеральных и органических веществ, которые, однако, не приводят к повышению почвенного плодородия из-за застойного увлажнения. Здесь формируется заболоченный лес или настоящее болото. Почвы торфянисто-подзолисто-глеевые обусловливают очень плохие условия для роста леса (V класс бонитета).

Макрорельеф влияет на распределение типов растительности в крупных географических масштабах, с которым, например, связано явление вертикальной зональности в горах. Установлено, что с увеличением высоты на каждые 100 м температура воздуха понижается, примерно, на 0,6°С. Поэтому в горах наблюдается поясное распределение растительности аналогичное широтно-зональному. В горах для растений создается очень своеобразный комплекс экологических условий. Увеличение прозрачности атмосферы способствует повышению интенсивности приходящей солнечной радиации. Пониженные температуры воздуха и почвы сокращают продолжительность вегетационного периода. На больших высотах существенно снижается давление и содержание углекислого газа. Такие суровые условия способствуют развитию низкорослых стелющихся кустарников и кустарничков, подушковидных и розеточных многолетних трав, дерновинных злаков и осок, мхов и лишайников.

Наряду с высотой (над уровнем моря) климатические условия для жизни растений на повышенных элементах рельефа, а тем более в горах, в значительной степени определяются экспозицией и крутизной склона. Установлено, что на склонах южной экспозиции солнечные лучи падают под большим углом и, следовательно, обеспечивают больший приток энергии, чем на горизонтальной поверхности (за исключением экваториальных территорий).

На склоны северной экспозиции прямая солнечная радиация приходит под очень острым углом, а в дневные часы и вообще сменяется рассеянными лучами. В связи с этим на склонах южной экспозиции температура воздуха и почвы выше, а влажность почвы ниже, чем на северных склонах. Поэтому на склонах разной экспозиции состав и структура биоценозов, и особенно фитоценозов, заметно различаются.

Расчлененность рельефа изменяет направление и скорость ветра, что отражается на мощности снежного покрова и, следовательно, на влагообеспеченности растений в весенний период.

Влияние крутизны склона на условия жизни растений сказывается главным образом через особенности почвы, водного и температурного режимов. На крутых склонах имеет место почвенная эрозия, препятствующая интенсивному росту и развитию растений. В пониженных элементах мезорельефа накапливается много снега, а летом - дождевой воды, что способствует развитию здесь гигрофильной растительности. Сочетание различных элементов мезорельефа нередко очень сильно изменяет зональные климатические и почвенные факторы, что соответствующим образом отражается на характеристиках биоценоза.

Возникновение микрорельефа связано как с неровностями поверхности почвы, так и с результатами жизнедеятельности растений (кочки, пристволовые повышения). Свой вклад в образование микрорельефа вносят и животные (выбросы землероев - кротовины). Микрорельеф способствует возникновению существенных различий в экотопе, хотя и незначительных по пространственной протяженности. Развитый микрорельеф способствует формированию мозаичного растительного покрова, т. к. возвышенные участки предпочитают более ксерофильные виды растений.

4.6.4 Гидротоп

Непосредственными участниками биогеоценотических процессов в лесах являются такие компоненты гидротопа как ***озерно-речная сеть*** и ***грунтовые воды.*** Гидрологические особенности территории биогеоценозов обусловливаются климатическими условиями, материнской горной породы и рельефом. Климатические факторы влияют на гидротоп, пополняя (атмосферные осадки) и сокращая в нем запасы воды при испарении (движение, температура и влажность воздуха). Тектонические процессы привели к возникновению впадин, разломов и трещин, впоследствии заполненных водой и образовавших озерно-речную сеть той или иной степени развития. Таежные территории на северо-западе России изобилуют озерами и реками. Например, на территории Карелии их насчитывается свыше 240 тыс. Размеры и глубина водоемов варьируют в широких пределах - от крупных до мелких. Обилие рек и озер приводит к широкому распространению гидрофильных (кубышка желтая, рдест блестящий и гигрофильных (пушицы, осоки, сфагновые мхи и др.) видов растений. Для растений, произрастающих на минеральных почвах по берегам озер, рек и ручьев создаются благоприятные условия минерального питания и водного режима [15].

Кроме непосредственного влияния на прибрежные леса гидрографическая сеть оказывает существенное воздействие и на отдаленные биогеоценозы через изменение уровня грунтовых вод. Дело в том, что грунтовые воды напрямую связаны с поверхностными водами, т. к. образуются в результате фильтрации последних до водоупорных горизонтов. В свою очередь грунтовые воды, питаясь и за счет атмосферных осадков оказывают существенное влияние на поверхностные воды озерно-речной сети.

4.6.5 Отношение древесных растений к вредным газам

При создании искусственных лесных биогеоценозов в условиях населенных пунктов (урбоценозах) важно знать терпимость тех или иных растений к вредным газам. В городах и вблизи многих промышленных предприятий воздух загрязняется ядовитыми газами, которые либо напрямую повреждают побеги растений, либо газовые соединения проникают через устьичные апертуры, накапливаются в межклетниках и нарушают нормальный метаболизм между растениями и средой (фотосинтез, дыхание, транспирацию). Непосредственные повреждения живых тканей обычно сопровождаются появлением некрозов на листьях и хвое древесных пород. Высокие концентрации ядовитых веществ приводят не только к гибели отдельных деревьев, но и растительных сообществ, а иногда и больших лесных массивов [38].

Например, двуокись серы вредит растениям даже в концентрации около 0,001%. Дымовые газы промышленных предприятий и автотранспорта выделяют и много других вредных веществ, ограничивающих рост и развитие растений. Среди них: ***окислы азота, хлор, этилен, фтор*** и др.

Ядовитые выбросы химических комбинатов особенно вредны для здоровья человека, животных и растений. Так, исследователи Биолого-почвенного института ДВО РАН четко показали пагубное влияние на всё живое комплекса химических предприятий «Бор» (Приморский край Кавалеровский район). Дымовые поступления в атмосферу фтора, бора и серы оказали повреждающее влияние на растительный покров в районе этого учреждения на площади около 100 км^2. Ими выявлено также, что заражению вредными соединениями подвергается и почва, которая становится непригодной для выращивания растений.

Терпимость к вредным газам и газовым соединениям обычно называется газоустойчивостью. Газоустойчивость зависит от морфофизиологических и наследственных (генотипических) свойств растений. В общем она слабее у

хвойных (кроме лиственницы) по сравнению с лиственными породами. Смысл в том, что зимнеголые породы обновляют свой ассимиляционный аппарат ежегодно в отличие от зимнезеленых, накапливающих вредные вещества по несколько лет.

Древесные растения ***по степени газоустойчивости*** в условиях Дальнего Востока можно разделить на 5 классов (от самого очень слабого повреждения вредными выделениями - 1 кл., до очень сильного повреждения - 5 кл.).

1 класс (очень слабая): абрикосы, ильмы, березы, клены, липы, виноград амурский, боярышники, барбарис, караганы, сирень Вольфа, черемуха Маака др.

2 класс (слабая): ясень маньчжурский, яблони (дикие виды), тополя, лиственницы, сирень амурская, шиповники, чубушник, спиреи, свидина, пузыреплодник, дуб монгольский, ивы, груша уссурийская и др.

3 класс (средняя): ясень носолистный, тис, можжевельник твердый, граб, ели Глена и аянская, бархат, клен маньчжурский, черемуха обыкновенная и др.

4 класс (сильная): вейгела ранняя, калопанакс (диморфант), калины, рябины и др.

5 класс (очень сильная): сосны и пихты практически всех видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, подстилающая поверхность суши, занятая лесными сообществами, выполняет огромную биосферную роль. Леса, являясь «лёгкими Земли», осуществляют ее дыхание и созидательную (фотосинтетическую) функцию. Леса поставляют кислород, озонируют воздух, стабилизируют содержание углекислоты, необходимой для синтеза органической продукции, задерживают много пыли, подавляют действие вредных газов и разного рода отравляющих соединений, которые в отсутствие лесных фитоценозов в процессе круговорота веществ приносили бы еще больше вреда для здоровья человека и животных.

