

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ И ЛАБОРАТОРИЯ ЛЕСОВЕДЕНИЯ

О С Н О В Ы ЛЕСНОЙ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ

ПОД РЕДАКЦИЕЙ

академика В. Н. Сукачева
и доктора биологических наук
Н. В. Дылиса

III 513982



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1964

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ЛЕСНОЙ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ

БИОГЕОЦЕНОЗ КАК ВЫРАЖЕНИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ЯВЛЕНИЙ ЖИВОЙ И НЕЖИВОЙ ПРИРОДЫ НА ПОВЕРХНОСТИ ЗЕМЛИ. СООТНОШЕНИЕ ПОНЯТИЙ БИОГЕОЦЕНОЗ, ЭКОСИСТЕМА, ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ЛАНДШАФТ И ФАЦИЯ

Леса в настоящее время покрывают третью часть земной поверхности. К числу стран с особенно большой лесной площадью принадлежит Советский Союз, государственный лесной фонд которого составляет 1131 млн. га, или около половины его территории, с запасом древесины в 75 млрд. м³, т. е. на долю СССР приходится 39% мировой древесины. Если в мировом хозяйстве лесам принадлежит крупная роль, то особенно велика она в народном хозяйстве СССР. Однако территория, покрытая лесом, с каждым годом стремительно сокращается как во всем мире, так и в Советском Союзе. Это обстоятельство могло бы и не беспокоить человечество, если бы была справедлива иногда высказываемая мысль, что, по мере все более увеличивающегося использования недревесных строительных материалов и замены ими древесины в домостроительстве, а также в мебельном и бумажном производствах, по мере использования различного рода синтетических материалов, там, где ранее применялась древесина, потребность в последней будет все более падать. Однако в действительности мы видим на примере как СССР, так и других стран, что с расширением и интенсификацией народного хозяйства роль древесины не только не уменьшается, но, напротив, все возрастает.

По этому поводу известный биохимик Дж. Бернал (1960, стр. 131) недавно писал, что использование древесины на топливо является наименее эффективным ее применением, что при помощи современных методов древесина и вообще клетчатка могут быть превращены в кормовые и питательные средства.

В дальнейшем, надо думать, продукция леса будет находить все более широкое и разнообразное применение. Известно, что в настоящее время лесотехнологи разрабатывают пути возможно более полного использования всех отходов древесины при лесозаготовках и механической ее обработке. Есть все основания считать, что вообще значение древесины как исходного материала для химических производств будет все возрастать. Даже как строительный материал древесина, хотя и заменяется все в большей степени другими материалами, однако не теряет своего значения. Например для шпал, для рам, дверей, некоторых других частей строений древесина остается все еще лучшим материалом.

Вообще можно утверждать, что ни один тип растительности не производит столько полезного для человека, как лес. Хлебные злаки дают основной пищевой продукт. Но по разнообразию приносимой пользы они намного уступают лесу, не говоря уже о том, что продукты не только древесной, но и вообще лесной растительности играют очень существенную роль и в пищевом рационе. Полезность для человека древесины и продуктов ее химической переработки, полезность всей лесной растительности, особенно в перспективе, можно сказать, безгранична. Так, до сих пор еще очень мало используется листва. Следует учесть также народнохозяйственное значение животного мира леса. Лес имеет и огромное санитарное значение. В этом отношении с ним не может сравниться никакой другой тип растительности. Наконец, определенные формы леса своим присутствием, тем влиянием, которое они оказывают на окружающую территорию, играют огромную роль в сохранении почвы и вод, в повышении урожайности наших полей (полезная роль лесных полос). Поэтому проблема сохранения леса, ускорения его выращивания, повышения его продуктивности, улучшения качества его продукции, более полного ее использования и использования всех иных ценностей, доставляемых им, весьма актуальна ныне и несомненно таковой останется и в будущем.

Задачи лесного хозяйства и состоят в том, чтобы организовать и провести наиболее рациональное использование всех лесных богатств, но в то же время сохранить их и в будущем, повысить их продуктивность, увеличить все их полезности и изменить их географическое распределение в соответствии с запросами народного хозяйства. Само собой разумеется, что эта задача может быть успешно разрешена лишь на базе всех достижений наук и прежде всего наук о лесе. В числе этих наук, если не считать экономики лесного хозяйства, особо важное положение занимает лесоведение. Лесоведение есть основная теоретическая база лесоводства и лесного хозяйства. Эта идея, как известно, нашла наиболее полное выражение в трудах профессора Г. Ф. Морозова в начале текущего столетия. Именно Морозов особенно подчеркивал, что для успешного ведения лесного хозяйства надо знать природу леса со всех ее сторон. При этом, по Морозову, под лесом надо понимать не только древостой, но вместе с ним и всю среду его существования, т. е. всю остальную растительность, фауну и микроорганизмы, обитающие вместе с древостоем на данном участке земной поверхности, со свойственными последнему почво-грунтовыми и гидрологическими условиями и атмосферой.

Действительно, выбор того или иного лесохозяйственного мероприятия, время и формы его проведения непосредственно зависят, помимо экономических условий, от разнообразных биологических и физико-географических особенностей леса.

Если иметь в виду даже только основные лесохозяйственные мероприятия (рубки главного и промежуточного пользования, уход за лесом, содействие естественному возобновлению, искусственное разведение леса, защита от вредителей, борьбу с пожарами и др.), то для рационального их проведения необходимо знать не только биологические особенности древостоя и других ярусов лесной растительности, но и климатические (в том числе и микроклиматические), и почвенные, и гидрологические условия, а также фауну и микробное население леса. Чем глубже наши знания свойств этих слагаемых лес компонентов, тем более будут обоснованы лесохозяйственные мероприятия и тем больший практический эффект они дадут.

Особенно важно подчеркнуть, что для правильного учета всех этих факторов в лесном хозяйстве надо иметь в виду, во-первых, что все компоненты леса, играющие непосредственную роль в лесном хозяйстве, взаимодействуют между собой, влияют друг на друга (например, почвенные условия зависят от климатических, микроклиматических и почвенные — от всей растительности, состав и деятельность животных — от только что пере-

численных факторов и т. п.), и, во-вторых, что те биологические и физико-географические особенности леса, которые непосредственно не влияют на лесохозяйственные мероприятия, оказывают воздействие на другие факторы, от которых уже непосредственно зависят эти последние. Поэтому для лесного хозяйства важна вся совокупность биологических и физико-географических свойств данного участка леса в их взаимодействии и взаимосвязи. Поэтому с лесоводственной точки зрения любой участок леса должен рассматриваться как определенное природное единство, где вся растительность, фауна и микроорганизмы, почва и атмосфера находятся в тесном взаимодействии и взаимообусловленности.

Конечно, подобные взаимодействия свойственны не только лесу, но любому участку земной поверхности. Однако ни в одном типе растительности эти взаимосвязи не выражены так резко и так многогранно, как в лесу. С возникающими благодаря этим взаимосвязям природными единствами необходимо считаться при всяком хозяйственном использовании природных ресурсов (растительных, животных, почвенных и др.).

Идея об этих единствах возникла независимо в разное время в разных странах, и они получили разное наименование. Мы будем далее пользоваться для этого единства термином *биогеоценоз*, а область знаний о биогеоценозах будем называть *биогеоценологией*. Но прежде чем говорить об этих понятиях подробно, необходимо вкратце коснуться истории появления и развития самой идеи о взаимосвязях предметов и явлений в природе, памятуя, что еще Аристотель и другие греческие философы высказывали мысль, что для более полного познания природного явления надо знать его историю развития.

Идея о взаимосвязи всех явлений природы, как известно, является одним из основных положений материалистической диалектики, блестяще обоснованной ее творцами К. Марксом и Ф. Энгельсом.

Мысль о том, что необходима такая наука, которая специально изучала бы взаимосвязи, взаимодействия всех явлений природы на земной поверхности, была высказана впервые В. В. Докучаевым (1898).

Эта мысль Докучаева в дальнейшем нашла свое отражение прежде всего в географии, в частности в учении о географических ландшафтах.

Так как с историей ландшафтоведения в некоторой степени связана история развития биогеоценологии, то необходимо хотя бы кратко остановиться на некоторых вопросах учения о ландшафтах.

В Западной Европе развитие этого учения связано главным образом с именем Пассарге (Passarge, 1912, 1920, 1921, 1929). В нашей стране одновременно начал его развивать Л. С. Берг, который внес значительную ясность в самое понятие ландшафта. Поэтому приведем определение ландшафта, данное им в 1931 г.: «Географический ландшафт есть такая совокупность, или группировка, предметов и явлений, в которой особенность рельефа, климата, вод, почвенного и растительного покрова и животного мира, а также деятельности человека сливаются в единое гармоническое целое, типично повторяющееся на протяжении известной зоны земли» (Берг, 1931, стр. 5). Берг в 1946 г. предложил заменить термин «географический ландшафт» термином «географический аспект», который, однако, не привился.

Из последующих определений ландшафта надо отметить определение Н. А. Солнцева: «Географическим ландшафтом следует называть такую генетически однородную территорию, на которой наблюдается закономерное и типическое повторение одних и тех же взаимосвязанных сочетаний: геологического строения, форм рельефа, поверхностных и подземных вод, микроклиматов, почвенных разностей, фито- и зооценозов» (1948, стр. 258).

Можно привести еще определения ландшафта, предложенные С. В. Калесником, Ф. Н. Мильковым, и А. Г. Исаченко, которые много сделали для развития ландшафтоведения. Определение С. В. Калесника:

«Географический ландшафт — это диалектическое целостное сочетание рельефа, геологического строения, климата, почвы, воды, органического мира и деятельности человека, типически повторяющееся на значительном пространстве географической оболочки земли» (1940, стр. 13). Ф. Н. Мильков дает такое определение этого понятия: «Ландшафт представляет совокупность взаимообусловленных и взаимосвязанных предметов и явлений природы, предстающих перед нами в образе тех или иных исторически сложившихся, непрерывно развивающихся географических комплексов» (1959, стр. 14). Вместе с тем Мильков термин ландшафт употребляет в таком же общем смысле, в каком мы говорим климат, почва, рельеф и т. п. А. Г. Исаченко пишет: «Ландшафт есть генетически обособленная часть ландшафтной области, характеризующаяся однородностью как в зональном, так и в азональном отношении, т. е. физико-географической однородностью в целом, и обладающая индивидуальной структурой и индивидуальным морфологическим строением» (1953, стр. 252).

Из этих определений, принадлежащих нашим географам, а также и вообще из их работ по ландшафтоведению, можно видеть, что, несмотря на различие формулировок, ландшафт в их понимании либо общее понятие, либо чаще всего довольно крупное в территориальном отношении географическое явление, компонентами которого они считают и рельеф, форма которого в пределах ландшафта остается однородной. Характерной чертой ландшафта, как обычно подчеркивается, является исторически и генетически обусловленная взаимосвязь всех компонентов ландшафта. Берг при этом включал в число компонентов ландшафта деятельность человека и признавал ландшафт как «единое гармоническое целое». Впоследствии эту последнюю формулировку он значительно ослабил.

В то же время, рассматривая ландшафтоведческую литературу, нельзя не видеть, что понятие ландшафта нередко весьма расплывчато и неопределенно, что некоторые географы отмечали сами. И. П. Герасимов (1954, стр. 69—70) особенно подчеркивает, что такое состояние ландшафтоведения отмечают и самые горячие и убежденные сторонники ландшафтоведения, как, например, А. Г. Исаченко (1953, стр. 82). Положение с ландшафтоведением не изменилось, что видно из последних работ А. Н. Солнцева.

Для уточнения объема понятия «ландшафт» были предложения присоединять к слову ландшафт различные эпитеты, например элементарный ландшафт (Полынов, 1953), микроландшафт (Ларин, 1926), микро-мезо-макро-ландшафт (Четыркин, 1947), ландшафты 1 и 2-го порядка и т. д. Предлагалось вовсе отказаться от термина ландшафт и заменить его другим, например аспект (Берг), крайобраз (Ильинский), а за рубежом было предложено отказаться даже от самого понятия ландшафт (Геллерт, 1961).

Некоторые географы различают в ландшафтоведении два направления: «типологическое» и «региональное» (Исаченко, 1953). Первое, выделяя на земной поверхности однородные природные комплексы биогенных, косных и почвенных (биокосных, по Вернадскому) явлений, далее их объединяет по большому или меньшему сходству в таксономические единицы разных порядков, независимо от их территориального распределения. Второе направление расчленяет земную поверхность на территориальные единицы разного таксономического значения по сходству рассматриваемых объектов; оно выражается в районировании территории, которое может осуществляться по разным признакам, например по растительности, по животному миру, по почвам и т. п. Оно также может быть проведено и на основе комплекса естественноисторических признаков. Если первое направление должно исходить из наименьшей однородной единицы, безразлично, как ее называть: биогеоценозом, фацией и т. п., то и во втором направлении, при районировании, без такого дробного понятия нельзя обойтись. Если первой таксономической единицей при типологии земной поверхности

(точнее, при типологии биогеоценотического покрова Земли) является *тип биогеоценоза*, то при районировании территории наименьшая таксономическая единица, естественно, должна быть другая. Однако пока она общепринятого объема и наименования не имеет. А. Г. Исаченко (1953) предлагает удерживать за ней название «географический ландшафт», или «элементарный физико-географический район», считая эти термины синонимами. Когда же как исходные объекты используются биогеоценозы, т. е. районирование производится по совокупности всех биогеоценологических признаков, то надо говорить о *биогеоценологическом районе*.

Идеи Докучаева о взаимосвязи всех явлений и предметов на земной поверхности нашли свой отклик и в так называемой геоботанике.

Для геоботанического направления, развиваемого у нас, характерно изучение растительного покрова в тесной связи с условиями среды, и в особенности с почвой. Это направление было особенно ярко выражено и в трудах наших крупнейших лесоводов Г. Ф. Морозова и Г. Н. Высоцкого, которые были непосредственно учениками В. В. Докучаева. Г. Н. Высоцкий (1925) эти идеи выразил в своем учении о растительном покрове, или покрововедении («Фитостроматология»), а Г. Ф. Морозов на этой базе создал лесоведение, а затем, ознакомившись с учением о географическом ландшафте Л. С. Берга, пропагандировал представление о лесе как о географическом ландшафте.

Лесоводы, присматривающиеся к жизни леса, в сущности, давно уже подметили некоторые связи роста и развития деревьев со средой их существования, особенно с почвенно-грунтовыми условиями. Поэтому еще во второй половине XIX столетия появилось учение об условиях местопроизрастания леса (Standortslehre немецких авторов). У нас эти мысли были ясно выражены в книге Д. М. Кравчинского «Лесовозращение» (1903). Однако с наибольшей силой и глубиной важность этого учения для лесоводства была показана именно Г. Ф. Морозовым в его знаменитой книге «Учение о лесе» (1912). Морозов теоретическими основами лесоводства вначале считал почвоведение и учение о растительных сообществах, которые он рассматривал в самой тесной связи. Несколькими позже Морозова эти идеи нашли свое выражение в трудах Денглера (Dengler), Рубнера (Rubner), Гартмана (Hartmann), Чермака (Tschermak) и др. Однако только Морозов в полной мере понял значение всей среды окружения древостоя и взаимосвязей компонентов леса. Поэтому именно Морозов должен по праву считаться основоположником лесной биогеоценологии. Он рассматривал лесное насаждение, как «биоценозу», в понятие о которой включал не только лесной биоценоз в современном его понимании, но и среду его существования.

Почти одновременно с Морозовым высказал сходные мысли Р. И. Аболин (1914). Во введении к своей работе о классификации болот Аболин развил представление об эпигенеме как о поверхностной оболочке Земли, где рельеф, грунты, почва и растительность, называемые им эпигенами, сочетаются и взаимодействуют между собой. Эпигенема складывается из эпиморф, которые представляют собой участки эпигенемы, на протяжении которых эпигены и их взаимодействия сохраняются одинаковыми. Эпиморфы, однородные, однотипные по этим признакам, по физиономии и по генезису, объединяются в эпиформацию, которая и является основной классификационной единицей «эпигенологии». Эти идеи Аболина, работавшего тогда в экспедициях по изучению болот Псковской и Петроградской губерний, были поддержаны В. Н. Сукачевым (1922, стр. 56), рассматривавшим эпиморфу Аболина как ландшафт в узком смысле этого слова. При этом было отмечено, что «если растительное сообщество есть объект изучения ботаника, а биоценоз — биолога, то ландшафт — географа».

В это же время к близким представлениям пришел Е. Маркус (Markus, 1925 и др.), пользуясь выражением «природный комплекс» (Naturkomplex).

К этим идеям Сукачев вернулся в 1940 г., когда ему пришлось участвовать в составлении сборника, посвященного роли географической среды в лесном производстве, и более подробно в 1942 г. при разработке вопроса о развитии фитоценотического покрова Земли. Считая, что термины «элементарный ландшафт», предложенный А. Н. Пономаревым (1937), «эпиморфа» Р. И. Аболина, «микрولандшафт» И. В. Ларина (1926) не подчеркивают основного признака их, Сукачев тогда предложил термин «геоценоз», характеризующий известную общность (κοινος — общий, община) явлений на поверхности Земли и замененный несколько позже выражением «биогеоценоз» (Сукачев, 1944, 1945), чтобы подчеркнуть большую роль биоценоза в жизни этого комплекса. Вскоре Сукачев, однако, узнал, что термин «геоценоз» и как его синоним «сингеоценоз» уже был ранее использован С. И. Медведевым (1936) по предложению В. В. Станчинского, правда, в несколько более широком смысле. Поскольку термин «биогеоценоз» более соответствует сути этого явления природы, в дальнейшем он и был применен в ряде работ по этой проблеме (Сукачев, 1947, 1948а, б, 1949, 1951, 1954а, б, 1955, 1957, 1958, 1960а, б, 1961; Sukatschew, 1954, 1960).

Как «биоценоза» Морозова, так и «эпиморфа» Аболина и «биогеоценоз» Сукачева понятия значительно более узкие, чем «географический ландшафт» названных выше географов. Необходимость иметь более узкую единицу земной поверхности была признана и некоторыми географами, а особенно почвоведом и биологами. В связи с этим, как было уже отмечено, был предложен термин «элементарный ландшафт», который Б. Б. Полыновым, крупнейшим нашим почвоведом, определялся так: «Элементарный ландшафт в своем типичном проявлении должен представлять один определенный элемент рельефа, сложенный одной породой или наносом и покрытый в каждый момент своего существования определенным растительным сообществом. Все эти условия создают определенную разность почвы и свидетельствуют об одинаковом на протяжении элементарного ландшафта развитии взаимодействия между горными породами и организмами» (1925, стр. 73 и след.). При этом Полынов как почвовед особое внимание обращает на изучение почвы и миграции химических элементов в элементарном ландшафте, о чем будет еще сказано ниже.

Необходимость иметь в ландшафтоведении понятие, отвечающее в известном смысле элементарному ландшафту, подчеркивал в ряде работ и А. Д. Гожев, именуя его то «микрولандшафтом» (1929), то «типом территории» (1930), или «микротипом территории» (1934), то «вариациями» типа территории (1945, 1948).