При этом важно и то обстоятельство, что лес, вынужденно выполняя функции накопителя вредных химических элементов и соединений, сам становится уязвимым и не безопасным местом для отдыха, сбора съедобных грибов и плодов.

Леса ослабляют пагубное действие бурь, ураганов и разного рода тайфунов на жилые постройки, промышленные предприятия и сельскохозяйственные культуры.

Лесные фитоценозы, очищая и трансформируя газовый состав приземного слоя воздуха, оказывают оздоровительное влияние на все динамичные слои атмосферы, связанные с космическим пространством.

ЛИТЕРАТУРА

1. Базилевич, Н.И. Географические закономерности продуктивности и круговорота химических элементов в основных типах растительности Земли / Н.И. Базилевич, Л.Е. Родин // Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л.: Наука, 1969. С. 8–24. – 39
2. Белов, С.В. Лесоводство / С.В. Белов. – М.: Лесная промышленность, 1989. – 350 с. - 57
3. Богачев, А.С. Оценка охотничьих трофеев: учеб. пособие / А.С. Богачев. – Уссурийск: ПГСХА, 2000. –100 с. - 45
4. Боч, М.С. Экосистемы болот СССР / М.С. Боч. – Л.: Наука, 1979. – 187 с. - 4
5. Бромлей, Г.Ф. Растительный и животный мир Уссурийского заповедника / Г.Ф. Бромлей, Н.Г. Васильев, С.С. Харкевич, В.А. Нечаев. – М.: Наука, 1977. – 175 с. – 43
6. Вомперский, С.Э. Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении: к 125-летию со дня рождения акад. В.Н. Сукачёва / С.Э. Вомперский; Институт лесоведения РАН. 2– М.: Наука, 2006. – 260 с. - 6
7. Воронцов, А.И. Лесная энтомология / А.И. Воронцов. – М.: Высшая школа, 1982. – 383 с. – 47
8. Гуков, Г.В. Лесоведение на Дальнем Востоке: учеб. пособие / Г.В. Гуков; ФГБОУ ВПО ПГСХА. – 2-е изд., доп. – Владивосток: Дальнаука, 2014. – 423 с. - 9
9. Дылис, Н. В. Основы лесной биогеоценологии: учебное пособие / Н.В. Дылис.– М: Изд-во МГУ, 1978.– 151 с. - 9
10. Дылис, Н.В. Структура лесного биогеоценоза / Н.В. Дылис. – М.: Наука, 1969. – 55 с. - 10
11. Дювиньо, П. Биосфера и место в ней человека (экологические системы и биосфера) / П. Дювиньо, М. Танг. – М., 1974. – 269 с. – 49

12.Жумабекова, Б.К. Биогеоценология: учебное пособие / Б.К. Жумабекова. – Павлодар: ПГПИ, 2011. – 237 с. - 13

13.Казимиров, Н.И. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера / Н.И. Казимиров, А.Д. Волков, С.С. Зябченко и др. – М.. Л:, Наука, 1977. – 304 с. - 41

14.Казимиров, Н.И. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии / Н.И. Казимиров, Р.М. Морозова. – Л.: Наука. 1973. – 175 с. – 40

15.Кищенко, И.Т. Основы лесной биогеоценологии: учебное пособие / И. Т. Кищенко. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2004. – 337 с. - 14

16.Колосов, А.М. Зоогеография Дальнего Востока / А.М. Колосов. – М.: Мысль, 1980. – 254 с. – 44

17.Крамер, П.Д. Физиология древесных растений / П.Д. Крамер, Т.Т. Козловский. – М.: Лесная пром-ть, 1983. – 462 с. – 52

18.Кудряшов, Л.В. Ботаника с основами экологии: учеб. пособие для студентов пед. ин-тов по спец. № 2121 «Педагогика и методика нач. обучения» / Л.В. Кудряшов, М.А. Гуленкова, В.Н. Козлова, Г.Б. Родионова. – М.: Просвещение, 1979. – 320 с. – 56

19.Лазовский заповедник. – Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1985. – 82 с. – 46

20.Молчанов, А.А. Взаимосвязи в лесном биогеоценозе / А.А. Молчанов. – М.: Наука, 1980. – 150 с. -20

21.Морозов, Г.Ф. Учение о лесе / Г.Ф. Морозов. – М.-Л.: Гослесбумиздат, 1949. – 342 с. - 19

22.Нестеров, В.Г. Общее лесоводство / В.Г. Нестеров. – М.; Л., 1954. – 650 с. – 55

23.Новиков, Г. А. Основы общей экологии и охраны природы / Г.А. Новиков. – Л., 1979. – 350 с. -20

24.Номоконов, Л. И. Общая биогеоценология / Л. И. Номоконов. – Ростов: Изд-во Рост. ун-та, 1989. – 455 с. -24

25. Панфилов, Д.В. Зональные особенности населения наземных животных / Д.В. Панфилов. – М.: Наука, 1966. – 383 с. – 42
26. Пономарева, И.Н. Экология растений с основами / И.Н. Пономарева. – М.: 1978. – 352 с. - 38
27. Программа и методика биогеоценотических исследований. – М: Изд-во «Наука», 1974. – 404 с. -27
28. Работнов, Т.А. История фитоценологии: учебное пособие / Т.А. Работнов. – М.: Аргус, 1995. – 158 с.
29. Ремезов, Н.П. Лесное почвоведение / Н.П. Ремезов, П.С. Погребняк. – М.: Лесная промышленность, 1965. – 323 с. - 58
30. Современное состояние лесов российского Дальнего Востока и перспективы их использования / Коллектив авторов; под ред. А.П. Ковалева. - Хабаровск: изд-во ДальНИИЛХ, 2009. – 470 с. - 27
31. Сукачев, В. Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии / В.Н. Сукачев. – Л., 1972. – 418 с. - 29
32. Сукачев, В.Н. Дендрология с основами лесной геоботаники / В.Н. Сукачев. – М.: Гослесбумиздат, 1934. – 614 с. – 50
33. Сукачев, В.Н. Основы лесной биогеоценологии / В.Н. Сукачев, Н.В. Дылис. – М.: Наука, 1964. – 574 с. - 30
34. Сукачев, В.Н. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию) / В.Н. Сукачев. – 4-е изд. – Л.; М.: Книга, 1928. – 231 с. - 31
35. Уильямс, Х.С. Лес и атмосфера / Х.С. Уильямс. – М.: Прогресс, 1985. – 429 с.
36. Формозов, А.Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания / А.Н. Формозов; Отв. ред. и автор предисл. А.А. Насимович. – Изд. 2-е. – М.: Изд-во ЛКИ, 2010. – 312 с. - 36
37. Цветков, В.Ф. Лесной биогеоценоз / В.Ф. Цветков. – Архангельск, 2004.– 267 с.

38. Чернышев, В.Д. Введение в Дальневосточное лесоведение / В.Д. Чернышев. – Владивосток: Дальнаука, 2005. – 245 с. - 35
39. Чернышев, В.Д. Влияние муссонного климата на рост и развитие растений в Приморье / В.Д. Чернышев // Вестник ДВО РАН, 1995. № 1. – С. 62-67. - 54
40. Чернышев, В.Д. Возможные причины усыхания хвойных лесов / В.Д. Чернышев // Лесное хозяйство, 1994. – С. 49-51. - 51
41. Чернышев, В.Д. Лес в системно-географическом аспекте / В.Д. Чернышев // Исследов., восстановл. и повышение продукт, лесов Дальнего Востока. Юбил. сб. тр. Уссурийск: ПГСХА, 1998. С. 37-40. - 36
42. Чернышев, В.Д. Принципы адаптации живых организмов / В.Д. Чернышев. – Владивосток: Дальнаука, 1996. – 383 с. - 37
43. Элтон, Ч. Экология нашествий животных и растений / Ч. Элтон. – М.: Изд-во иностр. лит., 1960. – 230 с. – 48
44. Curlin, I.W. Models of the Hyidrologic Cycle. In the booc Analisis of the Temperate Forest Ecosistem. Edited by D. E. Reichle / I.W. Curlin. – Berlin. Heidelber, New-York. 1970. – 53

ГЛОССАРИЙ

абиотические факторы: Компоненты и явления неживой, неорганической природы, прямо или косвенно воздействующие на живые организмы;

автогенные сукцессии: Сукцессии, протекающие под влиянием внутренних причин самого биогеоценоза и отражающие процесс его саморазвития.

автотрофные организмы; Организмы, создающие органические вещества необходимые для их существования из неорганических, используя солнечную энергию (фотоавтотрофы) или окисляя неорганические вещества (хемоавтотрофы).

активный путь адаптации: Путь, основанный на способности организма регулировать свои физиологические процессы и осуществлять жизненные функции под влиянием окружающей среды, характерен для теплокровных животных.

аллелопатия: Взаимное влияние совместно проживающих организмов через изменение окружающей среды путем выделения особых метаболитов (фитонцидов, терпенов, антибиотиков и др.).

аллелосполия: Взаимоотношения, складывающиеся между растениями посредством изменения биоценотической среды в результате изъятия из нее в процессе жизнедеятельности солнечной радиации, углекислого газа, кислорода, воды и элементов минерального питания

аменсализм: Взаимосвязь, при которой организмы одного вида угнетающе действует на другой, сами не испытывая при этом никаких последствий.

анемофилия: Перенос пыльцы с помощью ветра.

антогонизм: Форма взаимосвязи, характерная для микроорганизмов, при которой прижизненные выделения организмов одного вида совершенно исключают присутствие в данном местообитании организмов другого вида.

антропогенные сукцессии: Сукцессии, происходящие в результате хозяйственной деятельности человека (вырубка леса, гидролесомелиорация, посев и посадка леса и др.).

антропогенные (антропические) факторы: Факторы, обусловленные деятельностью человека.

ассектаторы: Виды растений, которые принимают незначительное участие в трансформации среды биогеоценоза.

ареогенные сукцессии: Сукцессии, протекающие под влиянием растений, животных и микроорганизмов.

ацидофилы, или **оксилофиты**: Экологическая группа растений, предпочитающих кислые почвы.

базифилы, или **ацидофобы**: Экологическая группа растений, избегающих сильно кислые почвы.

бактериозы: Болезни растений, возникающие в результате поражения организма патогенными бактериями.

биогеоценоз: Совокупность на известном протяжении однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира, и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействий этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и с другими явлениями природы и представляющая собой внутренне противоречивое единство, находящееся в постоянном движении, развитии (по В. Н. Сукачеву).

биологическая продуктивность (продукция): Суммарное количество биомассы, образованное всеми организмами биоценоза за определенный период времени.

биологический метод борьбы с болезнями: Метод, основанный на использовании антогонистических связей между различными группами организмов.

биомасса биоценоза: Масса органического вещества, накопленная всеми организмами за все время существования данного сообщества.

биосфера: Особая оболочка земли, включающая всю совокупность живых организмов и ту часть вещества планеты, которая находится с ними в постоянном взаимодействии.

биотические факторы: Факторы, включающие разнообразные влияния, оказываемые растениями, животными и микроорганизмами друг на друга, а также на абиотическую среду.

биотоп: Относительно однородное по абиотическим факторам пространство, занятое данным биоценозом.

биофизический и механический методы борьбы с болезнями и вредителями леса: Методы, использующие физические и механические способы уничтожением насекомых вредителей и болезнетворных организмов.

биоценоз: Совокупность ценопопуляций всех видов живых организмов, населяющих данный биогеоценоз.

бурелом: Явление поломки ветром ствола дерева; происходит в том случае, когда сила ветра превосходит сопротивление ствола излому.

вертикальная структура фитоценоза: Структура, характеризуемая ярусным сложением надземной и подземной частей фитоценоза.

верховой пожар: Пожар, при котором огонь распространяется по всем ярусам фитоценоза, вызывая его полную гибель.

ветровал: Явление, при котором отдельные деревья или даже весь древостой под действием сильного ветра опрокидываются с корнями.

внеярусная растительность: Растения, поселяющиеся на стволах и ветвях деревьях (эпифитные лишайники и мхи).

водоохранные леса: Леса по берегам водоемов, обеспечивающие защиту водоемов и их обитателей.

выборочные рубки: Рубки, в процессе которых вырубаются только отдельные деревья, приспевшие к рубке по возрасту, размеру, качеству или состоянию.

галофиты: Экологическая группа растений, приспособленных к существованию на засоленных почвах.

гелиофиты, или **светолюбивые растения**: Экологическая группа растений, которые могут хорошо расти и размножаться только при полном освещении.

гемикриптофиты: Жизненная форма растений, объединяющая травянистые многолетники и полукустарнички, у которых надземная часть отмирает на зиму почти до основания стебля, а почки возобновления располагаются у поверхности почвы и защищены зимой отмершими стеблями и листьями.

гидрологические факторы: Факторы, характеризующие поверхностные, внутрипочвенные и грунтовые воды.

гидропериодические леса: Леса, которые формируются в тропической зоне из-за чередования сезона дождей и сухого периода.

геоморфогенные сукцессии: Сукцессии, возникающие благодаря изменению форм рельефа, которое может быть связано с развитием овражно-балочной системы, землетрясениями, извержениями вулканов или тектоническими движениями литосферы.

гетеротрофные организмы: Организмы, использующие в качестве питания органические вещества, созданные автотрофными организмами.

гигрофиты: Экологическая группа, представленная влаголюбивыми растениями, растущими по берегам водоемов и в заболоченных лесах.

гидротоп: Совокупность гидрологических факторов биогеоценоза.

гидрофиты: Экологическая группа, представленная растениями, живущими непосредственно в воде.

гильдия: Совокупность видов в биоценозе, использующих какой-либо ресурс среды одинаковым способом.

гликофиты: Экологическая группа, представленная, растениями, растущими только на незасоленных почвах.

гомеостаз: Устойчивое и стабильное состояние природных биогеоценозов.

гомойотермные, или **теплокровные животные**: Животные, способные регулировать внутренний теплообмен и теплообмен с внешней средой.

градобой: явление повреждения частей растений (листьев, цветков, шишек и плодов) градом.

группа ассоциаций, или **группа типов леса**: Синтаксон, объединяющий все типы леса сходные по эдификаторам главного и подчиненного ярусов.

группа формаций: Синтаксон, объединяющий те формации, в которых эдификаторы представлены одной жизненной формой и характеризуются значительным сходством в эколого-биологических особенностях.

густота древостоя: Показатель числа деревьев на 1 га, свидетельствующий о плотности заселения деревьями лесной площади.

двулетние травы: Жизненная форма растений, жизненный цикл которых длится два вегетационных периода.

деревья: Жизненная форма, объединяющая многолетние древесные растения с хорошо выраженным главным стеблем (стволом), превышающим в высоту 3 м.

детерминант: Вид, вокруг которого формируется консорция.

диапазон толерантности: Диапазон значений экологических факторов, в котором возможно существование организмов данного вида.

дождевые тропические леса: Леса экваториальной области земного шара, характеризующиеся наиболее интенсивными обменными процессами,

максимальной продуктивностью, быстрым разложением опада и отпада и максимальным богатством видов.

дополняющие парцеллы: Парцеллы, которые размещаются в гораздо меньшем пространстве, чем основные парцеллы, принимая незначительное участие в процессах обмена.

древесная продуктивность: Количество древесины, формируемой камбием ствола на определенной площади леса за единицу времени; характеризуется запасом древесины, т.е. количеством древесины ($м^3$/га), накопленным древостоем за период своего существования.

древесные растения: Растения, имеющие многолетние одревесневающие стебли и корни и представленные такими жизненными формами как деревья, кустарники и кустарнички.

древостой: Совокупность деревьев, образующих главный полог леса; по составу древостои могут быть чистыми (состоят из особей одного вида) или смешанными (представлены особями двух и более видов).

живой напочвенный покров: Компонент фитоценоза, представленный теневыносливыми видами растений небольшой высоты (до 0.5 м): полукустарниками, кустарничками, травянистыми растениями, мхами и лишайниками.