Для лесной биогеоценологии большое значение имеет учение о так называемых геохимических ландшафтах. Начало этого учения связано, как выше было отмечено, с именем Полынова, который, исходя из идей о почве В. В. Докучаева и из представлений В. И. Вернадского и А. Е. Ферсмана о геохимии и биогеохимии, заложил основы учения о геохимии ландшафта, ныне энергично и плодотворно разрабатываемого А. И. Перельманом. Из многочисленных трудов последнего в этой области можно назвать статьи 1957 г. и 1960 г., и особенно книгу «Геохимия ландшафта», опубликованную в 1961 г. В этой книге он пишет, что «с позиций геохимии ландшафт представляет собой часть земной поверхности, в которой за счет солнечной энергии осуществляется миграция химических элементов атмосферы, гидросферы и литосферы. В ходе такой миграции происходит изменение этих частей земной коры, они взаимно проникают друг в друга, возникают особые природные тела — живые организмы, почвы, кора выветривания, природные воды. Изучая миграцию элементов, мы тем самым познаем связи между атмосферой и растительностью, между растительностью, почвами и водами, то есть между всеми основными частями ландшафта. Поэтому можно сказать, что геохимия ландшафта — это история атомов в ланд-

шафте». При этом Перельман, за основную низшую таксономическую единицу в ландшафте принимает «элементарный ландшафт» в смысле Польшова, который по сути дела близок к нашему пониманию биогеоценоза.

С некоторого времени В. Г. Нестеров (1954, 1962) начал пропагандировать свое учение о диатопах и биоэкосах. Он пишет: «Понятие о диатопах нами было выдвинуто в печати именно для тех случаев, когда одно слагаемое, составляющее единство с другими, не может существовать без него хотя и находится с ним в противоречии». В числе примеров диатопов он приводит следующие: «Сосновый древостой с лишайниками, мхами, брусникой, черникой, со свойственными ему зверями и птицами, с типичными для него насекомыми характерен для песчаных почв, с которыми он составляет сложное единство, bioojkos — биоэкос (био — bios — организм, эко — oikos — среда), или диатоп. Последнее в буквальном переводе означает двое в единстве (dia — раздвоение, topos — общее место)¹. «Ольшаники составляют диатоп с поймой реки». «Стадо северных оленей — диатоп с лесотундрой» (1962, стр. 5). «Поточная линия станков может нормально действовать на соответствующих фундаментах, под крышей, при снабжении электроэнергией необходимого напряжения... В диатопах сообщества организмов и среды, так же как в диатопах комплекса машин с соответствующей обстановкой, идет обмен энергией и веществом» (1962, стр. 6).

Для уточнения соотношения предлагаемых автором терминов «биоэкос», и «диатоп», можно привести еще следующую цитату из этой книги: «Термин „биоэкос“ отображает объективную реальность как единство двух составляющих природы, противоречие между которыми определяет их развитие. В этом смысле всякий естественный комплекс организмов и среды является диатопом». Не останавливаясь подробно на этих и многих других, часто очень неопределенных, нечетких и подчас малограмотных высказываниях автора, можно отметить, что его понятие биоэкоса в сущности соответствует в ряде случаев понятию биогеоценоза. Однако автор, отметив отличие своих взглядов от взглядов Клементса, Морозова и Мичурина на единство организмов и среды, пишет, что «более существенны наши различия с учением о биогеоценозе, которое рассматривает природу как комплекс многих составляющих, не выделяя в них двух компонентов, объединяющих все слагаемые, а движущей силой развития признает внутривидовую борьбу (по крайней мере для одновидовых фитоценозов)». «Понятие о комплексах без правильного выделения главного слагаемого и ведущего противоречия является недостаточным. По нашим представлениям, природа состоит из взаимосвязанных биоэкосов, т. е. единств сообществ организмов и их условий местообитания, противоречия между которыми определяют их развитие, причем первичным, определяющим слагаемым является среда, а вторичным, активным — организмы». В связи с этими, сугубо неточными высказываниями прежде всего надо отметить, что природа вовсе не состоит только из взаимосвязанных биоэкосов или биогеоценозов. Затем неправильно, что учение о биогеоценозах «рассматривает природу как комплекс многих составляющих, не выделяя в нем двух компонентов, объединяющих все слагаемые». Учение о биогеоценозе как раз объединяет его слагаемые в совокупность организмов, биоценоз, и в совокупность факторов среды, экотоп, или биотоп. Учение о биогеоценозах считает, как это многократно писалось, основной движущей силой их развития противоречивое взаимодействие между биоценозом и биотопом, т. е. между организ-

¹ Сохранен перевод иностранных слов и их транскрипция В. Г. Нестерова. В других местах этой книги, в частности, слово «topos» переводится им просто как «общее» (стр. 27) и как «единство» (стр. 24), что, конечно, неверно (topos — место).

мами и средой их существования¹. Если отбросить все неясности и неточности, допускаемые Нестеровым в трактовке рассматриваемых им явлений природы, то принципиальной разницы между его биоэкозом и биогеоценозом нет.

На критическом разборе этих взглядов Нестерова, являющихся следствием (как это видно из цитируемой здесь работы, а также и из других его работ, в том числе и из учебника «Общее лесоводство») недостаточного понимания рассматриваемых им научных вопросов, пришлось остановиться потому, что они высказаны лесоводом и могут внести большую путаницу в нашу лесную науку.

Надо также остановиться на недавно появившемся термине «биоцено-топ» (Иоганзен, 1962, стр. 103). Автор, неправильно изложив сущность биогеоценоза, взамен предлагает термин «биоценотоп», считая возможным применить его «для обозначения природного явления, выражающего единство биоценоза и биотопа». Он пишет, что «в биоценотопах появляется подлинное единство организмов и всех сред жизни — гидросферы, атмосферы, литосферы и биосферы, а также всех действующих в природе абиотических, биотических и антропоических факторов. В разных биоценотопах довлеет, преобладает та или иная сторона природного комплекса — абиотическая (озеро), биотическая (лес) или антропоическая (поселок)». Из этих высказываний, да и из всей статьи видно, что автор не различает компонентов природного единства и факторов, на него влияющих. Между тем человек является самым мощным фактором, влияющим в настоящее время на рассматриваемые природные единства, но его никак нельзя считать их компонентом. Эта крупная методологическая ошибка автора выразилась особенно ясно в конце его статьи, где он пишет, что «человек создает целый ряд культурных биоценотопов — от огородов до поселков».

Надо отметить, что с начала XX в. в зарубежных странах идет разработка не только понятия географического ландшафта, но и близкого к биогеоценозу понятия об экосистеме. Так, в 1935 г. Тенсли (Tensley) писал, что хотя организмы могут претендовать на то, чтобы им уделяли основное внимание, однако когда более глубоко вдумается, то не можем их отделить от конкретной окружающей их среды, вместе с которой они составляют единую физическую систему. Такие системы с точки зрения эколога являются основными единицами природы на земной поверхности. Эти системы он и назвал «экосистемами», рассматривая их, как одну из категорий разнообразных физических систем, начиная от вселенной и до атома включительно, и как абстрактное понятие.

Хотя понятие «экосистемы» было предложено Тенсли почти 30 лет тому назад, однако оно долгое время не получало сколько-нибудь значительно распространения, а сама идея о взаимосвязи и о единстве всех явлений и предметов на земной поверхности не находила достаточного отражения в зарубежной литературе. Лишь в последние годы ей начали уделять большое внимание, и ныне литература по экосистемам очень обширна.

Для того, чтобы показать, как и в настоящее время понимается термин «экосистема», приведу высказывание по этому вопросу Вилли (Villev, цит. по русскому переводу 1964, стр. 101). «Под термином экосистема экологи понимают естественную единицу, представляющую совокупность живых и неживых элементов; в результате взаимодействия этих

¹ В. Г. Нестеров не уточняет, в каком смысле он понимает развитие в природе. Как будет показано ниже, различные авторы неодинаково понимают развитие фитоценозов и биогеоценозов. Но никто не рассматривает внутривидовую борьбу организмов как движущую силу развития фитоценозов или биогеоценозов. Внутривидовую борьбу за существование, приводящую к естественному отбору, рассматривают как основной фактор видообразования, что, конечно, совершенно другое, чем процесс развития фитоценозов, биогеоценозов или «биоэкозов».

элементов создается стабильная система, где имеет место круговорот вещества между живыми и неживыми частями. Экосистемы могут быть различных размеров». Далее приводятся примеры экосистем — озеро, лесной массив, аквариум с рыбами, зелеными растениями и моллюсками.

В известной экологии Одума (Odum E., 1962) дается в сущности такое же определение экосистемы (стр. 10, 11).

Уже из высказываний Тенсли и Вилли можно видеть, что самое понятие экосистема довольно неопределенно и не вполне однозначно. К тому же надо отметить, что за рубежом были предложены и другие термины, отвечающие понятию экосистемы или близкие к нему (об этом см. Troll, 1950; Odum E., 1962). Они указывают например «микрокосм» (Forbes, 1887), «биосистема» (Thienemann, 1941), «голоцен» (Friedrich, 1937; Thienemann, 1941; Шмидт, 1944; Ylin, 1948; Schmithüsen, 1961), «биохора» (Palmann, 1948; Etter, 1954), «экоtop» (Troll, 1950) и др. В Германской Демократической Республике при проведении природно-территориального районирования Зигель (Siegel, цит. по Геллерту, 1961) за основную наименьшую единицу принял «флизе» (Fliese), но она шире, чем понятие ландшафта советских географов.

Большое значение в разработке проблемы лесных экосистем имел симпозиум, организованный на IX Международном ботаническом конгрессе в 1959 г. в Канаде. На нем были представлены учеными различных стран 17 докладов, посвященных в той или иной мере этой проблеме, причем наряду с термином «экосистема» в отдельных докладах были использованы термины «биогеоценоз» и некоторые другие. Докладчиками явились следующие ученые: Арнборг (Arnborg), Швеция, Добенмайр (Daubenmire), США, Элленберг (Ellenberg), Швейцария, Хиллс (Hills), Линто (Linseau), Рой (Rowe), Канада, Калела (Kalela), Финляндия, Медведска-Корнась (Medwedcka-Kornas), Польша, Овингтон (Ovington), Англия, Пури (Puri), Индия, Скамони (Scamoni), ГДР, Сукачев, СССР, Уебб (Webb), Австралия.

Эти доклады были опубликованы на английском языке в Финляндии в журнале «Silva fennica», 1960, № 105.

Все названные выше авторы с той или иной степенью определенности указывают, что представление о лесе как экосистеме может считаться наиболее плодотворным с точки зрения запросов жизни. А так как практика лесного хозяйства нуждается в известной классификации лесов, то наиболее рациональной будет такая классификация, в основу которой положено представление о лесной экосистеме, или биогеоценозе. Так, Крайна (Krajina, 1960), который делал на этом симпозиуме общий сводный доклад, указал, что все предложенные до сих пор классификации лесов могут быть сгруппированы в три категории: 1) экотопические, в которых основное внимание устремляется на факторы местообитания (экоtop) и которые, в свою очередь, подразделяются на классификации макроклиматические (климатопоические) и почвенные (эдафотопические); 2) биоценотические, в основу которых берутся свойства биоценозов и которые могут быть подразделены на фитосоциологические (фитоценотические) и зоосоциологические (зооценотические) и 3) экосистематические, или биогеоценотические (холодоценотические), объединяющие основы двух предыдущих. Рассмотрев коротко лесные классификации этих категорий, предложенные различными авторами, в том числе советскими учеными, Крайна отмечает, что в Советском Союзе выдвинута в последнее время «интересная и голоценотически более полная концепция биогеоценозов, которая, по-видимому, является идеальной для классификации экосистем любой части биосферы» (1960, стр. 4). Упомянув, что идея и термин лесного биогеоценоза находят уже применение в работах некоторых ученых Западной Европы, но что принятие этой точки зрения встречает трудности, сам автор пока дает только определение растительной ассоциации как существенной части биогео-

ценоза (лесного типа). Он также отмечает важность именно такого комплексного подхода к решению практических лесохозяйственных задач.

Необходимо еще отметить и то, что авторы — представители экотипического или фитоценотического направления (например, Arnborg, 1960) — все же не отрицают большого значения экосистематических, или биогеоценотических классификаций, но подчеркивают лишь то, что растительность (фитоценоз) является хорошим выразителем экосистематических (биогеоценотических) свойств леса. Вместе с тем большинство авторов признают близость понятий «экосистема» («голоценоз») и «биогеоценоз».

На IX Международном ботаническом конгрессе в Канаде фигурировало еще понятие «сайт» («site»), предложенное канадским ученым Хиллсом (Hills, 1960), которое он уже ранее более подробно развивал в ряде своих работ. В одной из них он писал, что климат, рельеф, почва, растения и животные составляют важнейшие части (окружающего) целого, называемого «сайт» (site). Буквально site значит «местоположение», но в данном случае Хиллс понимает под этим словом совокупность всего, в чем заинтересован лесовод. Поэтому далее он пишет, что «сайт» это такая комбинация внешних факторов, с которой лесовод должен иметь дело при выращивании леса и эксплуатации лесной продукции. Он также считает, что для классификации лесов недостаточно учитывать каждый из компонентов этого «сайта»; основой классификации должна быть взаимосвязь всех компонентов. Такой подход является холостическим (holos — означает целое). В этом случае преследуется установление целого, которое больше, чем простая сумма частей.

Анализируя работы Хиллса, можно видеть, что им наиболее обстоятельно разработано учение о почве как компоненте «сайта». Вообще он рассматривает «сайт» как частный случай «экосистемы».

Уайттакер (Whittaker, 1962) в своей новейшей большой сводной работе о классификации растительных сообществ, в которой он учел и значительную литературу по экосистемам, дает такое определение: «Экосистема есть функциональная система, включающая сообщество взаимодействующих организмов — растений, животных и сапробов — и окружающую среду, которая действует на них и на которую они действуют».

В капитальном труде об экосистеме и биосфере, опубликованном также в 1962 г. и составленном профессором Брюссельского университета П. Дювиньо (P. Duvigneaud) с сотрудниками Лаборатории систематической ботаники и фитогеографии этого университета и Национального центра экологии, дается сходное, но еще более краткое определение: «Экосистема есть функциональная система, которая включает сообщество живых существ и окружающую их среду». При этом добавляется, что термин «экосистема» может быть применен к биоценозам и среде их существования очень различной протяженности. Поэтому различается три категории экосистем: 1) микроэкосистемы (например, пень дерева), 2) мезоэкосистемы (например, лесная ассоциация) и 3) макроэкосистемы (например, океан). Интеграция всех экосистем мира создает гигантскую экосистему земного шара — биосферу. «Изучение экосистемы, будет ли это девственный лес или культурное поле, должно всегда состоять в окончательном разрешении проблемы переработки, циркуляции, аккумуляции и трансформации материи (потенциальной энергии) через взаимодействия живых организмов и их метаболизма».

Из этого краткого рассмотрения истории развития биогеоценологии можно сделать следующие выводы.

1. Мысль о том, что все природные тела и явления на земной поверхности находятся во взаимодействии и взаимообусловленности и что можно говорить о наличии образуемых ими внутренне взаимосвязанных единств, возникла очень давно и независимо в разных странах и у ученых, изучающих различные стороны природы, что свидетельствует о потребности в

этом представлении, вызванной самим ходом развития науки. Примечательно, что возникало оно наиболее легко у ученых, занимавшихся почвоведением и изучением леса. Это и понятно. Почва является особенно наглядным выражением суммарного результата взаимодействия живой и неживой природы, а лес особенно ярко иллюстрирует все взаимосвязи составляющих его компонентов. Вместе с тем вполне естественно, что к этим представлениям пришли и географы, развив учение о ландшафтах и исходя из потребностей районирования территории в народнохозяйственных целях. Те геоботаники, или точнее, фитоценологи (именуемые за рубежом чаще фитосоциологами), которые уделяли большое внимание изучению зависимости растительности от среды, также были в числе первых, выдвинувших эти идеи и обративших особое внимание на обмен вещества и энергии как внутри этих единств, так и между ними, и сосредоточили внимание на выделении более узких территорий, на которых характер этих единств оставался практически однородным.

2. В силу указанных причин появилось весьма большое количество терминов для этого понятия: «микрокосм», «эпиморфа», «элементарный ландшафт», «микрорландшафт», «биосистема», «голоцен», «биохора», «экотоп», «геоценоз», «биогеоценоз», «экосистема», «фация», «эпифация», «диатоп», «биоэкос» и др. Эти термины не все вполне равнозначны, но все они применяются к природным объектам, близким между собой. Хотя рассматриваемые природные единства являются конкретным выражением известного общего положения диалектического материализма о взаимосвязи всех явлений и предметов в природе, однако в понимании их сущности и в представлении об их составе и основных свойствах имеются у ряда авторов значительные расхождения, отражающие в известной степени различный философский подход к ним, что отчасти нашло отражение и в различных наименованиях. Из приведенных разных терминов, несомненно, за рубежом наиболее распространен термин «экосистема», а у нас — «биогеоценоз», который нашел применение у ряда геоботаников, почвоведов, зоологов, генетиков, географов, агрономов, лесоводов и у других специалистов. Однако среди географов бытует также термин «фация». Поэтому необходимо остановиться на соотношении только этих трех терминов, указав, почему мы считаем более целесообразным пользоваться термином «биогеоценоз».

Хотя термин «экосистема» и широко распространен в зарубежных странах, а иногда применяется и у нас, однако его нецелесообразно рекомендовать, потому что, как мы видели, он и за границей применяется в очень разнообразных смыслах. Даже в том случае, когда его понимание близко к пониманию биогеоценоза, оно с ним не тождественно.

Против термина «экосистема» говорят еще следующие соображения. Во-первых, в Советском Союзе у ботаников экология понимается большей частью как аутоэкология, т. е. как учение об отношении отдельных растений к среде, в противоположность англо-американским ботаникам, которые в экологию включают и всю биоценологию, в частности фитоценологию. Поэтому если выражение «экосистема» за рубежом отвечает представлению о взаимоотношениях биоценоза со средой, то при нашем обычном понимании экологии данное выражение теряет этот свой смысл. Во-вторых, это выражение ни у кого из зарубежных биологов не подчеркивает в надлежащей степени то, что в этом случае мы имеем тесно взаимосвязанное единство организмов со всей средой их существования.

Вообще надо отметить, что не только само понятие системы не связано с тем диалектическим единством, которое характерно именно для биогеоценоза, но оно не включает в себя все взаимоотношения, все обусловленности абиотических компонентов его (атмосферы, горной породы, гидрологии и почвы), которые под понятие экологических, конечно, не подходят.