жизненная форма, или **экобиоморфа**: Группа видов, сходных по своим формам, строению и ритмам развития.

заболоченные тропические леса: Леса, произрастающие в тропиках и характеризующиеся повышенной кислотностью почвы, недостатком в ней кислорода, накоплением торфа и бедным видовым составом.

запас стволовой древесины: Показатель древостоя или его отдельных ярусов на 1 га; представляет собой сумму объемов стволов деревьев, измеряемой в кубических метрах (кубометрах) и определяемой по специальным таблицам.

защитные леса: Противоэрозионные леса на горных склонах, полезащитные полосы, защитные полосы вдоль дорог, ленточные боры, степные колки.

зоофаги: Организмы, питающиеся животными других или своих видов.

зоофилия: Перенос пыльцы животными; различают энтомо-, орнито- и хероптерофилию.

естественные леса: Леса, имеющие природное происхождение в отличие от искусственных лесов, возникающих благодаря или при участии человека.

избегание неблагоприятных условий: Путь адаптации, заключающийся в уходе организмов от экстремальных факторов среды.

инвазионная ценопопуляция: Ценопопуляция, в которой преобладают зачатки и молодые особи на первой стадии вторжения вида в данную экосистему.

капролиты: Экскременты дождевых червей.

консорция: Группа видов (консортов) биоценоза, связанных с определенным видом (детерминантом), без которого они не могут существовать.

класс бонитета: Показатель качества условий местообитания древостоя - климата, минерального питания, режим увлажнения пр., определяемый по средней высоте и возрасту старшего поколения древостоя (яруса) с помощью специальной бонитировочной таблицы.

классы роста и **развития**: Показатели, характеризующие степень развития крон деревьев, их размеры и положение в пологе леса.

климаксовый биогеоценоз: Биогеоценоз, компоненты которого находятся в состоянии динамичного равновесия (гомеостаза), в котором экосистема способна сохранять значения основных своих параметров и характеристик при взаимодействии с окружающей средой.

климатип: Совокупность особей одного вида, определенным образом адаптировавшихся к данным климатическим условиям.

комменсализм: Тип взаимоотношения организмов, при котором особи одного вида получают пользу, а для особей другого вида оно не имеет никакого значения; при этом различают квартиранство, сотрапезничество и нахлебничество.

контагиозное размещение: Тип размещения на территории растений в виде отдельных групп, обусловленный неоднородностью биотопа или особенностями заноса зачатков растений.

ксерофиты: Экологическая группа растений, приспособившихся к постоянному или временному недостатку воды, имеющему место на песчаных почвах или на скалах.

класс формаций: Синтаксон, объединяющий все группы формаций, у которых виды эдификаторы хотя и принадлежат к одной жизненной форме, но отличаются определенными биологическими различиями.

климаксовые леса: Леса, характеризующиеся устойчивым равновесным соответствием живых компонентов климатическим и почвенным условиям.

климатические факторы: Факторы, обусловленные климатом (солнечная радиация, температура и влажность воздуха, атмосферные осадки и движение воздуха).

климатогенные сукцессии: Сукцессии, происходящие в результате изменения климата на больших территориях.

климатоп: Совокупность разнообразных атмосферных явлений (газовый состав приземного слоя воздуха, его влажность и температура, солнечная радиация, осадки и др.).

клинальное размещение: Тип размещения на территории растений того или иного вида в результате направленных изменений каких-либо почвенно-грунтовых условий.

комплексная продуктивность: Показатель, учитывающий все виды продуктивности (древесную, биологическую и экологическую) и всесторонне характеризующий лесной биогеоценоз.

комплексные рубки: Рубки, представляющие собой то или иное сочетание главных и промежуточных рубок.

конкуренция: Внутри- или межвидовые отношения, возникающие в процессе изъятия из среды одними растениями средств существования в ущерб другим растениям.

консументы: Группа организмов биогеоценоза, потребляющих готовые органические вещества; выделяют фитофаги, зоофаги, сапрофиты, сапрофаги и редуценты.

контактные механические типы взаимоотношений: Форма взаимоотношений между растениями, возникающая при внешнем контакте организмов друг с другом (касание, трение или давлении вегетативных органов растений).

контактные физиологические типы взаимоотношений: Тип взаимоотношений, возникающий при срастании тканей растений и сопровождающийся обменом веществ между этими особями (наблюдается при полупаразитизме, паразитизме и симбиозе).

косвенные трансабиотические взаимоотношения: Тип взаимоотношений, прослеживающийся в тех случаях, когда измененные растениями условия окружающей среды отражаются на росте и развитии других растений того же или иных видов; реализуются через аллелосполию, аллелопатию и изменение фитосреды.

косвенные трансбиотические взаимоотношения: Форма взаимоотношений, возникающая тогда, когда растения одного вида оказывают влияние на другие виды через посредство их консортов - животных, грибов или бактерий.

коренные, девственные, или **первичные леса**: Леса, формирующиеся в ходе естественного развития; эти биогеоценозы отличаются глубокими и устойчивыми связями и могут существовать неограниченно долго.

коренные парцеллы: Парцеллы, формирующиеся под влиянием естественной природной среды; они являются участниками климаксовых сообществ.

криптофиты: Жизненная форма, представленная многолетними травянистыми растениями, у которых почки возобновления формируются на корневищах, в клубнях и луковицах, находящихся на некоторой глубине в почве (геофиты) или под водой (гидрофиты).

круговорот веществ в лесных биогеоценозах: Тип круговорота, обусловливающийся главным образом следующими процессами: поступление питательных веществ с атмосферными осадками, физическое выветривание материнской горной породы, выщелачивание почвы, разложение опада и подстилки, поглощение корнями минеральных соединений.

кустарники: Жизненная форма, представленная многолетними древесными растениями (высотой от 1 до 6 м), у которых главный ствол хорошо выражен лишь в начале жизни, затем теряется среди равных ему нескольких скелетных стеблей (стволиков), возникающих из спящих почек, а позже отмирает.

кустарнички: Жизненная форма, представленная низкорослыми (высотой до 30 см) многолетними древесными растениями, у которых главный стебель имеется лишь в начале онтогенеза, а затем сменяется боковыми надземными побегами, формирующимися из спящих почек.

ландшафтные рубки: Рубки, которые проводятся в рекреационных лесах с целью усиления их эстетической ценности, способствуя повышению разнообразия состава и строения фитоценозов.

лес: Один из основных типов экосистем, состоящий из совокупности высших и низших растений, грибов, животных и бактерий, взаимосвязанных в своем развитии и влияющих друг на друга и на внешнюю среду; при этом главная эдификаторная роль принадлежит деревьям.

леса особо охраняемых территорий: Леса заповедников, заказников, национальных и природных парков.

лесная подстилка: Напочвенное образование, формирующееся под пологом леса из продуктов опада наземных ярусов лесного фитоценоза.

лесохозяйственные методы борьбы с болезнями и вредителями леса: Мероприятия, направленные на повышение биологической устойчивости древостоев.

литофиты: Экологическая группа растений, растущих на скалах.

локальные сукцессии: Сукцессии, носящие катастрофический характер на ограниченной территории; различают антропогенные, зоогенные, пирогенные и ветровальные сукцессии.

макрорельеф: Крупные формы земной поверхности, протяженностью в десятки и сотни километров (горные хребты, плоскогорья, равнины, низменности).

мангровые леса: Тропические леса, корневые системы которых постоянно затапливаются морской водой во время приливов.

мезорельеф: Рельеф, характеризующийся особенностями земной формы протяженностью в десятки и сотни метров (холмы, овраги, гряды, долины и др.).

мезотрофные растения: Экологическая группа растений, хорошо растущих на почвах средних по уровню минерального питания.

мезофиты: Экологическая группа растений, предпочитающих средние по влажности почвы.

микробоценоз: Сообщество функционально взаимосвязанных видов микроорганизмов любого биоценоза (вирусы, бактерии, простейшие, микроскопические водоросли и грибы).

микозы: Болезни растений, возникающие в результате поражения организма патогенными грибами.