По поводу термина «фа́ция», как мы видели, предложенного Л. С. Бергом (1945) и применяемого рядом географов в близком, а иногда почти в тождественном биогеоценозу смысле, я уже критически высказывался (Сукачев, 1949, 1960б). Но так как по этому вопросу были выдвинуты и другие соображения, то я считаю необходимым остановиться на нем и здесь, приведя, помимо ранее высказанных возражений, и некоторые другие. Термин «фа́ция», как известно, широко применяется в геологии. В недавнее время появились весьма ценные работы общего характера об учении о фа́циях (Наливкин, 1956; Маркевич, 1957; Рухин, 1962). Однако понятие «фа́ция» и в геологической литературе имеет не вполне одинаковое толкование. Это хорошо показывает Д. В. Наливкин в упомянутом двухтомном труде. Это же отмечает и В. П. Маркевич. Разобрав различные определения, Маркевич пишет: «Учитывая основной смысл термина фа́ция, а также то содержание, которое практически вкладывается в это понятие большинством исследователей, мы предлагаем следующее определение его: фа́ция, или геологическая фа́ция — это некоторый объем осадка или породы, характеризующихся сходным комплексом палеонтологических, петрографических и физико-химических признаков, обусловленных тектоническими, физико-химическими, биотическими и географическими условиями образования осадка». Д. В. Наливкин же (1956, стр. 7) особенно подчеркивает, что геологическая фа́ция тесно связана в своем образовании с определенным ландшафтом, с его особым биоценозом, что, впрочем, в той или иной форме признается и другими геологами. Но из того, что образование геологической фа́ции, в которой основную роль играют процессы седиментации, связано с определенным ландшафтом, а в некоторых случаях и с определенным биогеоценозом, не вытекает, что геологическая фа́ция есть биогеоценоз, что эти понятия — синонимы. Это еще более ясно вытекает из того определения, которое дает Л. Б. Рухин. Он пишет: «под фа́цией понимаются осадки, отложенные на определенной площади в одних и тех же условиях, отличных от тех, которые господствовали в соседних районах» (1962, стр. 93).

Нельзя также согласиться и с точкой зрения В. Б. Сочавы (1959), который пишет, что термин «фа́ция» по отношению к крупным категориям физико-географического районирования в науке не удержался. Следуя Бергу (1946), его целесообразно применять к самым дробным типологическим ландшафтными подразделениям, что облегчит сопоставимость с палеогеографическими фа́циями, которые включают в себя биоценоз, биотоп и осадочную породу. Биогеоценоз — это физико-географическая фа́ция, но понимаемая как энергетическая система. При биогеоценологическом подходе, в соответствии с учением Сукачева (1948а, б, 1955), фа́цию исследуют с точки зрения обмена веществ между организмами и абиотической средой, трансформации энергии и ее перемещения внутри фа́ции. По поводу этого высказывания Сочавы прежде всего надо заметить, что замечание Наливкина о включении в фа́цию биоценоза, биотопа и осадочной породы должно рассматриваться, как мы указали выше, в том смысле, что в момент образования фа́ции она связана с определенным биоценозом и биотопом. Это следует из всего капитального сочинения Наливкина (1956) и из других упомянутых выше геологических работ.

Далее, вряд ли целесообразно именовать одно и то же явление природы различно в зависимости от того, с каких точек зрения его рассматривать — с географической (хорологической) точки зрения или как энергетическую систему. Название явлению, естественно, следует дать одно, но рассматривать и изучать его можно и необходимо с разных сторон.

В. Б. Сочава пишет: «Территориально биогеоценоз и элементарная экосистема — это та же физико-географическая фа́ция, но трактуемая в других аспектах. Представление о физико-географической фа́ции более универсально, обязывает к анализу взаимоотношений не только между био-

тическим и абиотическим компонентами комплекса, но и к изучению связей в пределах абиотической фации» (1961, стр. 7). Однако это представление неверно. Как подчеркивалось всегда при изложении учения о биогеоценозах, для биогеоценологии взаимодействия всех компонентов принципиально равноценны (в частности, и между абиотическими компонентами биогеоценоза) и они должны быть изучаемы в равной мере.

Вообще же надо заметить, что понятие фация даже у тех географов, которые ее рассматривают, как элементарную, далее якобы неделимую единицу в ландшафтоведении, не вполне равнозначно и не вполне одинакового объема; чаще всего оно более широкое, чем биогеоценоз. Но в представлении Сочавы, особенно судя по его последним работам, фация идентична биогеоценозу и пути и методы ее изучения таковы же, как и для биогеоценоза.

Насколько у самих географов, придерживающихся термина фация, понятие о ней неопределенно, может служить примером работа В. И. Прокаева (1961), который, отметив, что фацию обычно определяют как наименьший ландшафтный комплекс, сложенный одной и той же горной породой, обладающий однообразным микроклиматом, одним видом почвы и одним биогеоценозом (Соляцев, 1949; Калесник, 1959, и др.), указывает, что это определение имеет ряд недостатков, затрудняющих однозначное выделение фации на местности. Во-первых, то, что используются «элементарные частные комплексы, содержание которых в соответствующих науках еще нельзя считать установившимися» (например, фитоценоз). Во-вторых, то, что это определение ориентирует исследователя фактически на полную однородность природных условий в пределах фации, что, по мнению Прокаева, не соответствует действительности. В качестве примера приводится низкая пойма одной речки на Среднем Урале, которая, по его мнению, никак не выше по своему таксономическому рангу фации, хотя на ней имеются участки, различные по растительности и почве, и даже старицы. В-третьих, то, что в пределах фации могут не совпадать границы частных комплексов (в смысле отдельных компонентов фации.— В. С.). В-четвертых, по мнению Прокаева, это определение применимо лишь для коренных фаций (стр. 17, 18).

Хотя Прокаев и не дает вполне четкого определения понятия «фация», но из сказанного, а также и из того, что в пределах фации (фации 1-го порядка) он находит возможным выделять еще фации 2-го, а иногда даже 3-го порядка, следует, что он фацию понимает в ряде случаев шире, чем это делают некоторые другие географы (например, В. Б. Сочава). Во всяком случае ясно, что «фация», в смысле Прокаева, далеко не всегда совпадает с «биогеоценозом».

Термин фация был предложен в ботанике еще С. И. Коржинским (1888) в очень широком смысле (например, фация хвойных лесов). В более позднее время в западноевропейской литературе фацией называли незначительные варианты растительной ассоциации. Вообще термин фация употребляли и употребляют в самых различных смыслах. В последнее время его пытаются использовать и в почвоведении. Однако здесь (Иванова Е. Н. и Розов, 1959; Горшенин, 1960) понимание фации очень широкое, например центральная черноземная фация охватывает черноземную полосу Западной Сибири и Европейской части СССР с разнообразными климатическими условиями, растительностью и животным миром.

В последнее время, когда некоторые наши географы настойчиво предлагают применять слово «фация» в узком ландшафтоведческом смысле, ботаник Б. П. Колесников (1956) снова возвращается к широкому пониманию этого термина.

Впрочем, и географами выражение «фация» применялось в очень широком смысле. Так В. М. Четыркин, предлагая свою классификационную систему ландшафтов для районирования Средней Азии, пишет: «Начнем

анализ с одной из верхних ступеней нашей таксономической системы — геофации. Последняя для группы макроландшафтов является основной единицей» (1960, стр. 95). Четыркин в пределах почти всей Средней Азии различал всего три геофации: 1) Туранская, 2) Джунгаро-Тянь-Шанская и 3) Центрально-Казахстанская.

Была высказана также мысль, что так как иногда один и тот же термин в различных областях знаний имеет разное значение, то и термин фация может пониматься по-разному в ландшафтоведении, в геологии, в фитоценологии, в почвоведении. Вообще это нежелательно. В крайнем случае допустимо, но лишь тогда, когда эти области знания далеки между собой. В рассматриваемом же случае, когда указанные области знания тесно связаны между собой и в известной части соподчинены, применение одного и того же термина в разных смыслах никак нельзя признать целесообразным.

Насколько удобно выражение «биогеоценоз», говорит и то, что А. Г. Исаченко, придерживаясь для низшей таксономической единицы термина «фация», все же счел более удобным для себя заявить, что «биогеоценотические» изменения лесной растительности чрезвычайно многообразны (1953, стр. 116), а говоря о фитокультурных ландшафтах Ю. П. Бялловича, отметил, что в данном случае «точнее нужно было бы сказать — фитокультурного биогеоценоза», и вообще отметил, что это — «категория комплекса скорее биогеоценотического порядка, нежели ландшафтного» (стр. 145 и 146).

Ф. Н. Мильков (1959, стр. 48), также соглашаясь, что термин фация не пригоден для обозначения рассматриваемого нами понятия и подчеркивая его применение в очень разнообразном значении, в частности его широкий геологический смысл, считает, что термин биогеоценоз «несомненно, в большей степени может нас удовлетворить». Но его смущает только «трехэтажность» этого выражения. Поэтому он рекомендует вернуться к термину «геоценоз» (которым и я ранее пользовался), считая его тем более удачным, что термин биогеоценоз трудно применять к территориям осыпей, развееваемых песков, почти лишенным растительности пустынь, паровому вспаханному полю и т. п., где нельзя различать биогеоценозы, поскольку там нельзя выделить фитоценозы.

В свое время я предложил заменить термин «геоценоз» термином «биогеоценоз» для того, чтобы подчеркнуть ту большую роль, какую играют живые организмы в этом комплексе, имея в виду и фито- и зоо- и микробиоценоз, т. е. биоценоз в целом. Хотя я и писал, что границы биогеоценоза, как правило, определяются границами фитоценоза, но в то же время отмечал, что в некоторых случаях на первое место в этом комплексе выдвигаются другие его компоненты. В тех случаях, когда на территории нет во все высших растений, все же обычно имеются микроорганизмы, а также часто низшие животные. Поэтому термин «биогеоценоз» и в данном случае будет уместен. Термин «геоценоз» в крайнем случае можно было бы сохранить лишь для таких мест, где действительно нет никаких организмов, а следовательно и почвы, т. е. для только что вышедших на дневную поверхность участков горной породы, не успевших еще заселиться никакими организмами, в том числе и микроорганизмами. Такое состояние поверхности горной породы встречается очень редко и во всяком случае существует короткое время. Его можно рассматривать лишь как самое начало формирования, «эмбрион» биогеоценоза.

«Трехэтажность» этого термина вряд ли представляет какие-либо серьезные неудобства. Ведь мы охотно пользуемся термином «биогеохимия», также «трехэтажным».

В последнее время Н. А. Солнцев характеризует фацию так: «Фация, как известно, представляет самый простой природный территориальный комплекс. Она располагается на одном из элементов мезорельефа, хотя и

не всегда целиком его занимает». «К фациям, как известно, относятся такие комплексы, на всем пространстве которых сохраняются одинаковая литология поверхностных пород и одинаковый характер увлажнения. Они имеют один микроклимат, одну почвенную разность и населены одним биоценозом (фито- и зооценозом)» (1961, стр. 53—54). В подстрочном примечании он пишет: «В последнее время некоторые ландшафтоведы, игнорируя основной признак фации — однообразие всех ее компонентов, называют фациями гораздо более крупные и сложно устроенные природные территориальные комплексы, состоящие по существу из нескольких фаций. Проведав это, они пытаются доказать, что признаком фации не может служить однообразие всех ее компонентов». Этот прием он резко осуждает. Однако далее он пишет: «Если мы представим себе в лесной зоне совершенно ровную поверхность, сложенную моренным суглинком и занятую разновозрастным ельником, то все это пространство с ландшафтной точки зрения будет одной фацией». «Если на половине этого пространства лес будет вырублен, то фациальные условия на вырубке заметно изменятся». Поэтому он предлагает различать две категории фации: 1) коренные и 2) производные.

По поводу этих высказываний Солнцева можно отметить следующее. Если считать, что термин фация является синонимом термина биогеоценоз, как это делают Солнцев и некоторые другие наши ландшафтоведы, то не всякий разновозрастный ельник на ровной поверхности, сложенной моренным суглинком, обязательно будет представлять одну фацию (биогеоценоз). В силу разных причин при данных условиях существовать могут и ельник-кисличник без подлеска и ельник липовый с подлеском из липы, которые будут представлять собой разные фации (биогеоценозы). С другой стороны, разновозрастность далеко не всегда необходимый признак одной фации. Ясно, что Солнцев недостаточно точно определяет понятие «фации». Несколько странное впечатление производит его предложение различать указанные две категории фации как нечто новое. Забегая несколько вперед, надо сказать, что уже давно лесоведы и геоботаники различали и характеризовали коренные и производные типы леса, лесные ассоциации и лесные биогеоценозы. Эти понятия имеют более чем полувековую давность; к ним только не применялось название «фация».

Нельзя не обратить внимание далее на следующие рассуждения Солнцева. Отмечая, что иногда в природе встречаются промежуточные единицы между фацией и урочищем, которые некоторыми ландшафтоведями именовались «формациями», он пишет: «Термин „формация“... на наш взгляд, мало удачен. Будучи заимствован у геоботаников, он в то же время весьма далек от того содержания, которое ими используется в применении к растительным формациям, и потому географические „формации“ и геоботанические формации не могут быть увязаны между собой — они обозначают слишком разные вещи» (стр. 55). Здесь Солнцев делает подстрочное примечание: «На этом примере видно, как осторожно и вдумчиво надо подходить к выбору ландшафтных терминов...» С такими высказываниями Солнцева можно вполне согласиться. Но тогда возникает вопрос, почему же он пользуется термином «фация», когда этот термин, как мы видели, и в геоботанике, и в почвоведении, и в геологии имеет различное значение.

В последнее время В. Б. Сочава, стремясь уточнить понятие «ландшафт», пишет, что «ландшафт — это сложная система фаций, образующих внутри ландшафта территориальные сочетания, динамические и разного рода факториальные ряды. Иначе говоря, — это целое, представляющее единство закономерно расположенных и находящихся во взаимной связи частей» (1962, стр. 16). «Ландшафт, будучи основной таксономической единицей географической среды, в равной степени является категорией систематики природных комплексов и районирования территории». «Виды и роды ландшафтов в пределах физико-географической области представ-

ляют ступени ландшафтной классификации, для которой понятие о ландшафте является основным. Еще большее значение имеет это понятие для построения системы более дробных категорий географической среды, поскольку элементарные ее подразделения — фации — классифицируются внутри ландшафтов». «Когда мы говорим о той или иной фации, то имеем в виду обобщенное представление о совокупности однородных (но не тождественных) участков, на которых известен соответствующий природный комплекс». «В таком понимании фация представляет собой тип элементарного физико-географического (ландшафтного) комплекса, но выражение „тип фации“ является излишним». «Фации объединяются в группы фаций — категории ландшафтной классификации более высокого ранга» (стр. 20, 21). «Фация — это своеобразного рода молекула географической среды» (стр. 17). Учение о фациях Сочава предлагает назвать «молекулярной географией».

Из этих хотя и не вполне ясно высказанных представлений о «фации» можно видеть, что Сочава, как и раньше, в сущности отождествляет ее с биогеоценозом, не показывая, однако, почему столь различно понимаемый термин «фация» он предпочитает вполне определенному термину «биогеоценоз». Нельзя согласиться с Сочавой и в том, что понятие «фация» можно употребить и в смысле «тип фации». Еще Г. Ф. Морозов ясно показал, что в теоретическом отношении и для использования в практике лесной типологии важно различать понятия «насаждение» и «тин насаждения». В нашей отечественной геоботанической литературе принято целесообразным и стало общепринятым пользоваться понятиями «растительное сообщество» («фитоценоз»), как конкретная однородная на известном протяжении совокупность растений, и «тип растительных сообществ» («тип фитоценозов», «растительная ассоциация»), как обобщенное понятие, объединяющее растительные сообщества, фитоценозы, однородные по всем своим специфическим признакам. То же принято и в отношении понятий «биогеоценоз» и «тип биогеоценозов», на чем более подробно мы остановимся ниже. Во всех этих случаях «типы» являются первой (низшего ранга) классификационной единицей этих природных объектов, подобно тому, как в систематике растений вид как основная таксономическая единица объединяет однородные растительные организмы. То же, конечно, должно быть и при изучении «фаций», хотя пользоваться этим термином, как уже было показано, нецелесообразно.

Чтобы закончить рассмотрение вопроса о том, какой из предложенных терминов для основной единицы земной поверхности можно рекомендовать для употребления, надо еще отметить, что хотя термины являются условными выражениями, однако все же предпочтителен тот из них, который подчеркивает сущность понятия.

Поэтому нельзя рекомендовать пользоваться термином «фация» для наиболее элементарного подразделения ландшафта взамен выражения «биогеоценоз». Из всех многочисленных выше приведенных наименований для этой таксономической единицы «фация» наиболее неудачно. Его дальнейшее применение будет вносить большую путаницу и тормозить развитие и ландшафтоведения, и биогеоценологии. Его надо оставить только в геологии, где этот термин широко применяется и не имеет синонимов.

Неоднократно высказывалась мысль, что раз биоценоз представляет единство со средой, то нет надобности вводить особый термин «биогеоценоз», а надо понимать биоценоз в этом последнем смысле. В сущности, выражение Г. Ф. Морозова «биоценоза» и понималось им в таком смысле. Это же мнение высказал также А. П. Петров (1947). П. Д. Ярошенко (1953) вначале не склонен был признать целесообразность представления о биогеоценозе, но впоследствии вполне присоединился к мнению о необходимости разрабатывать это учение. В своей книге «Геоботаника» (1961) он посвятил ряд страниц выяснению этого понятия и отношению его к другим

близким понятиям, а также высказал мнение о том, что термин биоценоз надо сохранить только за сообществом организмов. Против этой точки зрения высказался ряд зоологов (Беклемишев, 1931; Кашкаров, 1945, и др.). Особенно же подробно развили эту мысль К. В. и Л. В. Арнольди (1962, 1963). На этой статье, во многих отношениях очень интересной и важной, необходимо остановиться несколько подробнее.

Авторы, отмечая, что представление о биогеоценозе является прочной теоретической основой подразделения «пленки жизни» нашей планеты, которую В. Н. Беклемишев назвал «геомеридой», дают следующее определение биогеоценоза: «Биогеоценоз — это такая группировка организмов, которая в конкретных условиях географической среды и во взаимодействии с нею способна существовать, поддерживая свою целостность на основе жизнедеятельности некоторой обычно преемственной от поколения к поколению группы растений — автотрофов и жизнедеятельности ряда поколений связанных с ней других компонентов, без обязательного привнесения извне органической материи, почвы, зачатков растений и животных и т. д.» (1963, стр. 166). Развивая далее это определение, авторы пишут: «Хотя биотоп (или условия неживой среды) может условно анализироваться отдельно от растений и животных биоценоза, но по самому существу он немалозначим без биоценоза, как биоценоз немалозначим без биотопа». «Представление о единстве биотопа и биоценоза становится все более распространенным в нашей литературе; они методологически правильны, так как вне этого единства вообще не существует целостных группировок растений, микроорганизмов и животных, а есть только или искусственное и чисто механическое объединение каких-то организмов или же отдельные ценологические связи или звенья, выделенные из целого». «Все эти соображения говорят в пользу возможности и даже целесообразности, как нам кажется, употребления вместо термина биогеоценоз более простого и привычного термина биоценоз, или ценоз, если всегда понимать под ним то, что вкладывается В. Н. Сукачевым в его термин, хотя автор (1960) и возражает против такого объединения» (стр. 168).