микоплазмозы: Болезни, возникающие в результате поражения организма бактериями особой группы.

микрорельеф: Рельеф, характеризующийся какими-то особенностями в пределах нескольких дециметров (кочки, приствоповые повышения, зарастающие пни, валеж и валуны).

многолетние травы: Жизненная форма растений, продолжительность жизни которых превышает 2 года.

модификация: Случайные отклонения численности ценопопуляции, возникающие в результате действия разнообразных экологических факторов.

мозаичность: Показатель неоднородности строения и состава растительности в горизонтальном направлении.

молодняк: Всходы и подрост лесообразующих видов деревьев.

морозобоины: Продольные трещины на стволах деревьев, появляющиеся зимой в результате резкого понижения температуры.

мутуализм: Тип взаимоотношений организмов разных видов, выгодных для них обоих.

надводно-подводные почвы: Почвы, которые находятся в пониженных элементах рельефа; их режим увлажнения создается атмосферными осадками, притоком воды с вышележащих территорий и выходами грунтовых вод у их подножий.

нейтрофильные растения: Экологическая группа растения, которые предпочитают почвы с нейтральной реакцией.

низовой пожар: Пожар, при котором в огне сгорает напочвенный покров, всходы и подрост, обгорают корни и кора взрослых деревьев.

нормальная ценопопуляция: Популяция на стадии стабилизации, представленная всеми возрастами.

одновозрастный древостой: Древостой, образованный деревьями, отличающимися друг от друга не более чем на один класс возраста.

однолетние травы: Жизненная форма растений, жизненный цикл которых длится один вегетационный период.

олиготрофные растения: Экологическая группа растений, довольствующихся небольшим содержанием минеральных солей в почве (на скалах, болотах и подзолистых почвах).

орографические факторы: Факторы, обусловленные высотой над уровнем моря, крутизной и экспозицией склона.

основные парцеллы: Парцеллы, занимающие в фитоценозе наибольшее пространство среды, определяя внешний облик биогеоценоза и основные черты материально-энергетического обмена в нем.

очень теплолюбивые растения: Экологическая группа растений тропических лесов.

паразитизм: Тип взаимоотношений, при котором один вид (паразит) живет за счет питательных средств другого вида (хозяина), поселяясь на нем или внутри него, тем самым угнетая его развитие.

парцеллы: Горизонтальные растительные группировки, отличающиеся более-менее одинаковым видовым составом, структурой, спецификой связей и материально-энергетическим обменом.

пассивный путь адаптации: Путь, заключающийся в подчинении жизненных функций организма изменяющимся условиям среды; он характерен всем растениям и холоднокровным животным.

перестойный древостой: Древостой, представленный деревьями VIII класс возраста и выше, у которых наблюдается почти полное прекращение ростовых процессов, увеличение степени повреждения насекомыми-вредителями и распространение болезней.

пищевая сеть: Совокупность цепей питания в биогеоценозе.

подземный пожар: Пожар, при котором горит торфянистый горизонт заболоченных лесных почв, что приводит к уничтожению корневых систем и самого фитоценоза.

поллютанты: Выбросы в атмосферу различных токсических веществ промышленными предприятиями и автотранспортом, которые вызывают заболевания и даже гибель растений и животных.

подлесок: Сравнительно высокие теневыносливые кустарники и небольшие деревья, находящиеся под пологом леса и не способные выйти в первый ярус и образовать древостой в данных условиях местопроизрастания.

подрост: Молодое поколение деревьев лесообразующих видов (под пологом леса, на вырубках или гарях), способное в будущем сформировать древостой; различают благонадежный, сомнительный и неблагонадежный подрост.

пойкилотермные организмы: Организмы, температура тела которых почти полностью зависит от окружающей среды.

полудревесные растения: Многолетние растения, стебли которых на большей части своей длины травянистые и ежегодно отмирают, а одревесневают лишь в основании; к ним относятся полукустарники и полукустарнички.

полукустарнички: Жизненная форма растений, у которых высота многолетней одревесневшей базальной части побегов с почками возобновления обычно составляет 3-7 см.

полупаразитизм: Форма взаимоотношений, при которой растение, питаясь автотрофно, одновременно паразитирует на кронах растений других видов.

последующее возобновление леса: Подрост деревьев, появляющийся послу вырубки материнского древостоя.

популяция: Совокупность особей одного вида, способных к самовоспроизведению, населяющих определенную территорию длительное время и относительно обособленных от соседних популяций.

постепенные рубки: Рубки, ведущиеся на одной лесосеке в несколько приемов в течение 20-40 лет и позволяющие получать крупномерную древесину и обеспечивать благонадежное предварительное возобновление леса.

почва: Биокосное тело, формирующееся в результате взаимодействия живых и мертвых организмов и природных вод на поверхностные горизонты горных пород.

предварительное возобновление леса: Подрост деревьев, появляющийся под пологом леса до вырубки материнского древостоя.

приспевающий древостой: Древостой, представленный деревьями V класса возраста, у которых интенсивность роста начинает снижаться.

прогрессивное развитие биогеоценоза: Тип развития, который характеризуется следующими процессами: усложнение организации биоценоза, увеличение его биомассы, максимальное использование среды существования, ускорение круговоротов вещества и энергии, накопление больших запасов органического вещества

продуценты: Зеленые фототрофные растения, создающие органическое вещество на свету, а также хемотрофные бактерии, использующие энергию химических связей, высвобождающуюся при окислении некоторых неорганических соединений.

проективное покрытие: Площадь проекции всех надземных частей того или иного яруса живого напочвенного покрова в процентах от общей площади исследуемого участка.

производные, или **вторичные леса**: Леса, возникающие на месте коренных лесов под влиянием разного рода катастрофических нарушений (пожар, ветровал, вспышка насекомых-вредителей, вырубка и т. д.).

производные парцеллы: Парцеллы, возникающие в результате хозяйственной деятельности или природных катастроф (рубки леса, лесоосушение, пожары, ветровал, снеголом и др.).

промежуточные рубки, или **рубки ухода**: Систематическое (на протяжении 40-80 лет) удаление части деревьев (малоценных, больных, пораженных насекомыми-вредителями, отставших в росте, усыхающих, с нарушенной формой ствола) с целью создания более благоприятных условий для

формирования крон и стволов остающихся хозяйственно ценных видов деревьев, улучшения качества стволов и увеличения прироста древесины.

протокооперация: Тип взаимоотношений организмов разных видов, не облигатных, но благоприятных по последствиям для каждого из них.

псаммофиты: Экологическая группа растений, растущих на песках.

психрофиты: экологическая группа растений, растущих на холодных, кислых и избыточно увлажненных почв.

разновозрастный древостой: Древостой, образованный деревьями, отличающимися друг от друга более чем на 1 класс возраста.

регрессивная ценопопуляция: Ценопопуляция, в которой преобладают старые особи.

регулярное размещение: Тип размещения растений на территории, при котором особи находятся приблизительно на одинаковом расстоянии друг от друга (встречается только в искусственных фитоценозах).

регуляция: Возврат численности ценопопуляции после отклонения (под действием разнообразных внутренних и внешних факторов) к исходному состоянию.

редуценты, или **деструкторы**: Организмы, разлагающие мертвое органическое вещество и превращающие его в минеральные соединения, усваиваемые другими организмами (бактерии и грибы).

рекреационные леса: Леса, предназначенные для отдыха людей (городские леса, лесопарки, леса зеленых зон лечебно-оздоровительных учреждений, участки леса для отдыха в природных парках).

санитарно-гигиенические и **оздоровительные леса**: Леса зеленых зон вокруг населенных пунктов, предприятий и санаториев.

санитарные рубки: Рубки, ведущиеся с целью оздоровления леса и улучшения его состояния; при этом удаляются больные и поврежденные деревьев.

семигелиофиты, или **теневыносливые растения**: Экологическая группа, представленная растениями живого напочвенного покрова и подлеска светлохвойной тайги.

сингенетические, или **первичные сукцессии**: Сукцессии, которые начинаются на совершенно незаселенных другими организмами территориях (на карьерах, лавовых потоках, эоловых и речных наносах и др.).