Однако следующим абзацем авторы, в сущности, показывают, как трудно обойтись без термина биогеоценоз. В этом абзаце авторы пишут о «среде биоценоза», имея в виду при этом и ту среду, которая называется ими внутренней (т. е. то, что ботаники называют «фитосредой») и которая входит целиком в биогеоценоз как его компонент. Они и далее нередко говорят отдельно о биоценозе и его внутренней среде, чего, конечно, нельзя делать, если рассматривать биоценоз как синоним биогеоценоза. Если обратить внимание на приведенное выше определение биогеоценоза, данное К. В. и Л. В. Арнольди, то в нем прямо говорится, что биогеоценоз — это группировка организмов, которая находится во взаимодействии с условиями среды. Но ведь биогеоценоз, как это всегда подчеркивалось, не группировка организмов, а комплекс организмов и среды их обитания. Организмы (растения, животные и микроорганизмы) лишь компоненты того единства, в которое входят столь же равноправными компонентами атмосфера, горная порода, почва и гидрологические условия участка земной поверхности, занимаемого данным биогеоценозом. Поэтому между представлением о биоценозе К. В. и Л. В. Арнольди (приравниваемым ими неправильно к биогеоценозу) и нашим есть принципиальная разница.

То правильное соображение, высказанное авторами, что биоценоз не мыслим без биотопа и биотоп без биоценоза, еще не свидетельствует о том, что мы не можем говорить отдельно о биоценозе и о биотопе, описывая биогеоценоз. Уже представление о биотопе вызывает необходимость иметь особое представление и о биоценозе. Это хорошо видно из всей статьи авторов. Даже тогда, когда мы имеем целостный организм, у которого зависимость частей и органов друг от друга и от целого еще сильнее, чем у биогеоценоза, мы рассматриваем особо их взаимосвязи.

Примерно этой точки зрения держится Г. А. Викторов (1962), который отмечает, что понятие «биогеоценоз» не относится к области биологии, так как в нем «в качестве равноправных членов вступают и биотические и абиотические факторы».

Указанная выше принципиальная разница между биоценозом К. В. и Л. В. Арнольди и нашим биогеоценозом имеет большое значение — не только теоретическое, но и сугубо практическое. Во многих случаях только равно изучая все компоненты биогеоценоза, можно наметить на научной основе его наиболее полное и рациональное народнохозяйственное использование. Более 10 лет тому назад была составлена «Предварительная программа стационарных комплексных биогеоценологических исследований» (сборник «Землеведение», вып. 3, 1950). Для нынешнего времени она, конечно, устарела, но и по ней можно видеть, что уже тогда подход к изучению биогеоценозов был иной, чем к биоценозу, независимо от того, в какой степени признается зависимость биоценоза от среды его существования.

Все эти соображения дают основание считать, что, наряду с понятием о биоценозе, могут и должны существовать представления и о фито-, зоо- и микробоценозах¹, хотя К. В. и Л. В. Арнольди, как и некоторые другие зоологи, считают неправильным говорить об этих отдельных ценозах, так как они взаимосвязаны и образуют единый организменный комплекс — биоценоз. В таком же положении находятся и другие компоненты биогеоценоза, например атмосфера и почва. Однако никто не будет отрицать необходимость отличать как самостоятельные компоненты биогеоценоза и почву и атмосферу. Когда мы изучаем и анализируем биогеоценоз, нам не обойтись без наименований его отдельных компонентов, в том числе и его растительного, животного и микробного населения, которые и целесообразно называть, как это обычно делают ботаники и микробиологи, ценозами. Если важнейшим признаком ценоза мы считаем взаимодействие и взаимосвязь его членов, то и растения между собой, и животные также между собой, и микроорганизмы в биоценозе находятся в определенных взаимоотношениях, при этом эти взаимоотношения носят специфический характер как для растительного, так и для животного и микробного компонентов биогеоценозов. Если животные и микроорганизмы в биогеоценозе чаще всего не так тесно сближены, как растения, то все же они прямо или косвенно в той или иной мере воздействуют между собой.

Если учесть все это, а также и то, что каждый из компонентов биогеоценоза изучается особым разделом наук, требует от исследователя особых знаний и особых методов, то будет совершенно оправданным и необходимым различать в биогеоценозе не только биотоп с его отдельными компонентами (местной атмосферой, местной горной породой, местной почвой и местными гидрологическими условиями), но и биоценоз с его компонентами (фито-, зоо- и микробоценозами). Но их, как и почву, нельзя рассматривать как особые биогеоценозы. Мы это подчеркиваем потому, что Вилли (1964, стр. 135) считает их особой экосистемой. Это еще раз показывает разницу понятий биогеоценоз и экосистема.

В зарубежной литературе, а иногда и в советской для организмов как компонентов экосистемы пользуются выражением «биота»². Вряд ли надо вводить еще и этот термин. К тому же в этом выражении речь идет о живых организмах, но не подчеркивается, что они в совокупности образуют единое целое, ценоз. Поэтому для совокупности всех живых организмов

¹ В последнее время в таком же смысле решительно высказался и Л. И. Номонов (1963).

² В американской литературе применяется еще термин «биом» (biom), в который вкладывают различное содержание. По-видимому, более распространено его понимание как весьма крупного территориального объединения экосистем — тундры, тайги, степи, пустыни и т. п. (Odum E., 1962, p. 384 и след.).

биогеоценоза (растений, животных, микроорганизмов) предпочтительно пользоваться давно уже применяемым термином биоценоз. Поэтому же в биогеоценологии нецелесообразно пользоваться и выражением «живое вещество», которое предложил В. И. Вернадский, рассматривая его с биогеохимической точки зрения.

Может возникнуть вопрос, уместно ли говорить о микробоценозе, поскольку микроорганизмы относятся либо к растениям, либо к животным. Однако и те и другие микроорганизмы играют столь существенную и в то же время своеобразную роль в жизни биогеоценоза и требуют для своего изучения особой методики; поэтому их целесообразно выделить в особый ценоз и рассматривать как особый компонент биогеоценоза.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОНЯТИЯ ЛЕСНОЙ БИОГЕОЦЕНОЗ; ЕГО КОМПОНЕНТЫ И ОСНОВНЫЕ СВОЙСТВА

Резюмируя все то, что было выше сказано о биогеоценозах, можно дать следующее определение этого понятия: *Биогеоценоз — это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействий этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и с другими явлениями природы и представляющая собой внутренне противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении, развитии.*

Н. П. Наумов в сборнике: «Очерк диалектики живой природы» (1963, стр. 123) пишет, что биогеоценоз как выражение тесной и глубокой связи биоценоза со средой представляет собой несомненно единство, в основе которого лежат противоречивость и приспособление к местным конкретным условиям.

Как характерная черта биогеоценоза подчеркивалась также взаимосвязь его компонентов между собой. Хотя выражения «взаимосвязи», «взаимодействия», «взаимозависимости» часто считаются равнозначными (Арманд, 1949) и употребляются как синонимы, однако, по существу, они должны различаться. Не всякое «взаимодействие» есть «взаимосвязь». Деревья, растущие в лесу рядом, взаимодействуют между собой, но считать, что они «взаимосвязаны», строго говоря, нельзя.

Н. В. Тимофеев-Ресовский для отдельного биогеоценоза считает еще характерным то, что внутри этой «биохорологической единицы» «не проходит ни одной существенной биоценологической, геоморфологической, гидрологической, климатической и почвенно-геохимической границы» (1961, стр. 25). С этим дополнением можно вполне согласиться, если под «биохорологической единицей» понимать единицу не биоценологического покрова земли, а биогеоценологического в развитом выше смысле.

Иногда говорят о фитоценозе (а также о биоценозе и биогеоценозе) как о целостной биологической системе, подобно тому, как говорят и об организме как целом. Это нельзя признать правильным. Под целостной биологической системой следует понимать такую систему, у которой слагающие ее части не имеют самостоятельного значения, не могут самостоятельно существовать и выполнять свои функции вне данной системы. Эта специфическая черта и свойственна организму. Она отсутствует у фитоценоза, биоценоза и у биогеоценоза. Многие слагающие их части, будучи выделены из них, могут, как правило, существовать и выполнять свои основные жизненные функции, хотя и изменяют их в зависимости от свойств окружающей среды их существования. Но фитоценоз, как и биоценоз, и биогеоценоз, представляет собой типичные диалектические, внутрипротиворечивые единства.

Под лесным биогеоценозом мы будем понимать 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. Тот раздел био-

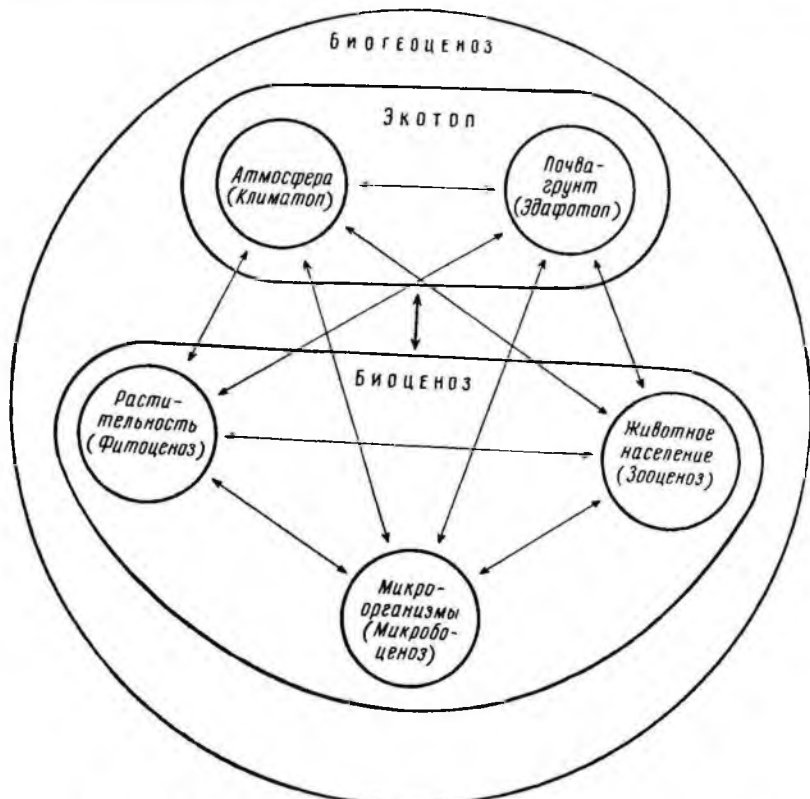


Рис. 1. Схема взаимодействий компонентов биогеоценоза

геоценологии, который изучает лесные биогеоценозы, будем называть *лесной биогеоценологией*.

На помещенном здесь рисунке (рис. 1) схематично показаны направления главнейших взаимодействий компонентов леса, которые включают в себя всю *растительность* (деревья, кустарники, кустарнички, травы, мхи, лишайники, водоросли, грибы), *животный мир*, населяющий лес (млекопитающие, птицы и другие позвоночные, насекомые, черви, моллюски и другие беспозвоночные), *почву и подпочвенные слои горной породы* на ту глубину и *атмосферу* на ту высоту над поверхностью почвы, на которые простирается взаимное влияние их на другие компоненты леса. Ввиду того, что микроскопически мелкие организмы (растения и животные) как по методам их изучения, так и по взаимодействию с другими компонентами леса очень специфичны, *микроорганизмы* (бактерии, грибы, актиномицеты, инфузории, амёбы и др.) целесообразно, как это было сказано выше, рассматривать как особый компонент леса, *микробиоценоз*.

Взаимодействие этих шести компонентов леса очень разнообразно и сложно. И так как все взаимодействия компонентов между собой связаны

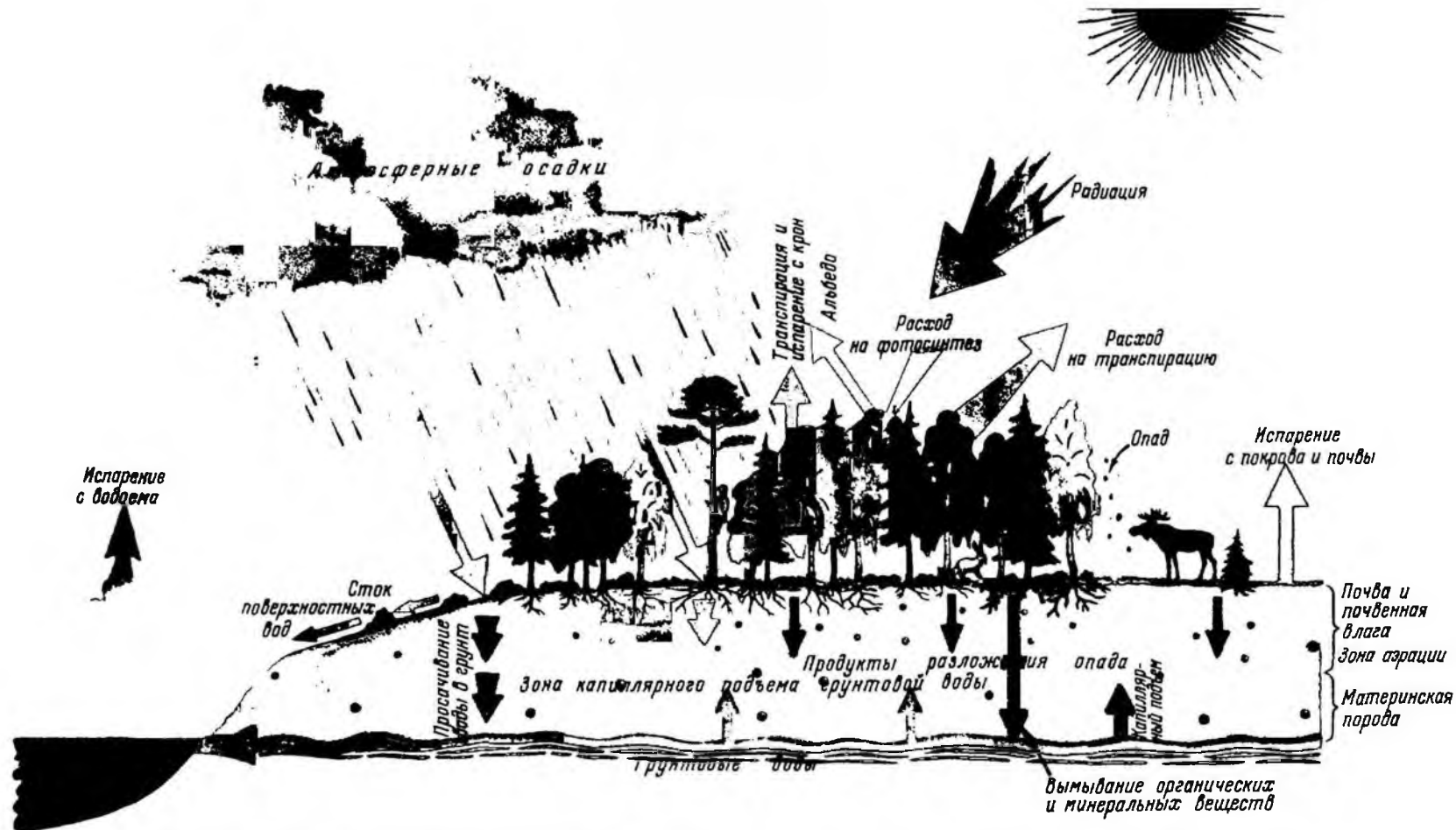


Рис. 2. Схема взаимного влияния лесного фитоценоза и условий среды (по А. А. Молчанову и Н. В. Дыллеу)

и взаимообусловлены, то чем полнее и глубже они выяснены, тем более уверенно будет лесное хозяйство ими управлять, к чему в значительной степени и сводятся лесохозяйственные мероприятия в лесу. Поэтому содержание лесной биогеоценологии охватывает знание всех свойств компонентов леса, определяющих их взаимодействия, и установление закономерностей, управляющих этими последними и развитием лесных биогеоценозов в целом (рис. 2).

Ниже будут рассмотрены в особых главах более подробно различные стороны жизни леса, или, иными словами, будет сделана попытка на основании имеющихся ныне достижений науки охарактеризовать компоненты леса с этой точки зрения и показать главнейшие взаимоотношения и взаимосвязи между ними. Сейчас отметим только следующее. Древостой и другая высшая растительность все время находятся в зависимости от почвы, атмосферы, животного мира и микроорганизмов. Химический состав почвы, ее влага и физические свойства влияют на рост, развитие древесных пород, на их плодоношение, на технические свойства древесины, на возобновляемость их, на рост и развитие всей другой растительности. Вся растительность, в свою очередь, в сильной степени воздействует на почву, определяя главным образом качество и количество органического вещества в почве, влияя на физические и химические ее особенности. Между почвой и растительностью все время происходит перекачивание минеральных веществ из различных горизонтов почвы в надземные части растений, а затем возвращение их в почву в виде растительного опада. Таким образом, происходит перераспределение минеральных веществ почвы по горизонтам. Этот процесс обычно называют биологическим круговоротом веществ, хотя и не всегда вкладывают в это выражение вполне одинаковое содержание. Целесообразно придерживаться понимания, сформулированного Н. П. Рemezовым, Л. Е. Родиным, Н. И. Базилевич (1963), которые дают также очень удачно составленные методические указания к изучению этого процесса. Они пишут: «Под биологическим круговоротом понимается поступление элементов из почвы и атмосферы в живые организмы; превращение в них поступающих элементов в новые сложные соединения и возвращение их в почву и атмосферу в процессе жизнедеятельности с ежегодным опадом части органического вещества или с полностью отмершими организмами, входящими в состав биогеоценоза». Говоря в данном случае о круговороте веществ, надо иметь в виду в некоторой степени неточность этого выражения. Полного круговорота всех веществ в пределах биогеоценоза обычно не происходит. Некоторая часть веществ всегда уходит не только из данного биогеоценоза, но и вообще из фитосферы, а часть живых веществ в биогеоценоз поступает со стороны.

Очень важной стороной биологического круговорота вещества является то, что он неразрывно сопровождается процессом передачи и превращения энергии, баланс которой при этом крайне важно учитывать.

Этот вопрос, вообще еще очень мало разработанный, относительно более освещен у гидробиологов, изучающих водные биогеоценозы. В частности, в этом отношении имеют большое значение труды Г. Г. Винберга, в которых он термин «экосистема» применяет в смысле биогеоценоза. Он совершенно справедливо пишет: «Знание интенсивности обмена компонентов экосистемы, их биомасс и коэффициентов использования энергии пищи на рост дает возможность количественно характеризовать скорость биотического круговорота, степень обратимости его, фактическую и потенциальную продуктивность и тип экосистемы. Только количественно выразив соотношения между компонентами экосистемы, получаем возможность различить, в каких случаях определенное звено пищевой цепи или трофический уровень ограничивается энергетическими ресурсами при полном их использовании и в каких случаях степень развития данного трофического уровня при наличии достаточной энергетической базы ограничивается другими

факторами, что имеет первостепенное значение для определения путей управления экосистемами» (1962, стр. 15) (См. также работы гидробиолога В. С. Иевлева, 1962 и др.).

На энергетическую сторону биологического круговорота вещества в водных биогеоценозах в последнее время большое внимание обращается и в зарубежной литературе. Но в этом отношении, в сущности, мало еще сделано для лесных биогеоценозов. Это, в частности, хорошо, видно хотя бы из известного руководства по экологии Одум (Odum E., 1962), хотя в нем говорится о важности изучения энергетического баланса экосистем. Поэтому насущной очередной задачей лесной биогеоценологии является разработка методики изучения энергетической стороны «биологического круговорота» вещества в лесных биогеоценозах и проведение таких исследований в разных типах их.

В этом процессе играют особо важную роль опад и так называемая лесная подстилка, т. е. накапливающийся на поверхности собственно почвы слой из остатков листьев, ветвей, коры, плодов и других частей растений. В лесной подстилке происходят разрушение и минерализация этих растительных остатков.

Огромную роль играет растительность также в водном режиме почвы, поглощая влагу из определенных горизонтов ее и отдавая затем в атмосферу путем транспирации, влияя на испарение воды с поверхности почвы, воздействуя на поверхностный сток воды и на подземное ее перемещение. Влияние растительности на почвенные условия зависит от состава растительности, ее возраста, высоты, мощности и густоты.

Хотя вода издавна рассматривается как важнейший экологический фактор и хотя воздействие на нее растительности изучается давно, но С. Д. Муравейский (1948) обратил особое внимание на то, что при определении значения этого фактора обычно недооценивается роль водного стока (как поверхностного, так и подземного), который особенно важен тем, что только им в основном обеспечивается растительность как водой, так и зольными биогенными элементами, а следовательно, и регулируется ее распределение. В то же время растительность, особенно лесная, сильнее всего влияет на все формы стока воды.

Не менее сложные взаимодействия наблюдаются между растительностью и атмосферой. Если рост и развитие растительности зависят от температуры, влажности воздуха, его движения и состава, то, в свою очередь, состав, высота, ярусность и густота растительности влияют на эти свойства атмосферы.

Надо еще отметить, что в этом отношении какой-либо природный фактор, кажущийся маловажным, может играть в биогеоценозе большую и разностороннюю роль. Так, например, из атмосферных факторов часто недооценивают влияние ветра на охлестывание ветвями крон деревьев. М. И. Сахаров (1947) показал, что межкронное и внутрикронное охлестывание существенно влияет на формирование крон деревьев, на продуктивность и технические качества стволов, на развитие корневых систем, на состояние здоровья деревьев, а следовательно, на устойчивость против вредителей деревьев и на их плодоношение, а уменьшая сомкнутость, глубину и густоту полога, вносит существенные изменения в фитоклимат, в подстилку и в почвенные процессы, что в конечном результате отражается на развитии подпологовой флоры и фауны.

Каждый биогеоценоз имеет свой климат, микроклимат, называемый иногда фитоклиматом, под которым понимаются те свойства атмосферы, которые изменены самой растительностью.

Не менее тесна взаимосвязь растительности с животным миром, населяющим данный биогеоценоз. Животные в процессе своей жизнедеятельности многосторонне влияют на растительность как непосредственно, питаясь ею, вытаптывая ее, строя в ней или при помощи ее свои

жилища, убежища, содействуя опылению цветков и распространению семян или плодов, так и косвенно, изменяя почву, удобряя ее, разрыхляя, вообще меняя ее химические и физические свойства, а в некоторой степени влияя и на атмосферу.

Зоологи, занимающиеся биоценозами, давно уже анализируют так называемые цепи питания организмов, в соответствии с этим говорят о так называемом правиле пирамид чисел, сформулированном Ч. Элтоном (1927), которому Алли (Allee, Park et al., 1949) придал универсальное значение. Викторов (1960, стр. 403) из этого правила делает важный общий биогеоценотический вывод, что потребляемые организмы обладают большей биомассой, чем их потребители; без такого отношения биоценоз не мог бы устойчиво существовать. Вообще биогеоценозы, как правило, состоят из четырех категорий взаимодействующих слагаемых: 1) абиотической части, 2) продуцентов — аутотрофных организмов, создающих органическое вещество, 3) консументов (потребителей органического вещества) — макроконсументы, гетеротрофные организмы, главным образом животные, 4) редуцентов (микроконсументы, сапробы и сапрофиты) гетеротрофных организмов, главным образом бактерий и грибов (Odum E., 1962).

Исключительно важны взаимодействия между растительностью и микроорганизмами. Помимо того, что микроорганизмы (бактерии, грибы, вирусы и др.) часто являются паразитами высших растений, очень велика их роль в почве. Не считая даже клубеньковых бактерий, живущих на корнях бобовых и некоторых других растений, которые усваивают свободный азот, используемый затем высшими растениями, различные другие микроорганизмы своими выделениями в почву, своим участием в разложении органических веществ, в поглощении некоторых газообразных веществ атмосферы и в превращении веществ в почве вообще оказывают то положительное, то отрицательное влияние на рост и развитие высших растений. С другой стороны, корневые выделения высших растений столь влияют на микробное население почвы, что в ризосферах высших растений, в зависимости от вида растений, состав этого населения очень варьирует.

Вместе с тем микроорганизмы прямо или косвенно находятся во взаимодействии с животными, как позвоночными, так и беспозвоночными.

Давно было известно, что в растительном сообществе, помимо микроорганизмов, все прочие растения также находятся во взаимодействии, которое очень разнообразно. В лесном сообществе это взаимодействие особенно многогранно и сложно. Взаимоотношения между растениями (у цветковых и высших споровых растений) осуществляются либо через непосредственное влияние одних на другие (паразитизм, например, омелы на сосне, липе и др.), через срастание корней, которое позволяет использовать питательные вещества корневой системы одного растения другим, через охлестывание и повреждение ветвями одного дерева другим, например ели березой, непосредственным давлением корневых систем и т. п., либо через другие организмы (микроорганизмы, животные), либо через выделение веществ (жидких, газообразных и твердых) надземными и подземными частями, действующих положительно или отрицательно на другие растения, либо через конкуренцию корневых систем из-за воды и минеральных веществ. Часто уже одно только сближение надземных частей вызывает то или иное влияние одних растений на другие через изменение условий среды их произрастания, например наблюдается ослабление действия ветра, защита от ветровала и бурелома, изменяются условия освещения, водный режим растений и пр. Наконец, накапливающаяся из отмирающих и опадающих остатков растений (листьев, ветвей, плодов, семян и т. п.) лесная подстилка, которая влияет, как было сказано выше, на растения не только косвенно через изменение почвенных процессов, но и создает особые условия для прорастания семян и развития всходов. Таким образом, эти взаимные влияния растений могут иметь то благоприятный для их роста и раз-

вития характер, то неблагоприятный. В первом случае условно говорят о «взаимопомощи», во втором случае о «борьбе за существование» между растениями в широком, дарвиновском смысле, или о конкуренции. Само собой разумеется, что все эти взаимовлияния между организмами в биоценозе в то же время играют большую роль и в биогеоценозе в целом. Они могут наблюдаться между особями как разных видов, так и одного и того же вида, т. е. могут быть как межвидовыми, так и внутривидовыми.

По роли растений в фитоценозах С. А. Ильинская (1963, стр. 9), используя и дополняя классификацию фитоцено типов, предложенную Г. И. Поплавской (1924) и В. Н. Сукачевым (1926), дает следующее их подразделение: 1) эдификаторы — растения, наиболее активно и глубоко трансформирующие факторы среды существования растений и создающие специфическую внутреннюю ценосреду; 2) спутники — растения второстепенных, подчиненных структурных образований; 3) деструкторы — виды, которые по своим эколого-фитоценоотическим свойствам противоположны спутникам: они мирятся с обстановкой, созданной эдификаторами. По своему ценогенетическому значению деструкторы могут быть прогрессивными и регрессивными. Прогрессивные деструкторы зачастую играют роль разрушителей существующих сообществ. Регрессивные деструкторы — виды, сохранившиеся в данном сообществе от прежних стадий ценогенеза; 4) нейтральные виды, существенной роли в ценообразовании не играющие. Их присутствие в сообществе случайно. Эта классификация видов имеет и биогеоценоотическое значение.

Не только растительность взаимодействует с другими компонентами биогеоценоза, но и эти последние взаимодействуют друг с другом. Климатические условия (атмосфера) влияют на почвообразовательный процесс, а почвенные процессы, определяя так называемое дыхание почвы (выделение углекислоты и других газов), изменяют атмосферу. Почва влияет на животный мир, не только ее населяющий, но косвенно и на весь остальной. Животный же мир воздействует на почву. Еще В. В. Докучаев в число почвообразователей помещал и животных. Микроорганизмы своей деятельностью в почве разрушают одни соединения, органические и неорганические, и создают новые вещества, в том числе и газообразные, чем влияют на атмосферу, животный мир, и, как сказано было выше, и на растительность. Можно было бы еще более углубиться во взаимоотношения компонентов биогеоценоза, но и сказанного достаточно, чтобы видеть, как они разнообразны. Взаимоотношения эти носят двойкий характер: непосредственный (прямой) и косвенный. Косвенное взаимодействие всегда имеется именно потому, что все компоненты между собой взаимосвязаны, взаимообусловлены.

Однако надо учесть еще и то, что каждый из названных компонентов биогеоценоза, в свою очередь, представляет сложное явление, все составные части и свойства которого взаимодействуют между собой.

Все рассмотренные выше взаимодействия компонентов лесного биогеоценоза, как и всякого другого биогеоценоза, выражаются, как это было отмечено выше, в обмене веществом и энергией между ними. Основной источник энергии солнечная энергия, а зеленая растительность выступает как ее аккумулятор. Через растительность эта энергия поступает в другие организмы и в почву. Кроме того, и тепловая энергия непосредственно и косвенно влияет на процессы как в живых, так и в абиотических компонентах.

Вместе с тем каждый биогеоценоз так или иначе влияет на другие биогеоценозы, и вообще явления природы, соседние с ним или в той или иной мере удаленные от него. Обмен веществом и энергией происходит не только между компонентами данного биогеоценоза, но и между ними и другими явлениями природы. Если зеленые растения служат, в основном тем аппаратом, который аккумулирует энергию, получаемую от солнца, то эти же

растения, а особенно животные и незеленые растения, ее освобождают. Эти основные процессы сопровождаются различными другими процессами превращения вещества и энергии и обменом ими между компонентами биогеоценоза.

Атмосфера, материнская горная порода, вода атмосферы, почвы и подпочвы являются как бы первичным материалом данного биогеоценоза, а растения, животные и микроорганизмы по преимуществу служат трансформаторами и аппаратами обмена веществ и энергии. Но совершенно особое значение имеют почва и лесная подстилка. Они суммируют в себе, как было показано выше, результаты сложного биогеоценозического процесса и представляют собой наглядное и наиболее полное выражение итогов деятельности этих процессов.

Конечно, это лишь схема биогеоценозического процесса, отражающая основные функции компонентов биогеоценозов. В действительности каждый из этих компонентов (атмосфера, живые организмы, почва, лесная подстилка, а часто и подстилающая их горная порода) в той или иной мере является и материалом для биогеоценозического процесса, и трансформатором, и обменным аппаратом и суммарным выразителем этого процесса (Вернадский, 1927, 1940; Перельман, 1961).

С этой точки зрения представляют очень большой интерес данные, сообщаемые Е. М. Лавренко, В. Н. Андреевым и В. Л. Леонтьевым (1955) о валовой массе надземной растительности и годичном приросте этой массы (в воздушно-сухом состоянии) у различных растительных ассоциаций плакорных местообитаний Европейской части СССР. Если валовая масса травянистых или кустарниковых ассоциаций исчисляется десятками центнеров на гектар (например, луговая степь 15 ц/га, березково-зеленомошная тундра 73 ц/га), то для лесных ассоциаций она выражается в тысячах центнеров (например, зеленомошный черничный ельник средней тайги 1300 ц/га, дубрава семенного происхождения 2600 ц/га). Годичный прирост надземной массы в воздушно-сухом состоянии в центнерах на гектар для тех же ассоциаций выражается в следующих цифрах: луговая степь 15 ц/га, березково-зеленомошная тундра 14 ц/га, зеленомошный черничный ельник 30 ц/га и дубрава семенная 56 ц/га. Уже эти цифры показывают, насколько лес превосходит другие типы растительности в накоплении органической массы и энергии, в мощности своего воздействия на биологический круговорот вещества и энергии в биогеоценозе. В эти цифры не входит масса подземных частей растений и животных, обитающих в этих фитоценозах. Если масса последних по сравнению с растительной массой очень невелика, то включение подземной части растений в эти цифры относительно еще больше увеличили бы общую массу живого вещества в лесных биогеоценозах.

ПЛАНЕТАРНАЯ И КОСМИЧЕСКАЯ РОЛЬ БИОГЕОЦЕНОЗОВ ВООБЩЕ И ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ В ЧАСТНОСТИ

Биогеоценоз в целом представляет собой ту лабораторию, в которой совершается процесс аккумуляции и трансформации энергии, слагающийся из многих разнообразных физиологических, физических и химических процессов, также взаимодействующих между собой.

Чтобы оценить все значение процессов, совершающихся в биогеоценозах, надо вспомнить учение о биосфере, так блестяще развитое В. И. Вернадским. Вернадский пишет, что вещество биосферы, благодаря космическим излучениям, среди которых основное место занимают лучи солнца, «проникнуто энергией, оно становится активным, собирает и распределяет в биосфере полученную в форме излучений энергию в земной среде свободную, способную производить работу» (1927, стр. 9). Далее Вернадский

указывает, что биосфера выполняет следующие главнейшие геохимические функции: «1) газовую функцию — все газы биосферы ($N_2 - O_2 - CO_2 - CH_4, H_2 - NH_3 - H_2S$) создаются биогенным путем и им же изменяются, 2) кислородную функцию — кислород атмосферы является следствием фотосинтеза, осуществляемого хлорофильными растениями; 3) окислительные функции, выполняемые большей частью автотрофными бактериями; 4) кальциевую функцию — главным образом образование $CaCO_3$; 5) восстановительную функцию — создание H_2S, FeS_2 и т. д.; 6) концентрационную функцию, выражающуюся в скоплении отдельных химических элементов из их рассеяния в окружающей среде; 7) функцию разрушения органических соединений, выполняемую главным образом бактериями (и грибами), и другие функции». Поэтому В. И. Вернадский считал, что «все бытие земной коры, по крайней мере по весу массы ее вещества, в своих существенных с геохимической точки зрения чертах обусловлено жизнью» (Вернадский, 1934а, стр. 191 и след.; Вассоевич, 1963, стр. 48). «На земной поверхности нет химической силы, более постоянно действующей, а потому и более могущественной по своим конечным последствиям, чем живые организмы, взятые в целом. И чем более мы изучаем химические явления биосферы, тем более мы убеждаемся, что на ней нет случаев, где бы они были независимы от жизни» (Вернадский, 1934, стр. 25).

Эти идеи Вернадского, как известно, получили дальнейшее широкое развитие и у нас в Советском Союзе, и за рубежом. У нас в этом направлении большую работу, как отмечалось выше, ведет А. И. Перельман.

Представляют также большой интерес работы В. В. Ковальского, который разрабатывает особую область экологии, им названную «геохимической экологией». Задачи ее состоят в изучении роли химических факторов естественной среды существования живых организмов в их жизненных процессах. Хотя постановка этого вопроса и не нова, и, в частности, ботаники и агрономы много занимались изучением физиологической и экологической роли различных химических элементов и их соединений, однако Ковальскому принадлежит заслуга разворота работ в этой области и широкого геохимического подхода к вопросу. Он подчеркивает, что «в результате геологических и геохимических процессов (включая огромную деятельность живых организмов), различно протекавших и протекающих в отдельных зонах Земли, химический состав элементов биосферы — почв, природных вод, организмов — обнаруживает географическую неоднородность, носит мозаичный характер» (1963, стр. 830). Эта мозаичность биосферы и есть следствие того, что химизм природных явлений, связанных с ней, отражает ее сложение из различных биогеоценозов.

Очень важно то, что Ковальский обращает особое внимание на мало изученную роль, которую играют в жизни организмов рассеянные элементы (микроэлементы) (см. его работу 1962 г., где поименованы и другие его труды в этой области). Среди общих закономерностей, лежащих в основе геохимической экологии, для биогеоценологии имеет особенное значение то, что «никогда в природе не действует изолированно один химический элемент, значение имеет соотношение между элементами, поэтому в организмах наблюдается не только усиление или ослабление отдельных процессов, но — дисфункции процессов обмена веществ» (Ковальский, 1962, стр. 17).

Отсюда можно видеть, что геохимическая экология как частная научная дисциплина своим объектом изучения, своей спецификой как бы входит в состав биогеоценологии; однако пока мало сделано в этой области. Важность же такого рода работ, конечно, не подлежит сомнению.

Широко известно, что растения и растительный покров в естественных условиях выполняют большую работу по аккумуляции и перераспределению в вертикальном направлении (в почве) различных химических элементов, в том числе и рассеянных микроэлементов. Но надо учесть, что они

играют такую же роль и в горизонтальном перераспределении элементов, при этом различные виды растений ведут себя в этом отношении по-разному. Это хорошо показано применением радиоактивных изотопов микроэлементов (Рачков, 1963).

Если учесть, что основной ячейкой, где совершаются те процессы, которые в конечном результате и определяют ту огромную геохимическую (в глобальном масштабе) и космическую роль биосферы, которая, вслед за В. И. Вернадским, все более и более привлекает внимание ученых самых различных специальностей, является биогеоценоз, то станет ясным, какое большое значение имеет изучение всех сторон жизни биогеоценозов, т. е. биогеоценология. Она, синтезируя результаты изучения компонентов биогеоценозов разными биологическими и физико-географическими науками, применяя свои собственные методы изучения биогеоценозов, как диалектических единств, дает в конечном счете обобщения самого широкого, общенаучного значения.

Если же принять во внимание, что лес представляет собой наиболее мощную «пленку жизни», что нигде в природе воздействие живого вещества на косную природу не может быть столь велико и разнообразно, как в лесу, то можно видеть, какое огромное теоретическое, а также и практическое значение приобретает изучение лесных биогеоценозов, т. е. лесная биогеоценология.

Биогеоценозы на поверхности Земли имеются всюду, где существуют растительные или животные организмы, независимо от того, покрыта или не покрыта водой эта поверхность. Совокупность всех биогеоценозов на земной поверхности составляет *биогеоценологический покров Земли*. Он входит в состав биосферы в смысле Вернадского, понятием о которой мы уже пользовались. Биосфера представляет собой относительно мощную в вертикальном направлении оболочку Земли, включающую в себя: 1) тропосферу, 2) гидросферу, 3) поверхностную часть суши континентов и островов и 4) часть литосферы, охватываемой жизнью. Е. М. Лавренко для той части биосферы, которая отвечает «пленке жизни» Вернадского, предложил наименование «фитогееосферы». Она «включает не только растительный покров совместно со связанным с ним животным и микробным населением, но и пронизанную организмами среду, т. е. почву и подпочву, а также нижние слои атмосферы (точнее тропосферы) как пронизанные растениями, так и несколько выше (на некоторое количество метров) верхнего полога растительного покрова. Фитогееосфера суши и является основной сферой сельскохозяйственной и лесохозяйственной деятельности человека. Единицей расчленения фитогееосферы является биогеоценоз» (Лавренко, 1962, стр. 13—14). Таким образом, понятие фитогееосферы отвечает биогеоценологическому покрову. Мильков (1959) выделяет «ландшафтную геосферу», обнимающую все ландшафты Земли, имеющую мощность по вертикали до нескольких сот метров. Хотя он ее сближает с фитогееосферой Лавренко, но его «ландшафтная геосфера» явно превосходит последнюю по мощности. И. М. Забелин (1963, стр. 22—23) различает особую оболочку Земли — биогеносферу, т. е. сферу возникновения жизни, верхняя граница которой проходит на высоте 8—18 км (средняя высота немногим более 10 км), а нижняя под материками на глубине около 5 км. С биогеоценологической точки зрения из всех этих оболочек Земли особый интерес имеет «фитогееосфера» Е. М. Лавренко.