сквозистость полога: Показатель, рассчитываемый как отношение площади всех межкроновых просветов отнесенной к площади, занятой фитоценозом и выражаемый в долях от единицы.

случайное размещение: Тип размещения растений на территории, отражающий более-менее равномерное распределение особей и характерный для однородных по условиям среды биотопов.

снеговал: Явление повала деревьев с корнями под тяжестью снега.

снеголом: Явление поломки стволов, вершин или ветвей деревьев под тяжестью снега.

сопутствующее возобновление леса: Подрост деревьев, появляющийся в процессе промежуточных рубок.

соэдификаторы: Два и более эдификатора в фитоценозе.

сомкнутость полога древостоя: Показатель, рассчитываемый как отношение площади проекции крон деревьев (без учета площади их перекрытия и просветов) к общей площади, занятой древостоем и выражаемый в долях от единицы.

спелый древостой: Древостой, представленный деревьями VI-VIII классы возраста, у которых интенсивность роста снижается настолько, что масса прироста становится равной массе опада.

сплошные рубки: Рубки, в процессе которых все деревья на делянке вырубаются в один прием.

средневозрастный древостой: Древостой, представленный, деревьями III-IV классы возраста и характеризующийся максимальной величиной прироста.

среднетребовательные к теплу виды: Виды организмов, населяющие умеренную зону, где господствуют широколиственные леса.

сукцессионные изменения в лесах: Изменения, приводящие к возникновению совершенно новых типов биогеоценозов; различают обратимые и необратимые, автогенные и экзогенные сукцессии.

субэдификаторы: Доминирующие виды растений подчиненных ярусов фитоценоза (травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового), оказывающие влияние на среду, хотя и в гораздо меньшей степени, чем эдификаторные виды.

сциофиты, или **тенелюбивые виды**: Экологическая группа, представленная преимущественно травянистыми растениями нижнего яруса темнохвойных лесов, реже деревьями.

термопериодические леса: Леса, характеризующиеся прерывистостью биогеоценотических процессов, обусловленной сменой теплого сезона холодным.

терофиты: Жизненная форма, представленная однолетними растениями, полностью отмирающими после плодоношения и зимующими в виде семян.

теплолюбивые виды: Виды, обитающие в субтропической зоне.

тип леса: Объединение отдельных лесных биогеоценозов, однородных по составу древесных пород, по другим ярусам растительности и фауне, по микробному населению, по климатическим, почвенно-грунтовым условиям, по взаимоотношению между растениями и средой, по внутрибиогеоценотическому и межбиогеоценотическому обмену веществом и энергией, по восстановительным процессам и по направлению смен в них.

тип биогеоценоза: Тип экосистемы, объединяющий участки земной поверхности с однородными по составу и строению фитоценозами, зооценозами, микробоценозами, более или менее одинаковыми условиями

гидротопа, аэротопа и эдафотопа, характеризующимися сходством особенностей материально-энергетического обмена, восстановительных процессов и динамики развития.

тип растительности: Синтаксон, объединяющий классы формаций, ассоциации которых характеризуются господством в главном ярусе одной и той же жизненной формы.

топические связи: Связи, отражающие определенную требовательность животных к условиям местообитания (температура, влажность, химический состав среды и др.).

травянистые растения: Жизненная форма, представленная многолетними, двулетними и однолетними травами, имеющими неодревеснев шие стебли.

транзитные почвы: Почвы, формирующиеся на склонах песчаных возвышенностей и отличающиеся сравнительным плодородием.

трофические связи: Связи, возникающие в процессе питания организмов и характеризующие видовой состав звеньев пищевых цепей.

устойчивость биогеоценозов: Способность биогеоценозов сохранять свой состава и структурно-функциональные особенности всех компонентов в почти неизменном состоянии в течение длительного времени.

фабрические связи: Связи, возникающие между организмами в процессе строительства убежища, требующего в качестве строительного материала части других организмов (гнезда птиц).

фанерофиты: Жизненная форма растений, представленная деревьями и кустарниками, у которых почки возобновления расположены на неотмирающих на зиму побегах высоко над поверхностью почвы и снежным покровом.

фитомасса, или **запас фитомассы**: Масса органического вещества, накопленного растениями за весь период существования фитоценоза.

фитонциды: Летучие и нелетучие вещества (колины), подавляющие жизнедеятельность многих видов патогенных бактерий, грибов и простейших, повышая тем самым иммунитет растений и улучшая сантарное состояние леса.

фитосреда: Особая среда обитания, характеризующаяся изменениями климатических, эдафических и гидрологических факторов, возникающими под влиянием биоценоза, и в первую очередь - фитоценоза.

фитофаги: Животные, поедающие растения или их части; выделяют филлофаги (листья), ксилофаги (древесина), ризофаги (корни), карпофаги (плоды и семена), антофилы (пыльца и нектар), микофаги (плодовые тела грибов и мицелий), фитодетритофаги (мертвые растительные остатки).

фитоценоз, или **растительное сообщество**: 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.

фитоценотип: Совокупность видов растений со сходной ролью в использовании и создании среды, во взаимоотношениях с другими видами биогеценоза; классифицируются на эдификаторы, субэдификаторы и ассектаторы.

форические связи: Связи, реализуемые при переносе организмов или их зачатков (зоофилия, зоохория).

формация: Синтаксон, объединяющий все группы ассоциаций (группы типов леса), характеризующиеся общим эдификатором главного яруса.

хамефиты: Жизненная форма растений, представленная кустарничками, полукустарниками и полукустарничками, стелющимися многолетними травами и растениями подушками, у которых почки возобновления расположены на неотмирающих на зиму побегах над поверхностью почвы и защищены в зимний период снежным покровом.

холодостойкие, малотребовательные, или **морозостойкие виды**: Экологическая группа растений таежных лесов.

хищничество: Тип взаимоотношений, при котором особи одного вида (хищник) поедают особей другого вида (жертва).

ценопопуляция: Часть популяции, входящая в тот или иной биоценоз.

цепь питания: последовательный перенос энергии пищи от продуцентов к редуцентам.

циклические изменения лесного биогеоценоза: Изменения, характеризующиеся тем, что после прекращения действия факторов, биогеоценоз вновь возвращается в состояние весьма близкое к первоначальному; выделяют суточные, сезонные и годичные циклические изменения.

эвтрофные, или **мегатрофные растения**: Экологическая группа растений, растущих на богатых минеральных солями почвах (пойменные луга, низинные болота и лиственные леса).

эдафические факторы: Группа экологических факторов, связанных с почвой (ее механический и химический состав, температура, влажность, кислотность и пр.).

эдафотип: Совокупность особей одного вида, определенным образом адаптировавшихся к данным почвенно-грунтовым условиям.

эдафотоп: Совокупность почвенных условий и особенностей материнской горной породы.

эдификаторы: Виды растений, оказывающие существенное влияние на условия среды в экосистеме; благодаря им формируются особый фитоклимат и почвы, что отражается на видовом составе и структуре всего биоценоза; все эдификаторы являются лесообразующими видами.

экзогенные сукцессии: Сукцессии, происходящие под влиянием внешних факторов и носящие случайный характер.

экологическая группа растений: Совокупность видов, произрастающих в близких экологических условиях и характеризующихся одинаковыми требованиями к определенному экологическому фактору.

экологическая продуктивность: Степень влияния биогеоценоза на биосферу; различают средообразующую, климатозащитную, почвозащитную, водоохранную и рекреационную роль леса.

экотоп: Совокупность абиотических условий биогеоценоза; лесной экотоп включает климатоп, эдафотоп и гидротоп.

элювиальные почвы: Почвы, приуроченные к возвышенностям водоразделов и отличающиеся недостаточной влажностью и бедностью минеральными соединениями.

эндогенетические сукцессии: Сукцессии, происходящие в результате внутренних изменений самого биогеоценоза - его фитоклимата, подстилки и почвы.

ярус: Структурная часть фитоценоза, обособленная от других морфологически, флористически и экологически; различают надземные и подземные яруса.