Так как верхняя и нижняя границы фитогееосферы (биогеоценологического покрова), как сказано было выше, определяются в основном верхней и нижней границами растительного покрова и верхним слоем атмосферы и слоем горной породы, находящимися под значительным влиянием растительности, то естественно, эти границы будут зависеть от мощности растительного покрова и в разных типах биогеоценологического покрова будут располагаться на разных высоте и глубине. Поэтому необходимо

уточнить представление о верхней и нижней границе биогеоценозов. К биогеоценозу необходимо относить ту толщу надземной атмосферы, которая по своим физическим и химическим свойствам так изменена остальными компонентами биогеоценоза, что качественно становится иной. То же надо сказать и о нижней границе биогеоценоза, а именно: биогеоценоз простирается вниз настолько, насколько горная порода под влиянием других его компонентов так изменила свои физические и химические свойства, что качественно становится иной.

Поэтому существование некоторого количества микроорганизмов на значительной высоте в атмосфере или проникновение сюда некоторого влияния растительного покрова или газообразных выделений из почвы еще не дает оснований отнести эти горизонты атмосферы, точнее тропосферы, к биогеоценозам.

Указанный критерий качественного изменения атмосферы и горной породы хотя и уточняет верхнюю и нижнюю границы биогеоценозов, так же, как и его горизонтальные границы, однако все же он не исключает в ряде случаев трудностей их проведения, так как некоторая субъективность в оценке качества изменения указанных компонентов остается. Иногда люди, недостаточно искушенные в изучении природных явлений, бросают упрек как биогеоценологам, так и фитоценологам, что они не дают таких четких критериев для выделения в природе отдельных биогеоценозов и фитоценозов и их типов, которые исключили бы всякую условность в их выделении и в отграничении в природе. Они не учитывают того, что в природе явления и предметы в одних случаях резко разграничены, в других же между ними есть переходы, которые приводят к тому, что проведение границ между ними нередко носит условный, в известной степени субъективный характер, например при установлении видов организмов, разностей почв, видов горных пород и минералов, типов климатов и т. п.

Различные биогеоценозы имеют, конечно, различную вертикальную мощность, например лесные, степные, пустынные и т. п. Однако, как правило, можно считать, что верхняя граница биогеоценоза располагается на несколько метров выше растительного покрова, нижняя также лежит на несколько метров ниже поверхности почвы. Отдельные корни, изредка углубляющиеся ниже, не могут приниматься в расчет.

Таким образом, вертикальная мощность биогеоценоза, т. е. расстояние от верхней до нижней его границы, обычно меньше, чем мощность ландшафта. Даже элементарный ландшафт в понимании А. И. Перельмана будет мощнее, так как его верхняя граница «определяется зоной распространения пыли земного происхождения (из данного или соседнего ландшафта), обитания птиц и насекомых», а нижняя граница определяется водоносным горизонтом (Перельман, 1961, стр. 21—22).

Всякий биогеоценоз, занимая известное место в природе, приурочен к тому или иному элементу рельефа. Поэтому, как мы видели, большинство ландшафтоведов рассматривают рельеф, как и уровень грунтовых вод, компонентами ландшафта, а некоторые включают сюда и человека со всей его деятельностью.

К компонентам биогеоценоза мы относим лишь вещественные их слабые. Поэтому компонентами биогеоценоза являются атмосфера приземного слоя, материнская горная порода, почва, вода в почве и в атмосфере, биоценозы, включающие растения, животных и микроорганизмы. Рельеф, уровень грунтовых вод, подобно силе земного притяжения, являются факторами существования биогеоценоза¹. Компонентами биогеоценоза, взаи-

¹ А. Г. Исаченко (1953, стр. 71), однако, пишет: «Искусственное исключение рельефа из любого сколько угодно малого территориального комплекса противоречит давно установленному факту приуроченности почв и растительности, в их деталях, прежде всего к элементам рельефа», ссылаясь при этом на Ларина, Поно-

модействующими между собой и определяющими сущность биогеоценоза, могут быть только материальные тела. Некоторые компоненты биогеоценозов, находясь за пределами данного биогеоценоза, могут создавать в то же время условия, воздействующие в той или иной степени на данный биогеоценоз. Например, на поляне в лесу есть травяной биогеоценоз. Деревья, составляющие лес, окружающие данный травяной биогеоценоз, могут влиять как на движение, так и на состав того воздуха, который входит в число компонентов данного травяного биогеоценоза.

Человек также является мощнейшим фактором, воздействующим на природные биогеоценозы. Человеческое общество, в сильной степени завися от природных биогеоценозов, весьма разносторонне на них влияет.

Так как ныне почти нет лесных биогеоценозов, не испытавших влияния хозяйственной, а часто и бесхозяйственной деятельности человека, то это влияние совершенно необходимо учитывать. Однако сам человек, как было отмечено выше, не должен включаться в число компонентов биогеоценозов. Он является лишь в высшей степени мощным фактором, могущим не только в той или иной мере изменять, но и создавать посредством культуры новые лесные биогеоценозы, лесные культурбиогеоценозы.

Неоднократно ставился вопрос, можно ли понятие фитоценоза, как и биогеоценоза, распространять на те участки Земли, где человеком созданы искусственно заросли растений. Не останавливаясь здесь на этом вопросе применительно к фитоценозу (Сукачев, 1950), нельзя не коснуться взглядов, высказанных недавно К. В. и Л. В. Арнольди (1962), касающихся биоценозов. Эти авторы пишут, что полное объединение понятий агробиоценоза и биоценоза не может быть признано правильным в силу того, что важнейший признак биоценоза — преемственно — из года в год в течение многих поколений повторяющаяся однотипность процесса продуцирования и общего круговорота органического вещества, основанная на постоянстве видового состава основных продуцентов и консументов, и способность к саморегулированию этого состава у агроценозов отсутствует. Они еще отмечают, что в пределах сохранения климатических условий неизменными природный биогеоценоз является самой устойчивой формой использования организмами суммы природных условий и что к этой форме стремится вернуться естественная группировка после каких-либо кратковременных разрушительных воздействий на биоценоз. Это же свойство у агроценоза отсутствует. Проанализировав эти и другие различия природного биоценоза и агробиоценоза, они пишут, что в итоге следует признать: агроценозы — это особые группировки организмов, характеризующиеся приведенными выше специфическими чертами; они имеют много общего, но не тождественны с биоценозами. Соображения, которые высказаны по этому вопросу цитируемыми авторами, заслуживают полного внимания, однако они не мешают считать биоценозами и биогеоценозами образования, созданные человеком. Самое основное свойство каждого биогеоценоза — специфическое взаимодействие его компонентов — имеется и здесь, но само собой разумеется, природные и культурные биогеоценозы необходимо различать, рассматривая их как две различные категории биогеоценозов.

марева и Раменского. Можно было, конечно, пополнить этот список авторов и фамилией В. Н. Сукачева, так как я давно и многократно (Сукачев, 1904, 1915, 1930, 1931, 1934 и др.) указывал на большое влияние рельефа на распределение растительных сообществ, а следовательно, и биогеоценозов и о приуроченности их типов к определенным формам рельефа. Из того, что, как я всегда писал, в понятие биогеоценоза не входит рельеф, т. е. он не является компонентом биогеоценоза, вовсе не значит, что я не учитываю рельеф как фактор, влияющий на распределение, а косвенно и на все компоненты биогеоценоза и его свойства. Более того, я всегда подчеркивал, что взаимодействие компонентов биогеоценоза нередко может приводить к изменению рельефа и к созданию особых форм микрорельефа, а в известных случаях и мезорельефа.

Поскольку основным свойством всякого биогеоценоза является наличие особых, ему только свойственных, взаимоотношений его компонентов, возникает естественный и важный вопрос, равноценны ли эти взаимодействия в жизни биогеоценозов, в их динамике, в их сменах. Особенно важно выяснить, имеется ли равноценность, равнозначимость во взаимодействии компонентов, относимых к «живой» природе и к «мертвой» природе. От решения этого вопроса зависит также в известной степени и ответ на вопрос, считать ли биогеоценологию биологической дисциплиной или же физико-географической.

По этому вопросу существуют разные точки зрения. Ему посвящена и статья Солнцева (1960). Автор ее высказывается в том смысле, что «во взаимодействии „живой“ и „мертвой“ природы имеет место принцип неравнозначности взаимодействующих факторов», что ведущими факторами являются литогенные, за которыми следуют более слабые и зависящие от литогенной группы гидроклиматические факторы и, наконец, самыми «слабыми», зависящими и от литогенной, и от гидроклиматической групп, являются биогенные факторы. Поэтому на вопрос, кто же при взаимодействии «живой» и «мертвой» природы оказывается более сильным, кто кого заставляет глубже (радикальнее) изменяться — «мертвая» природа «живую» или, наоборот, «живая» природа «мертвую», Солнцев отвечает, что, вопреки мнению большинства советских географов, биологов и почвоведов, можно смело утверждать, что во взаимодействии «живой» и «мертвой» природы последняя оказывается более сильной, что именно она оказывает решающее влияние на характер «живой» природы сегодняшнего дня. Резюмируя свою статью, Солнцев подчеркивает основной свой вывод, что «при взаимодействии „живой“ и „мертвой“ природы ведущая роль принадлежит последней».

Для того чтобы оценить степень правильности этого положения, обратим прежде всего внимание на следующее. Когда имеется земная поверхность, еще не заселенная растениями и животными, то взаимодействие между литогенными компонентами (горной породой) и гидроклиматогенными (элементами гидросферы и атмосферы) уже имеется. В известном смысле в этом случае можно говорить о «геоценозе». Как темпы заселения организмами этой поверхности, так и видовой состав их зависят непосредственно от этих факторов, однако играют роль в этом процессе и так называемая инспермация, т. е. наличие в этой местности тех или иных зачатков растений (их диаспор), и степень приспособленности их к распространению, к инвазии на эту земную поверхность. Однако ведущую роль в этом формирующемся биогеоценозе и в его жизни играют факторы экотопа, т. е. мертвой, или как говорил Вернадский, косной природы. Если при этом под влиянием геологических процессов или изменения климата, т. е. экзогенных факторов, меняются свойства экотопа, то ведущую роль в изменении биогеоценозов будут играть абиогенные факторы. Однако если экзогенные факторы меняются незначительно, условия для роста и развития растений и животных благоприятны, органическая жизнь быстро развивается и органическое вещество в «живой» или в «мертвой» форме значительно накапливается, то воздействие его на «мертвую» природу экотопа становится все более и более мощным, и в дальнейшей эволюции биогеоценоза как совокупности растений, животных и компонентов экотопа ведущую роль уже играет живая природа, т. е. биоценоз. Изменения первоначального субстрата под влиянием растительности бывают столь значительными, что различные субстраты сильно нивелируются, сглаживаются, и в целом создаются совершенно новые свойства экотопа, выражением чего служит появление нового компонента биогеоценоза — почвы. Чем мощнее развивается органический мир, чем больше образуется его масса, тем резче выражена его ведущая роль в жизни биогеоценозов и в смене, в сукцессиях их. Если же свойства экотопа неблагоприятны для

развития органической жизни (например, в пустынях или на бедных субстратах), то в дальнейшей эволюции биогеоценоза ведущая роль будет сохраняться за «мертвой» природой.

Поэтому было бы неточно говорить, что при взаимодействии «живой» и «мертвой» природы всегда ведущая роль принадлежит последней. У разных биогеоценозов ведущими компонентами в их взаимодействии могут быть разные. Поэтому и биогеоценоз представляет собой не биологическое и не физико-географическое понятие, а совершенно особое, принципиально отличное от них.

Процессы превращения вещества и энергии в биогеоценозах и обмен ими с другими телами природы зависят от следующего: 1) от свойств составляющих их первичных компонентов (растений, животных, микроорганизмов, атмосферы с ее климатом и горной породы, включая гидрологические условия) и их размещения в биогеоценозе, 2) от таких условий проявления деятельности этих компонентов, как рельеф и время их существования, 3) от характера окружения данного биогеоценоза (его среды существования) и 4) от почвы, которая, будучи компонентом биогеоценоза вторичного, биокосного (Вернадский) характера, является суммарным результатом взаимодействия их всех между собой.

Эта мысль была хорошо выражена еще 35 лет назад крупнейшим нашим почвоведом Б. Б. Полыновым. Пользуясь термином «элементарный ландшафт» в смысле, близком к «биогеоценозу», Польшов (1925, стр. 82) писал: «Почва является... всецело отражением других элементов ландшафта: от животных, растений и горных пород она существенно отличается тем, что в ней нет, строго говоря, своего собственного начала. Она не появляется извне, чтобы тем или иным путем приспособиться к ландшафту — она сама с первых моментов своего образования является производением ландшафта и поэтому, понятно, отражает его свойства в гораздо большей степени, чем всякий другой его элемент».

Если конечной целью биогеоценологии является вскрытие всех закономерностей процессов превращения вещества и энергии в биогеоценозах и между ними в целях управления этими процессами в интересах человека, то ясно, какое большое значение имеет для решения этого вопроса изучение почвы, особенно энергетической стороны процесса почвообразования (см. очень интересные работы В. Р. Волобуева).

ПРИНЦИПЫ ВЫДЕЛЕНИЯ БИОГЕОЦЕНОЗОВ В ПРИРОДЕ И ИХ КЛАССИФИКАЦИИ. ПОНЯТИЯ О ЛЕСНОЙ ТИПОЛОГИИ

Возникает вопрос, какими же наиболее простыми критериями следует пользоваться, выделяя разные биогеоценозы в природе. В этом отношении самую первоначальную помощь может оказать анализ рельефа. Хотя рельеф, как сказано выше, не входит в состав компонентов биогеоценоза, но, являясь очень важным фактором его существования, он при первой ориентировке в лесных биогеоценозах и при их выделении может играть очень большую роль. В пределах же однородного рельефа наиболее показательным признаком однородности биогеоценоза является однородность почвы и растительного покрова. Из этих двух показателей для выделения биогеоценозов особенно пригодна однородность растительного покрова благодаря ее наглядности. Поэтому при разграничении биогеоценозов в природе целесообразно пользоваться именно фитоценозом (растительным сообществом). Границы каждого в отдельности биогеоценоза определяются, как правило, границами фитоценоза. Это объясняется тем, что среди компонентов биогеоценоза фитоценозу обычно принадлежит наибольшая биогеоценозообразующая роль.

При определении горизонтальных границ биогеоценоза полезно учесть также критерий, который предлагает А. И. Перельман (1961) для элементарного ландшафта. Он пишет: «При отнесении какого-либо участка земной поверхности к элементарному ландшафту необходимо учитывать возможность (хотя бы мысленную) распространения данного элементарного ландшафта на значительно большей территории». «Поэтому пятно солончака размером в 10 кв. м является элементарным ландшафтом», но, например, одинокое дерево, муравьиная кучка, кучка выноса землероя, кочка на болоте не будут элементарными ландшафтами. Этот критерий вполне применим и к биогеоценозу.

Хотя каждый биогеоценоз, как уже говорилось, может быть охарактеризован определенным типом превращения вещества и энергии (в частности, в пределах его) и известной миграцией химических элементов, однако биогеоценоз, как и элементарный ландшафт, не является геохимическим ландшафтом в том смысле, который ему придается Польновым (1946б, 1952) и Перельманом (1961, стр. 26). «Геохимический ландшафт»... можно «определить как парагенетическую ассоциацию сопряженных элементарных ландшафтов, связанных между собой миграцией элементов и приуроченных к одному типу мезорельефа». Поэтому водоразделы, склоны, долины, водоемы — это не отдельные изолированные в природном отношении участки территории, а тесно между собой связанные, взаимообусловленные части единого целого (Перельман, 1961, стр. 26). Эта цитата приведена потому, что она подчеркивает обмен материей и энергией между биогеоценозами.

Хотя биогеоценоз представляет собой единство всех взаимосвязанных, взаимообусловленных его компонентов, однако на своем вертикальном и горизонтальном протяжении он не является структурно однородным. Прежде всего надземные и подземные его части резко отличаются между собой по характеру всех его компонентов. То же надо сказать и в отношении горизонтального его простираения. Микрорельеф или чаще нанорельеф создают неоднородность его и в этом направлении. Это может быть вызвано и куртинным, или пятнистым распределением растений. Растительность мхов, лишайников и других эпифитов на поверхности ствола взаимодействует со своей средой также специфично. Такие структурные подразделения биогеоценоза могут быть названы *биогеоценогическими синузиями*. Первоначально термин синузия был предложен Гамсом (Gams, 1918) для структурных частей фитоценоза. При этом он различал синузии различных порядков. В настоящее время еще нет единого понимания синузии. В советской фитоценотической литературе под синузией обычно понимают такую структурную часть фитоценоза, которая характеризуется особым видовым составом растений, особыми эколого-биологическими свойствами входящих в нее видов, т. е. особыми их жизненными формами, и средой их существования, чаще всего обусловленной изменением ее совокупностью растений, т. е. синузия характеризуется также особой фитосредой. Если в это определение синузии мы включим еще тот признак, что синузии имеют нередко свой особый животный мир и обычно свое особое микробное население, то получим следующее определение биогеоценотической синузии. *Биогеоценотической синузией является каждая структурная часть биогеоценоза, которая характеризуется особым составом и свойствами составляющих его компонентов и их особыми внутренними взаимовлияниями, при сохранении все же единства биогеоценоза, общности взаимодействия его компонентов и обмена веществом и энергией между ними и его окружением.* При таком понимании синузий, к ним приходится относить как надземные, так и подземные ярусы биогеоценоза, определяемые главным образом ярусами надземных частей растительности и ее корневыми системами. Однако ярусность биогеоценозов может обуславливаться также и вертикальным расчленением

слоя атмосферы и так называемыми генетическими горизонтами почвы. К особым синузиям надо также относить и отдельные части ствола дерева, отличающиеся его особыми свойствами как субстрата для развития жизни и различными в систематическом и экологическом отношении организмами (лишайники, мхи, водоросли, насекомые и другие животные). Листья могут представлять собой также особые синузии с поселившимися на них организмами. Было предложение выделить даже особую флосферу, объединяющую население всех листьев. Как отдельную синузию надо рассматривать также опавший лист с его особой флорой и фауной.

Если учение о синузиях даже для фитоценозов еще мало разработано, то тем меньше сделано для познания биогеоценологических синузий. Не останавливаясь поэтому подробно на данном вопросе, а также имея в виду, что о структуре биогеоценозов будет еще сказано ниже, нельзя все же не затронуть трактовки этого вопроса К. В. и Л. В. Арнольди, тем более что, насколько мне известно, среди зоологов они первые обратили особое внимание на этот вопрос.