Приложение А

Указатель русских и латинских названий растений, упомянутых в тексте

Абрикос маньчжурский – *Armeniaca mandshurica* (Maxim.) B.Skvortz.

Андромеда, подбел многолистный – *Andromeda polifolia* L.

Аралиевые – *Araliaceae*

Багульник болотный – *Ledum palustre* L.

Бамбук курильский – *Sasa kurilensis* (Rupr.) Makino et Chibata

Бархат амурский – *Phellodendron amurense* Rupr.

Береза белая – *Betula alba* L.

Береза карликовая – *Betula nana* L.

Береза повислая – *Betula pendula* Roth

Береза пушистая – *Betula pubescens* Ehrh.

Береза плосколистная – *Betula platyphylla* Sukacz..

Береза даурская – *Betula - davurica* Pall.

Бересклет европейский – *Euonymus europaeus* L.

Бобовые – *Fabaceae*

Бор развесистый – *Milium effusum* L.

Боярышник – *Crataegus*

Брусника – *Rhodococcum vitis-idaea* L.

Буковые – *Fagaceae*

Вахта трехлистная – *Menyanthes trifoliate* L.

Вейгела ранняя – *Weigela praecox* (Lemoine) Bailey

Вейник лесной – *Calamagrostis arundinaceae* Roth

Вербейник обыкновенный – *Lysimachia vulgaris* L.

Вереск обыкновенный – *Calluna vulgaris* Salisb.

Вересковые – *Ericaceae*

Виноград амурский – *Vitis amurensis* Rupr.

Волчье лыко – *Daphne mezereum* L.

Вяз гладкий – *Ulmus laevis* Pall.

Вяз шершавый – *Ulmus glabra* Huds.

Голубика – *Vaccinium uliginosum* L.

Горец раковые шейки – *Polygonum bistorta* L.

Граб седцелистный – *Carpinus cordata* Blume

Груша уссурийская – *Pyrus ussuriensis* Maxim.

Грушанка круглолистная – *Pyrola rotundifolia* L.

Дуб зубчатый – *Quercus dentata* Thunb.

Дуб монгольский – *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.

Дуб черешчатый – *Quercus robur* L.

Дудник лесной – *Angelica sylvestris* L.

Жень-шень – *Panax dinseng* C.A. Mey

Жимолость лесная – *Lonicera xylosteum* L.

Земляника лесная – *Fragaria vesca* L.

Ель аянская – *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch.ex Carr.

Ель Глена – *Picea glehnii* (Fr. Schmidt)

Ель европейская – *Picea abies* L.

Ель корейская – *Picea koraiensis* Nakai

Ель сибирская – *Picea obovate* Ledeb.

Ель черная – *Picea mariana* (Mill.) Britton et al.

Ива белая – *Salix alba* L.

Ива козья – *Salix caprea* L.

Ивовые – *Salicaceae*

Ильм лопастный – *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr.

Ильм японский – *Ulmus japonica* (Rehd.) Sarg.

Калина – *Viburnum*

Калопанакс семилопастный, диморфант – *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz.

Калужница болотная – *Caltha palustris* L.

Карагана древовидная – *Caragana arboresens* L.

Кассандра болотная – *Chamaedaphne calyculata (L.) Moench*

Кислица обыкновенная – *Oxalis acetosella* L.

Клевер луговой – *Trifolium pratense* L.

Клевер ползучий – *Trifolium repens* L.

Кленовые – *Aceraceae*

Клен бородчатонервный – *Acer barbinerve* Maxim.

Клен желтый – *Acer ucurunduense* Trautv.et Mey.

Клен зеленокорый – *Acer tegmentosum* Maxim.

Клен ложнозибольдов – *Acer pseudosieboldianum* (Pax.) Kom.

Клен маньчжурский – *Acer mandshuricum* Maxim.

Клен мелколистный, моно – *Acer mono* Maxim.

Клен остролистный – *Acer platanoides* L.

Клен ясенелистный – *Acer negundo* L.

Клюква болотная – *Oxycoccus palustris* Pers.

Костяника – *Rubus saxatilis* L.

Крушина ломкая – *Frangula alnus* Mill.

Кубышка желтая – Nuphar luteum L.

Купальница европейская – *Trollius europaeus* L.

Ландыш майский – *Convallaria majalis* L.

Лишайники – *Lichenes*

Леспедеца – *Lespedeza*

Лещина маньчжурская – *Corylus mandshurica* Maxim.in Rupr.et Maxim.

Лещина разнолистная – *Corylus heterophylla* Fisch ex Trautv.

Лещина обыкновенная – *Corylus avellana* L.

Липа амурская – *Tilia amurensis* Rupr.

Липа маньчжурская – *Tilia mandshurica* Rupr.

Липа сердцевидная – *Tilia cordata*

Липа Таке – *Tilia taguetii* C.K.Schneid.

Лиственница Гмелина – *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.

Лиственница Каяндера – *Larix cajanderi* Mayr

Лиственница сибирская – *Larix sibirica* Ledb.

Луговик извилистый – *Deschampsia flexuosa* L.

Лютик едкий – *Ranunculus acris* L.

Лютик ползучий – *Ranunculus repens* L.

Маакия амурская – *Maackia amurensis* Rupr.et Maxim

Магнолия снизу-белая – *Magnolia hypoleuca* Siebold et Zucc.

Майник двулистный – *Maianthemum bifolium* L.

Малина обыкновенная – *Rubus idaeus* L.

Марь белая – *Chenopodium album* L.

Марьянник лесной – *Melampyrum sylvaticum* L.

Мелкоплодник ольхолистный – *Micromeles alnifolia (Siebold et Zucc.) Koehne.*

Можжевельник обыкновенный – *Juniperus communis* L.

Можжевельник твердый – *Juniperus rigida* Siebold et Zucc.

Мытник – *Pedicularis*

Мятлик однолетний – *Poa annua* L.

Овес посевной – *Avena sativa* L.

Овсяница овечья – *Festuca ovina* L.

Ожика – *Luzula*

Одуванчик обыкновенный – *Taraxacum officinale* Wigg

Ольха волосистая – *Alnus hirsuta* (Spach) Fisch. ex Rupr.

Ольха серая – *Alnus incana* (L.) Moench

Ольха черная (клейкая) – *Alnus glutinosa* (L.) Gaerth

Ольха японская – *Alnus japonica* (Thuhb.) Steud.

Орех маньчжурский – *Juglans mandshurica* Maxim.

Осина, тополь дрожащий – *Populus tremula* L.

Осоковые – *Cyperaceae*

Осока черная – *Carex nigra (L.) Reichard*

Очиток едкий – *Sedum acre*

Папоротники – *Polypodiales*

Пихта почкочешуйная, белокорая – *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim.

Пихта сибирская – *Abies sibirica*

Пихта цельнолистная – *Abies holophylla* Maxim.

Плаун булавовидный – *Lycopodium clavatum* L.

Повилика европейская – *Cuscuta europaea* L.

Подсолнечник однолетний – *Heliantus annuus* L.

Полевица тонкая – *Agrostis tenuis* Sibth.

Полынь – *Artemisia*

Полынь обыкновенная – *Artemisia vulgaris* L.

Пырей ползучий – *Elytrigia repens* L.

Рдест блестящий – *Potamogeton lucens* L.

Рябина амурская, похуашаньская – *Sorbus pochuashanensis* (Hance) Hedl.

Рябина обыкновенная – *Sorbus aucuparia* L.

Ряска малая – *Lemna minor* L.

Сабельник болотный – *Comarum palustre* L.

Сирень амурская, трескун – *Ligustrina amurensis* Rupr.

Сирень Вольфа – *Syringa wolffii* Schneid

Смородина черная – *Ribes nigrum* L.

Сосна густоцветковая – *Pinus densiflora* Siebold et Zucc.

Сосна корейская, кедр – *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.

Сосна низкая, кедровый стланик – *Pinus pumila* (Pall.) Regel.

Сосна обыкновенная – *Pinus sylvestris* L.

Сосна сибирская – *Pinus sibirica* Du Tour.

Тисс остроконечный – *Taxus cuspidate* Siebold et Zucc.ex Endl.

Толокнянка обыкновенная – *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng

Тополь – *Populus.*

Тысячелистник обыкновенный – *Achillea millefolium* L.

Фиалка трехцветная – *Viola tricolor* L.

Хвощ лесной – *Equisetum sylvaticum* L.

Хвощ топяной – *Equisetum fluviatile* (L.) Em Ehrh.

Черемуха Маака – *Padus maackii* (Rupr.) Kom.

Черемуха обыкновенная – *Padus avium* L.

Черника миртолистная – *Vaccinium myrtillus* L.

Чубушник тонколистный – *Philadelphus tenuifolius* Rupr.et Maxim.

Чина весенняя – *Lathyrus vernus* (L.) Bernh

Шиповник иглистый – *Rosa acicularis* Lindl.

Яблоня маньчжурская – *Malus manshurica* (Maxim.) Kom.

Яблоня ягодная – *Malus baccata* (L.) Borkh.

Ясень маньчжурский – *Fraxinus mandshurica* Rupr.

Ясень носолистный – *Fraxinus rhynchophylla* Hance

Ястребинка волосистая – *Hieracium pilosella* L.

Ястребинка зонтичная – *Hieracium umbellatum* L.

Приложение Б

Указатель русских и латинских названий животных, упомянутых в тексте

Амфибии – *Amfibia*

Барсук – *Meles meles*

Белка обыкновенная – *Sciurus vylgaris*

Блохи – *Siphonaptera*

Бобр европейский – *Castor fiber*

Божьи коровки – *Coccinellidae*

Бурозубка – *Sorex*

Бурундук – *Tamias sibiricus*

Глухарь – *Tetrao urogallus*

Грызуны – *Rodentia*

Дятел большой пестрый – *Dendrocopos major*

Заяц-беляк – *Lepus timidus*

Зеленая дубовая листовертка – *Tortrix viridana*

Землеройки – *Soricidae*

Кабан – *Sus scrofa*

Кедровка – *Nucifriga caryocatactes*

Клест сосновик – *Loxia pityopsittacus*

Клещи – *Acari*

Короеды – *Ipidae*

Косуля – *Capreolus capreolus*

Красотел большой зеленый – *Calasoma sicophanta*

Кроты – *Talpa*

Кукушки – *Cuculus*

Куница лесная – *Martes martes*

Лисица – *Vulpes vulpes*

Листовертка дубовая зеленая – *Tortrix viridana*

Лось – *Alces alces*

Медведь бурый – *Ursus arctos*

Медведь гималайский

Млекопитающие – *Mammalia*

Многоножки – *Myriapoda*

Моллюски – *Mollusca*

Муравьи – *Myrmica*

Мышеобразные – *Muridae*

Наездники – *Geotrupes*

Наездник пимпла – *Pimpla instigator*

Наездник рисса – *Rhyssa persuasoria*

Насекомые – *Insecta*

Нематоды – *Nematoda*

Олень северный – *Rangifer tarandus*

Пауки – Arachnida

Пилильщик еловый – *Pristiphora abietinus*

Птицы – *Aves*

Полевки – *Clethrionomys, Microtus*

Ракообразные – *Crustacea*

Рептилии – *Reptilia*

Слепыши – *Spalax*

Слизни – *Arion*

Сова ушастая – *Asio otus*

Совы – *Strigiformes*

Сойка – *Garrulus glandarius*

Стрижи – *Apus*

Тахины – *Tachinidae*

Тетерев – *Lyrurus tetrix*

Тетеревиные – *Tetraonidea*

Улитки – *Helix*

Усачи – *Cerambycidae*

Усач блестящегрудый еловый – *Tetropium castaneum*

Хищные птицы – *Falconiformes*

Хрущ майский восточный – *Melolontha hippocastani*

Хрущ майский западный – Melolontha melolontha

Шелкопряд непарный – *Ocneria dispar*

Шелкопряд сибирский – *Dendrolimus superans*

Шишковая огневка – *Dioryctria abietella*

Шишковая смолевка – *Pissodes validiristris*

Приложение В

Указатель латинских названий микроорганизмов, упомянутых в тексте

Бактерии

Achromatium
Arthrobacter
Azotobacter
Cellulomonas
Ciliata
Clostridium
Cytophaga
Dtsulfovibrio
Desulfomonasd
Desulfonema
Flagellata
Frankia
Mastigophora
Micrococcus
Nitrosomonas
Nitrobacter
Paracoccus
Pseudomonas
Rhizobium
Rhodopseudomonas
Sarcodina
Thiobacillus
Thiomicrospira
Thiovulum

Водоросли

Ahabaena
Bacillariophyta
Chlorophyta
Cyanophyta
Nostoc

Простейшие

Acari
Ciliata
Flagellata
Mastigophora
Nematoda
Oligochaeta
Sarcodina

Грибы

Amanita muscaria

Amanita phaloides

Ascomycetes

Basidiomycetes

Boletus edulis

Cerastomella ulmi

Erysiphales

Fomitopsis annosa

Heterobasidion annosum

Melampsora pinitorqua

Fusarium

Leccinum aurantiacus

Lophodermium pinastri

Megaloseptoria mirabilis

Phellinus igniarius

Russula emtica

Trichoderma

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ 3
ВВЕДЕНИЕ 6
1 КРАТКАЯ ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ 8
2 БИОГЕОЦЕНОЗ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ 21
2.1 Современное определение биогеоценоза 21
2.2 Классификация экологических факторов 26
3 ОСНОВНЫЕ ТИПЫ БИОГЕОЦЕНОЗОВ 28
3.1 Естественные биогеоценозы 28
3.2 Искусственные биогеоценозы 36
4 СОСТАВ И СТРУКТУРА ЛЕСНОГО БИОГЕОЦЕНОЗА 39
4.1 Общие понятия о лесном биогеоценозе 39
4.2 Ярусность лесных биогеоценозов 41
4.3 Лесной фитоценоз 44
4.3.1 Органическое вещество лесных фитоценозов 46
4.3.2 Основные физиологические процессы растений 56
4.3.3 Взаимоотношения между растениями в лесном фитоценозе 62
4.3.4 Взаимоотношения фитоценоза с другими компонентами лесного биогеоценоза 69
4.4 Зооценоз 76
4.4.1 Позвоночные животные 79
4.4.2 Беспозвоночные животные 92
4.5 Микробоценоз 98
4.5.1 Биогеоценотическая роль почвенных микроорганизмов 101
4.5.2 Взаимоотношения микроорганизмов с растениями и животными 106
4.6 Лесной экотоп 110
4.6.1 Климатоп 110
4.6.1.1 Состав атмосферного воздуха 113
4.6.1.2 Солнечная радиация 116
4.6.1.3 Температурный режим воздуха 125
4.6.1.4 Влажность воздуха 129
4.6.1.5 Атмосферные осадки 130
4.6.1.6 Молнии 136
4.6.1.7 Движение воздушных масс 137

4.6.2 Эдафотоп 141
4.6.2.1 Основные почвенные характеристики 142
4.6.2.2 Почва и живые организмы 153
4.6.3 Рельеф 167
4.6.4 Гидротоп 171
4.6.5 Отношение древесных растений к вредным газам 172
ЗАКЛЮЧЕНИЕ 174
ЛИТЕРАТУРА 175
ГЛОССАРИЙ 178
Приложение А - Указатель русских и латинских названий растений, упомянутых в тексте 200
Приложение Б - Указатель русских и латинских названий животных, упомянутых в тексте 206
Приложение В - Указатель латинских названий микроорганизмов, упомянутых в тексте 208

ГРИДНЕВ АЛЕКСАНДР НИКОЛАЕВИЧ

ГРИДНЕВА НАТАЛЬЯ ВЛАДИМИРОВНА

ОСНОВЫ ЛЕСНОЙ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ

Учебное пособие для обучающихся по направлению подготовки – 35.04.01 Лесное дело

Электронное издание

Приморская государственная сельскохозяйственная академия,
692510. г. Уссурийск, пр. Блюхера, 44