Эти авторы, в противоположность тому, что выше было сказано о группах как частном случае синузий, устанавливают две основные структурные единицы: ярусность и синузиальность. Понимая ярусность примерно так, как понимают ее ботаники, авторы определяют синузию биоценоза «как группировку организмов, оформленную пространственно и состоящую из близких или взаимосвязанных и взаимоприспособленных жизненных форм» (1962, стр. 172). Нам думается, что в это определение целиком вкладывается и ярусность. Поэтому нельзя считать обоснованным противопоставление этих двух понятий. Это, между прочим, и приводит к тому, что авторы дают более дробные подразделения биоценоза и биотопа, стремясь лишь к их согласованию. Поэтому они предлагают примерно следующее согласование подразделений биоценоза и биотопа: I. Динамическому варианту биоценоза соответствует «микрофация» (фация в смысле Р. Тессе и Н. П. Наумова) биотопа. II. Синузии биоценоза соответствует «меротоп», или «элемент биотопа»¹ в суженном смысле, без включения в них растений или животных. III. Подразделения синузии — синузиям II и III порядков — соответствуют такие же подразделения «меротопа». Если пользоваться понятием «биогеоценологической синузии» в том смысле, как сказано выше, то нет необходимости в рассмотрении таких «соответствий».

Не нагромождая новых специальных терминов, достаточно будет коротко охарактеризовать категорию синузии. Синузией является, например, нижняя часть ствола дерева, определенная часть корневой системы, ярус или горизонт (Бяллович, 1960) биогеоценоза, гниющий лист в подстилке с его микробным населением и т. п. Синузии могут быть очень разнообразны по объему. Горизонтальное структурное расчленение биогеоценоза столь значительно, что затрагивает все его компоненты и выражается в особом типе биогеоценологической синузии. Такие синузии названы Н. В. Дылисом парцеллами (Дылис, Уткин и Успенская, 1964).

В фитоценологии разработано учение о смене аспектов фитоценозов, связанной, во-первых, с тем, что в течение вегетационного периода (точнее, в течение года) облик фитоценоза сильно меняется благодаря тому, что меняются фенологические фазы развития растений, составляющих

¹ Термин «меротоп» предложен Тишлером для подразделений биоценоза (например, корни стебля, листья живого растения), а термин «элемент биотопа» предложил Н. П. Наумов (цит. по К. В. и Л. В. Арнольди, 1962, стр. 174). Учитывая приведенное выше понимание биогеоценологической синузии, мы не видим необходимости удерживать особые термины «меротоп» и «элемент биотопа». Вместе с тем нельзя не отметить, что приведенные цитаты из статьи этих авторов лишней раз свидетельствуют о необходимости иметь, вопреки мнению этих авторов, особые понятия «биоценоз», «биотоп» и объединяющее их понятие «биогеоценоз».

фитоценоз, и, во-вторых, с тем, что разные годы могут сильно отличаться по своим климатическим особенностям, а следовательно, и по облику растительности. Поэтому можно различать аспекты фенологические (или сезонные), погодные, а также в известном смысле и суточные; эти аспекты отвечают также и биогеоценологическим аспектам. Аспекты иногда рассматривали как частный случай синузильности. Однако правильнее различать синузильность и ритмичность как особые свойства биогеоценозов.

Теперь мы переходим к очень важному вопросу о типологии лесных биогеоценозов. Прежде всего надо отметить, что классификации биогеоценозов и фитоценозов это не одно и то же, так как фитоценоз является лишь компонентом биогеоценоза. Поэтому, естественно, принципы той и другой классификации должны быть разные. В. Б. Сочава пишет: «Надо проводить грань между классификацией растительности как таковой и классификацией природных комплексов (фаций, биогеоценозов, экосистем)» (1963, стр. 8). Однако нельзя целиком согласиться с мнением Сочавы, что «классификация растительных сообществ является необходимой основой для построения классификаций природных комплексов». Если для некоторых биогеоценозов, и особенно для более низших их таксонов, это положение и приемлемо, то для единиц более высоких рангов руководящими классификационными критериями могут быть и признаки других компонентов биогеоценозов.

Как известно, не только познание каких-либо явлений природы, но и рациональное практическое использование их требует классификации, системы этих явлений. Лесоводство еще тогда, когда оно только начало формироваться как особая отрасль деятельности человека, как особая отрасль народного хозяйства, нуждалось в классификации лесов. Не только для того, чтобы ориентироваться в разнообразии наших лесов, но и для того, чтобы сознательно планировать лесохозяйственные мероприятия, необходимо иметь классификацию, систему лесов. При самых примитивных формах лесного хозяйства лесоводы уже различали леса по их составу и возрасту. По мере того, как лесное хозяйство делалось более интенсивным, оно не могло довольствоваться такой упрощенной классификацией; она постепенно усложнялась.

Было очень много споров, и сейчас полностью не законченных, о принципах, на которых должна строиться классификация лесов, их типология. Всесоюзное совещание по лесной типологии, созванное Институтом леса Академии наук СССР в 1950 г., в известной степени объединило разные точки зрения. Оно при рассмотрении этого вопроса исходило из следующих положений.

Лесная типология должна помочь лесоводу в организации лесного хозяйства и в наиболее рациональном проведении лесохозяйственных мероприятий. Поэтому при установлении принципов, по которым должна строиться лесная типология, необходимо прежде всего установить, какие природные свойства леса могут влиять на проведение тех или иных лесохозяйственных мероприятий. Когда мы с этой точки зрения рассматриваем главнейшие из них (например, рубку леса, уход за лесом, содействие естественному возобновлению, очистку лесосек, борьбу с пожарами и вредителями леса, сохранение и усиление водоохраных и защитных свойств леса, усиление участия в лесах быстрорастущих пород и другие мероприятия по увеличению продуктивности наших лесов), то мы видим, что каждое из этих мероприятий связано не только с главной древесной породой, которая является обычно основным объектом эксплуатации леса, но и со свойствами всей другой лесной растительности (подлеском, травяным и моховым покровами) и микроорганизмами в почве, а также с почвенно-гидрологическими и климатическими условиями среды, а в ряде случаев и с животным миром. Поэтому типы леса как классификационные еди-

ницы, выделяемые в интересах лесного хозяйства, должны быть однородны по совокупности всех компонентов леса (древесные породы, прочая растительность, климат, почва, гидрологические условия, животный мир). Учитывая это и развивая далее идеи основоположника нашей научной лесной типологии Г. Ф. Морозова, а также решения, принятые упомянутым выше Всесоюзным совещанием по лесной типологии, можно дать следующее определение этой основной лесной классификационной единицы.

Тип леса — это объединение участков леса (т. е. отдельных лесных биогеоценозов), однородных по составу древесных пород, по другим ярусам растительности и фауне, по микробному населению, по климатическим, почвенным и гидрологическим условиям, по взаимоотношениям между растениями и средой, по внутрибиогеоценозному и межбиогеоценозному обмену веществом и энергией, по восстановительным процессам и по направлению смен в них. Эта однородность свойств компонентов биогеоценозов и свойств биогеоценозов в целом, объединяемых в один тип, требует при одинаковых экономических условиях применения и однородных лесохозяйственных мероприятий. Тип леса, рассматриваемый как тип лесного биогеоценоза, имеет наибольшее практическое значение.

В этом определении типа лесного биогеоценоза нет требования однородности генезиса биогеоценозов, объединяемых в один тип. Однако, как выше было отмечено, в ландшафтоведении некоторые географы одним из важнейших признаков ландшафта считали именно однородность его в генетическом отношении на всем его протяжении. Известно также, что в лесной типологии некоторые ученые тоже придают большое значение генезису типов (Aichinger, 1951, Колесников, 1956, 1958 а, б). Поэтому необходимо остановиться и на этом вопросе.

Термин «генезис» в разных науках понимается не одинаково. Как известно, в систематике растений, наряду с так называемыми естественными системами растений, создаются и генетические системы растений. Если первая строится на совокупности возможно большего числа общих признаков, то вторая отражает их родственные отношения в процессе эволюционного развития органического мира. Поэтому генетическая классификация обычно наглядно выражается в виде так называемого филогенетического древа. Так как любую таксономическую единицу растительного покрова, как это неоднократно указывалось в литературе, особенно в советской, нельзя рассматривать как организм, что делалось Клементсом и его последователями, или даже как квазиорганизм, следуя Тенсли, то, естественно, нельзя говорить о генезисе фитоценозов в смысле, принятом в систематике организмов. Но так как биогеоценоз также нельзя приравнивать к организму, то нет основания говорить и о генезисе биогеоценозов в указанном смысле.

В почвенной литературе, начиная с Докучаева, термин генезис применяется в ином смысле. Рассматривая почву как продукт воздействия на горную породу организмов и атмосферных агентов, почвы, сходные по этим воздействиям, считают генетически близкими. Аналогично этому в лесоведении Г. Ф. Морозов и некоторые другие авторы говорили тогда о типах леса как генетически близких, когда они были сходны по лесообразователям. Говорят также о генезисе лесных ассоциаций, имея в виду ряд растительных ассоциаций, предшествующих в процессе смен (сукцессий) данной ассоциации.

Известный австрийский лесовед Айхингер, исходя из наблюдающихся в природе смен растительности, при характеристике типа леса, понимаемого им как лесная ассоциация, указывает на его связь с предшествующим типом леса в сукцессионном ряду. В одной из последних своих работ Айхингер (Aichinger, 1960) пишет, что при установлении типа леса, имеющего значение для практики, следует исходить из его общей физиологии

и базироваться на его флористическом, ботанико-географическом, экологическом и сингенетическом характере с особым учетом влияния человека, рассматривая при этом тип леса как тип развития растительности. «К такому типу развития растительности я отношу,— пишет он,— все те физиономически однородные растительные сообщества, которые схожи как по своим флористическим и фитоценотическим признакам, так и по своей экологии (Haushalt), обусловленной условиями местопроизрастания, и принадлежат к той же стадии ряда развития» (1960, стр. 10). К этому Айхингер добавляет, что, по его убеждению, конечная научная цель рассмотрения биоценоза состоит в понимании его как биогеоценоза в смысле Сукачева (стр. 12).

Против предложения Айхингера, чтобы при установлении типа леса учитывать место его в сукцессионном ряду, конечно, возражать нельзя, но далеко не всегда возможно и удобно отражать это в его названии.

В. П. Колесников начиная с 1946 г. также разрабатывает генетический принцип в лесной типологии. В двух работах (1958 а, б) он в четкой форме изложил свои взгляды по этому вопросу. Он пишет: «Под генетической классификацией типов леса понимается такая классификация, в основу которой положены закономерности процессов возникновения и развития леса и которая объемлет все стадии развития насаждений и может служить целям прогноза их будущего состояния». Пользуясь понятием «лесообразовательный процесс», который может рассматриваться как частный случай биогеоценотического процесса, Колесников подчеркивает, что в состав одного типа леса, который он трактует как основную единицу генетической классификации леса, «естественно, должны включаться насаждения всех стадий одного цикла возрастных, или коротковосстановительных, или также аллювиальных смен, совершающихся в пределах участка территорий, сходных по положению и свойствам» (1958б, стр. 117). «Принадлежность типа леса к определенному этапу лесообразовательного процесса является его важнейшим и основным свойством» (1958б, стр. 118). «За основную единицу такой (генетической.— В. С.) системы нами,— пишет Колесников,— принят крупный по объему и комплексный по содержанию тип леса, рассматриваемый как законченный этап лесообразовательного процесса и равный по продолжительности как минимум периоду жизни одного поколения главной породы. Тип леса складывается из типов насаждений, соответствующих одной из возрастных или коротковосстановительных стадий развития типа леса, в течение которой у объединяемых участков леса сохраняется однородность по внешним морфологическим признакам. Эта низшая и элементарная единица классификации по рангу равноценна „типу древостоя (типу насаждений)“ украинских типологов, „типу леса“ Советнича 1950 г. и „типу лесного биогеоценоза“ В. Н. Сукачева» (1958б, стр. 120).

Весьма ценно, что Колесников занимается разработкой проблемы развития типов леса. Эта проблема имеет очень большое теоретическое и практическое значение, как это неоднократно отмечалось в литературе (Сукачев, 1928 и др.). Как известно, ряды предложенных мной эдафо-фитоценологических схем типов леса, неправильно иногда называемые классификационными схемами, представляют генетические ряды смен типов леса.

Однако всегда нами считалось, что биогеоценотическая классификация типов леса должна строиться на другом принципе, а именно на степени сходства процесса превращения вещества и энергии в лесных биогеоценозах и обмена ими внутри биогеоценозов (между компонентами его) и между биогеоценозами и другими явлениями природы, отражением чего является сходство всех компонентов биогеоценозов, их сложения и структуры, так как в этом лежит сущность биогеоценозов и от этого зависят, в первую очередь и пути практического использования их. В ряде случаев

генетическая, по Колесникову, классификация типов лесов будет совпадать с биогеоценотической классификацией типов леса, но не всегда. Биогеоценотическая классификация — наиболее естественная классификация лесов.

Можно вполне согласиться с замечанием Колесникова, что «наличие естественной классификации является обязательной предпосылкой к составлению классификации генетической» (стр. 121). Однако нельзя считать целесообразным то, что Колесников устанавливает, помимо основной единицы, еще другую, элементарную классификационную единицу. В лесохозяйственных целях необходимо устанавливать именно элементарную единицу, которая в то же время будет и основной единицей. Для обоснования конкретных лесохозяйственных мероприятий эти элементарные (основные) единицы могут и должны, как указывал еще Г. Ф. Морозов, объединяться в те или иные группы, соответственно лесохозяйственным целям. Для этой элементарной (основной) единицы целесообразно сохранить название «типа леса», которое в последние десятилетия стало обычно применяться не только в Советском Союзе, но и за рубежом. Тип леса в таком понимании, или тип лесного биогеоценоза, не всегда, как это можно видеть из дальнейшего, будет соответствовать «типу насаждений» Колесникова, хотя в большинстве случаев будет совпадать с ним. Можно также возразить против выражения «тип насаждения». Морозов хотя и применял его (следуя Гуторовичу, Серебрянникову и другим нашим самым первым лесотипологам), однако всегда отмечал в своих лекциях неудачность термина «насаждение». В первой половине 30-х годов, как известно, среди лесоводов создалось сильное течение против применения этого термина и к замене его термином «древостой». Крупнейший наш лесовод М. Е. Ткаченко был решительным сторонником этой замены. Правда, еще и теперь термин «насаждение» лесоводы нередко применяют к естественным древостоям. Но это вносит значительную путаницу. Выражение «насаждение» целесообразно, следуя прямому смыслу этого слова, применять только к древостоям искусственным, насажденным человеком. Тем менее можно оправдать теперь использование выражения «насаждение» в смысле не только древостоя, но всего участка леса. Если иметь в виду только лесную растительность его, то в данном случае можно пользоваться термином «лесное сообщество», или «лесной фитоценоз», если же речь идет о лесном участке со всеми его компонентами, то тогда надо говорить о лесном биогеоценозе. Поэтому было бы более целесообразным взамен «типа насаждения» Б. П. Колесникова говорить «тип леса» в смысле, который принял Всесоюзное лесотипологическое совещание 1950 г. А для понятия «типа леса» Колесникова необходим другой термин.

Возвращаясь к вопросу о генезисе лесного покрова по Айхингеру и Колесникову, нельзя не отметить, что выражение генезис в этом случае понимается в совершенно ином смысле, чем в систематике растений и животных. Ни у фитоценозов, ни у биоценозов, ни у биогеоценозов генезиса в том смысле, как его понимают в отношении филогении органического мира, нет; нет той наследственной передачи признаков, которая свойственна организмам. При всякой сукцессии биогеоценозов, когда один биогеоценоз сменяется другим, меняется один или все его компоненты и происходит вхождение в биогеоценоз со стороны новых элементов тех или иных компонентов его. Наследственности в том смысле, как она понимается в генетике, в смене биогеоценозов нет.

Если применять термин генезис в динамике биогеоценозов, то лишь тогда, когда речь идет о сингенетических и эндогенетических сукцессиях. Эти смены, о которых более подробно будет сказано ниже, необходимо относить к развитию, или, точнее, к саморазвитию биогеоценологического покрова. Однако надо иметь в виду, что в рядах сингенетически или эндогенетически сменяющих друг друга биогеоценозов рядом стоящие

биогеоценозы могут по характеру биогеоценозического процесса, по процессам внутреннего и внешнего обмена веществом и энергией более отличаться друг от друга, чем биогеоценозы, стоящие в этих рядах более далеко друг от друга. Например, когда при сингенетических сменах травяные биогеоценозы сменяются лесными, то с точки зрения сходства в них биогеоценозического процесса, сходства в отношении указанных выше черт организации их они могут дальше стоять друг от друга, чем некоторые лесные биогеоценозы, хотя они были и значительно разобщены между собой как территориально, так и в сукцессионных рядах. Это имеет большое значение как с точки зрения теории лесной биогеоценологии, так и с точки зрения практической, лесохозяйственной.

Учитывая все это, необходимо отметить, что хотя выяснение происхождения того или иного типа леса и его истории формирования имеет очень большое значение для понимания этого типа и его сущности, как и для всякого явления природы, однако применение к классификации лесных биогеоценозов только генетического принципа не отвечает ни теоретической, ни практической точке зрения на задачи лесной типологии. Однако, подчеркиваю, выяснение генезиса любого типа необходимо для более глубокого познания как его свойств, так и путей его дальнейшего развития.

Типы леса, понятно, могут быть установлены только в местности, покрытой лесом. Но мы можем оценивать и территории, не покрытые лесом, с точки зрения их пригодности для разведения тех или иных древесных пород. В этом случае нас будут интересовать лесорастительные условия данных территорий, которые по степени своей пригодности для разведения леса могут быть расчленены на *типы лесорастительных условий*. Последние можно устанавливать, конечно, и в местности, покрытой лесом.

Как правило, между типами леса и типами лесорастительных условий наблюдается соответствие. Однако возможны случаи, когда при одном и том же типе лесорастительных условий как в природе, так и в культуре, благодаря разному составу древесных пород и вообще растительности, имеются разные типы леса. Поэтому понятие типа леса заменять понятием типа лесорастительных условий нельзя.

По этому вопросу так называемая украинская лесотипологическая школа развивала, как известно, несколько иные представления в лесной типологии. Хотя на упомянутом Всесоюзном совещании по лесной типологии в 1950 г. при участии руководящих представителей этой школы была единодушно принята только что изложенная точка зрения на тип леса и тип лесорастительных условий, однако П. С. Погребняк и Д. В. Воробьев в опубликованных позже своих трудах продолжали настаивать на ранее развивавшихся ими взглядах в лесной типологии. Ввиду того что эти взгляды и теперь поддерживаются некоторыми украинскими лесоводами, нам приходится и теперь остановиться на их критике. Взгляды П. С. Погребняка и Д. В. Воробьева в последнее время особенно четко выражены в книге по методике лесотипологических исследований Д. В. Воробьева, изданной в 1959 г. В этой книге указывается, что основные классификационные единицы, называемые типами, таковы.

«а) *Тип лесного участка*, или эдатоп (тип местообитания, тип условий местопроизрастания) объединяет участки со сходными почвенно-гидрологическими условиями. Климатические условия могут быть различны. В различных климатических и географических районах тип лесного участка представлен разными типами леса, а в безлесных районах — типами луга, степи и т. д.

б) *Тип леса* объединяет лесные и лишенные леса участки, сходные не только по почвенно-гидрологическим, но и по климатическим условиям. Они легко различаются по составу лежащих в их основе коренных ассо-

циаций. Синонимом типа леса является тип лесорастительных условий в понимании, принятом Советским Союзом по лесной типологии (1950). В безлесных районах типы леса замещаются типами луга, степи, тундры и т. д. Каждый тип леса разделяется на типы древостоя и типы травостоя (при уничтожении лесной растительности).

в) *Тип древостоя* объединяет участки леса, сходные не только по почвенно-гидрологическим и климатическим условиям (т. е. относящиеся к одному типу леса), но и по составу насаждений. В пределах одного типа древостоя насаждения могут различаться, однако, по возрасту, полноте, варьировать по составу (до $4/10$) и по производительности.

«Варьирование лесорастительных условий в пределах типа лесного участка выражается путем установления разностей типа: подтипов, вариантов и морф». «По преобладанию той или иной древесной породы в корневых насаждениях типы леса группируются в *семейства типов леса*».

В отношении этих таксономических единиц прежде всего надо сказать, что почвенно-гидрологические условия нельзя рассматривать вне климатических, так как они в значительной степени определяются климатическими факторами. Эдапот может рассматриваться лишь в пределах определенной климатической области, а условия местопроизрастания включают в себя как климатические, так и эдафические условия. Кстати, нельзя также не отметить, что обычно понятие местообитания отличают от понятия условий местопроизрастания. Понятие «местообитание» соответствует понятию арсала, а понятие местопроизрастания отвечает конкретным условиям существования данных растений или их сообществ. Поэтому вообще нет надобности в лесотипологическом понятии «тип лесного участка». Эдапот, соответственно значению этого слова, должен приниматься как совокупность почвенно-грунтовых и гидрологических условий, отвечающих конкретному фитоценозу, точнее, биогеоценозу. Далее нелогично и нецелесообразно понятие «тип леса» применять к территориям, как покрытым лесом, так и не покрытым.

Тип леса, по Воробьеву, — это тип условий местопроизрастания в смысле, принятом Лесотипологическим советским союзом. Нельзя признать удачным также термин «тип древостоя», в понимании Воробьева, рассматривающего его как объединение участков леса, сходных не только по почвенно-гидрологическим и климатическим условиям, но и по составу насаждений. Если насаждение понимать в морозовском смысле, т. е. считать синонимом лесного сообщества, или, точнее сказать, лесного биогеоценоза, то в таком случае нельзя говорить, что это тип древостоя. Объединение же участков леса только по одинаковому древостою будет соответствовать тому, что принято называть растительной формацией, или биогеоценотической формацией. Если же учесть, что, по Воробьеву, в пределах типа древостоя участки леса могут варьировать по производительности, то это нарушает основное требование лесоводства к наименьшей лесотипологической единице, а именно чтобы в пределах ее участки леса были однородны по производительности. Семейство же типов леса, по Воробьеву, представляет в некотором отношении частный случай биогеоценотической формации.

Иногда выдвигается как особо положительная черта направления лесной типологии, развиваемого П. С. Погребняком и Д. В. Воробьевым, его экологический характер, но это явное недоразумение. Если уж говорить об экологическом характере, то независимо от того, как понимать экологию, биогеоценотическое направление будет еще более экологичным, так как биогеоценология включает в себя экологию, понимаемую даже в широком англо-американском смысле. Учитывая все это, а также известные внутренние противоречия в определениях таксономических лесотипологических единиц, приведенных выше по Воробьеву, необходимо признать

и теперь правильными решения лесотипологического совещания 1950 г., принявшего лишь два основных понятия: тип лесорастительных условий (тип условий местопроизрастания) и тип леса в смысле, в каком он был нами изложен. Это вполне отвечает запросам лесного хозяйства к лесной типологии.

В недавнее время В. Г. Нестеров (1961) предложил особую лесную типологию, которую он называет фитоцено-экологической, считая ее в то же время настоящей лесоводственной классификацией лесов. Он дает такое определение типа леса: «Под типом леса надо понимать совокупность участков леса, однородных по составу древесных пород и условиям среды», причем он добавляет, что «таким образом, объем понятия типа леса принят не по В. Н. Сукачеву и не по П. С. Погребняку, а по Г. Ф. Морозову». Это замечание совсем непонятно. В сущности, данное Нестеровым определение типа леса не отличается от понимания типа леса как типа лесного биогеоценоза, но его определение столь сжато, что в действительности становится очень неопределенным по объему. Это особенно ясно видно из следующих слов Нестерова: «Наряду с понятием о типе леса мы полагаем целесообразным отличать в пределах его тип лесорастительного сообщества или насаждений, под которым надо понимать совокупность древостоев с одинаковым составом основных растений в древесном пологе и в напочвенном покрове (например, совокупность сосняков-брусничников)». Если даже не обратить внимания на неправомерность выражения «тип лесорастительного сообщества или насаждений» и на неточность выражения «совокупность сосняков-брусничников», то можно видеть, что в данном случае автор имеет в виду не что иное, как то, что принято называть лесной ассоциацией. Из этого, а также из употребляемого им выражения «тип лесной формации» следует, что автор вообще недостаточно разобрался в применяемых ныне понятиях и терминах в классификации лесов. Впрочем, об этом свидетельствует и изложение автором всей главы «Учение о типах леса», где дана неточная характеристика как фитоценотического и биогеоценотического направлений, так и направлений украинской лесотипологической школы. Особенности последнего направления для автора остались, видимо, непонятными. Поэтому не приходится удивляться, что В. Г. Нестеров, изложив свою классификацию лесов, в которой, по его словам, «...прежде всего и более всего принято во внимание учение о типах леса Морозова и учтены обобщенная классификация В. Н. Сукачева и эдафическая сетка П. С. Погребняка», делает следующий общий вывод о своей классификации. «Приведенная выше классификация типов леса по сосне, ели, березе, осине, дубу, ольхе не является новым направлением в лесной типологии, она исходит из учения Морозова. Эта классификация типов леса должна применяться в сочетании с классификацией растительных сообществ Сукачева и классификацией условий местопроизрастания Погребняка. В совокупности они должны содействовать подъему нашего лесного хозяйства на новую, более высокую ступень». Но так как приводимая Нестеровым классификация лесов представляет неудачное эклектическое объединение некоторых положений Морозова, как он сам указывает, и фитоценотического и эдафического направлений, то понятно, что никакой пользы от сочетания классификации, даваемой им, с классификациями Сукачева и Погребняка не может быть.

Так как главной задачей лесной типологии является содействие правильному выбору, направлению, распределению и технике лесохозяйственных мероприятий в соответствии с природными свойствами леса, то ясно, что свойства типов, на которых базируются или от которых зависят эти мероприятия, должны быть хорошо известны. От степени изученности лесоводственных свойств типов, с одной стороны, и от понимания связи хозяйственных мероприятий с природными свойствами леса — с другой,

зависит более полное использование данных лесной типологии в практике.

Хотя типы леса при обычном обследовании лесов, когда нет возможности вести длительное, подробное их изучение, выделяются на основании легко различимых признаков, однако и при этом надо не упускать из виду, что все компоненты лесного биогеоценоза имеют значение для установления типов и все они находятся во взаимодействии. Эти идеи должны направлять исследовательскую мысль и при маршрутном изучении типов леса. Однако для более углубленного изучения свойств типов нельзя ограничиваться их маршрутным изучением. Необходима организация комплексного стационарного круглогодичного, и даже в течение нескольких лет, изучения этих свойств.

В последнее время, особенно в американской литературе, много пишется о непрерывности растительного покрова, о так называемом континууме его. Некоторые даже склонны рассматривать учение об этой непрерывности как новое направление в геоботанике. Тут явное недоразумение. В сущности, каждый внимательный исследователь растительного покрова почти всегда имел возможность наблюдать переходы либо между рядом расположенными сообществами разных ассоциаций, либо в разных частях обследуемой им достаточно обширной территории. Иногда переходы между сообществами различных ассоциаций бывают столь постепенны и значительны по площади, что они вносят затруднения в процесс установления ассоциаций. Поэтому издавна подчеркивалось, что установление ассоциаций, особенно их границ, нередко носит условный характер и вообще ассоциация представляет собой в известном смысле отвлеченное понятие. В то же время ассоциация, будучи охарактеризована вполне определенными признаками, может быть выделена в природе и нанесена на план или карту растительности. Указывалось также, что для того, чтобы разобраться в разнообразии растительного покрова и наметить хозяйственные мероприятия по его использованию, совершенно необходимо выделение ассоциаций или других таксономических единиц растительности. Поэтому, когда Л. Г. Раменский в 1910 г. и в последующие годы выступал с идеей о непрерывности растительного покрова, то в сущности он «ломился в открытую дверь», а когда он, исходя из этих своих представлений, высказывался против установления иерархического ряда единиц растительного покрова, он встречал решительные возражения. Но против того, чтобы тщательно изучать переходные полосы или сообщества между разными устанавливаемыми ассоциациями, конечно, никто не возражал. Напротив, всегда подчеркивалась необходимость глубокого анализа таких переходов в связи с условиями среды, особенно при изучении процессов смен растительных сообществ (Сукачев, 1930; Полятовская, 1959; Работнов, 1963).

Однако надо иметь в виду, что хотя изменения растительности обычно отвечают изменениям условий ее произрастания, т. е. экотопа, все же границы между сообществами разных ассоциаций бывают очень ясны и даже резки, в то время как условия их экотопов переходят одни в другие постепенно. Это уже давно подчеркнул Дю-Риэ и правильно объяснил тем, что распределение растений по сообществам зависит не только от условий среды, но и от конкурентных отношений видов растений между собой.

Учитывая все это, мы должны сказать, что, хотя принцип континуума (непрерывности) приложим и к биогеоценологическому покрову, в ряде случаев границы между разными типами биогеоценозов, особенно лесных, значительно более резки, чем границы относящихся к ним экотопов.

Так как биогеоценология в конечном счете должна устремлять особое внимание на процессы превращения вещества и энергии и обмена ими внутри биогеоценозов и между ними и так как каждое влияние одного явления природы на другое сопровождается этими процессами, то для

дальнейшего успешного развития этой области знания необходимо, во-первых, всюду, где только возможно, использовать методы точного количественного учета всех этих процессов, с применением математической обработки полученных результатов, во-вторых, широко использовать новейшие приборы и методы, даваемые физикой, химией, биофизикой, биохимией, физиологией растений, кибернетикой и, в-третьих, максимально пользоваться экспериментальным методом, организуя опыты главным образом в природной обстановке леса. Постановка этого рода биогеоэценологических исследований в широком масштабе в значительной степени все еще остается делом новым. Необходимо еще много сделать по разработке их методики и их организационных форм.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ МЕТОД В ЛЕСНОЙ БИОГЕОЭЦЕНОЛОГИИ И МЕСТО ЕЕ В РЯДУ ДРУГИХ НАУЧНЫХ ДИСЦИПЛИН О ПРИРОДЕ

В последнее время обращают особое внимание на применение экспериментального метода в геоботанике и говорят даже о появлении новой научной дисциплины — экспериментальной геоботаники.

Также пропагандируя экспериментальный метод в биогеоэценологии, говорят иногда об особой экспериментальной биогеоэценологии. Употреблять эти выражения можно только условно, имея в виду краткость их, памятуя, что во всех естественноисторических науках с каждым годом расширяется применение экспериментов, но это не дает право говорить о создании новых отраслей знания, новых наук. Экспериментальный метод в биогеоэценологии, как и в геоботанике (фитоэценологии), является лишь одним из методов, применяемых в этих науках, и он должен все более и более в них развиваться. Эксперимент в биогеоэценологии может быть очень разнообразным. В частности, он может ставиться непосредственно в естественных биогеоэценозах, при внесении тех или иных изменений в их состав или структуру или вообще при экспериментальном изучении свойства их компонентов и их взаимодействия. Большое значение имеет создание новых, составленных по особому специальному плану, биогеоэценозов.

Экспериментальным методом в основном может успешно быть разрешен очень важный биогеоэценологический вопрос о взаимном влиянии растений в фитоэценозе.

За последние годы накопилось много работ, посвященных изучению влияния организмов друг на друга через химические выделения при их совместном произрастании. Г. Ф. Гаузе в 1944 г. предложил для этого направления наименование «химической биоэценологии», но еще раньше Молиш (Molisch, 1937) назвал эту область знания «аллелопатией». Это название теперь нередко применяется (см. напр. работу Grümmer, 1953, русский перевод Грюммер, 1957; Winter, 1960, и др.) Г. Б. Гортинский совершенно правильно считает, что «аллелопатия — это отдел биогеоэценологии, изучающий формы и степень специфического биохимического обмена веществ внутри биогеоэценозов с учетом влияния этих веществ на компоненты биогеоэценоза» (1963, стр. 105).

В экспериментах по биогеоэценологии большое значение имеет использование меченых атомов и ионизирующих излучений, что впервые определенно показал Н. В. Тимофеев-Ресовский, который очень широко развернул работы в этом направлении. Этот раздел экспериментальной биогеоэценологии он предлагает назвать «радиационной биогеоэценологией», задачи которой видит в следующем: «Используя ионизирующие излучения и радиоактивные изотопы различных элементов, можно: а) количе-

ственно изучить влияние на биомассу и структуру биоценозов такого неспецифического и легко дозируемого фактора, каким является ионизирующее излучение, а также определить относительную роль биоценоза в распределении вносимых элементов по компонентам биогеоценоза; б) количественно изучать роль разных видов живых организмов в концентрации и накоплении (а тем самым и в перераспределении) различных химических элементов (в основном рассеянных и находящихся в микроконцентрациях) из окружающей среды, тем самым определяя относительную роль этих видов и разных групп организмов в протекающих в биогеоценозах геохимических процессах (с выделением специфических накопителей определенных химических элементов в зависимости от физико-химических условий и состава биоценозов)» (Тимофеев-Ресовский, 1962, стр. 13, 14).

Большой круг работ по радиационной биогеоценологии, проведенных Тимофеевым-Ресовским и многими его сотрудниками, показал плодотворность этого рода исследований. Пока объектами их были не лесные биогеоценозы. Насущной задачей лесной биогеоценологии является широкое использование этого метода.

Из весьма широкого круга вопросов, которые ставит Тимофеев-Ресовский перед радиационной биогеоценологией, особенно важным в теоретическом и практическом отношении для лесной биогеоценологии было бы «объединение в одну систему популяционно-генетических и биогеоценологических опытов; это позволило бы с точными критериями подойти к изучению связей определенной популяции в микроэволюционном плане с условиями не только физико-географической среды, но и со всем комплексом биотических и геохимических компонентов биогеоценозов. Точное выявление элементарных явлений на биохорологическом уровне и установление связей между биогеоценологическими и популяционно-генетическими процессами позволит ускорить внедрение кибернетических принципов и понятий на популяционно-генетическом и биогеоценологически-биохорологическом уровнях жизни...». «...Это, в свою очередь, создаст возможность почти неограниченного применения машинных моделей в целях анализа наиболее сложных биологических явлений» (Тимофеев-Ресовский, 1962, стр. 44).

В сущности, всякая культура — лесная или сельскохозяйственная — под определенным углом зрения может рассматриваться как объект экспериментального изучения не только фитоценологии, но и биогеоценологии. В этом смысле особым разделом фитоценологии является так называемая культурфитоценология, к ведению которой относятся и всякого рода лесные культуры. В силу длительного существования и непрерывного изменения в процессе роста и развития эти культуры являются крайне благоприятным, хотя и специфическим объектом для изучения экспериментальным путем некоторых общих закономерностей фитоценологии, в частности взаимоотношений растений при их совместном произрастании. В настоящее время проблемы культурфитоценологии и как частного ее случая — лесной культурценологии привлекают внимание многих ученых. Но надо помнить, что создание культурфитоценозов всегда связано с изменением почвенных условий, а в известной степени — также гидрологических и климатических условий и фауны (зооценоза) и потому представляет собой, в сущности, создание новых биогеоценозов, или *культурбиогеоценозов*.

Метод создания искусственных биогеоценозов для экспериментальной разработки проблем биогеоценологии можно было бы, следуя за В. Б. Сошавой (1963, стр. 7), назвать «методом экспериментального моделирования биогеоценозов». Но необходимости в этом нет, так как это не облегчит применение этого метода. Также вряд ли стоит метод пробных площадей для изучения лесов, применявшийся в лесоводстве издавна,

а в практику геоботаники вошедший с начала этого века, переименовывать в «метод натуральных моделей растительных ассоциаций». Совершенствовать эти методы необходимо, но данным переименованием, заимствованным из кибернетики, этого достигнуть нельзя; да вряд ли само выражение «модель» здесь уместно.

Разработка вопросов культурбиогеоценологии, в частности лесной культурбиогеоценологии, имеет исключительно важное значение для лесного и сельского хозяйства, особенно для полезащитного и защитного лесоразведения. Будучи теоретической основой практического лесоразведения, лесная культурбиогеоценология разрешает в то же время общие вопросы биогеоценологии.

Выше было уже отмечено, как велико влияние человека на биогеоценологический покров. Чем далее развивается человеческое общество, тем более усиливается это влияние, становясь более и более целенаправленным.

Следуя за французским ученым Э. Ле-Руа, В. И. Вернадский для нового эволюционного изменения биосферы, происходящего в переживаемую нами эпоху, предложил наименование ноосферы (от греческого «ноос» разум), которая представляет собой перестроенную биосферу «в интересах свободно мыслящего человечества как единого целого» (1944, стр. 118).

Когда человек создает новые культуры, в том числе и лесные, или путем лесохозяйственных мероприятий перестраивает в той или иной мере естественные леса, он вносит вклад в создание ноосферы. А так как всей своей, главным образом промышленной и сельскохозяйственной, деятельностью он все более и более постепенно изменяет и атмосферу, и почву, и природные воды, не говоря уже о том, что новые искусственные биоценозы меняют свою среду, то он в сущности создает новый биогеоценологический покров Земли как самую существенную часть ноосферы.

Отсюда ясно, что ноосфера, создаваемая человеком, тогда будет отвечать его все более расширяющимся и углубляющимся запросам к ней, когда новый биогеоценологический покров будет также отвечать этим требованиям.

Конечная задача биогеоценологии — вскрытие всех закономерностей, управляющих процессами превращения вещества и энергии, как сказано выше, — в высшей степени сложна и чрезвычайно велика. Природа, как известно, неисчерпаема в разнообразии своих форм, своего содержания и процессов. Поэтому нет предела работы в этом направлении. Тем не менее всякий шаг вперед обогащает нас познанием интересующих нас закономерностей, дает нам новое орудие управления ими, а следовательно, и открывает новые возможности к решению практических, производственных задач. Биогеоценология, которая устремляет свое внимание на всю совокупность взаимодействующих явлений природы, на их противоречивое диалектическое единство, дает наиболее надежный метод решения этих задач. В этом ее большое прогрессивное значение. А так как лес представляет собой исключительное по сложности, разнообразию и многочисленности взаимосвязей природное явление, то именно только этим методом может быть обеспечено успешное решение поставленных выше задач изучения лесов. Этим же определяется то, что лесная биогеоценология вместе с лесной экономикой служит основой и для лесного хозяйства.

Рассмотрев содержание и задачи биогеоценологии и частично методы, которыми она пользуется, естественно рассмотреть, какое же место она занимает в системе наших знаний. В этом отношении высказывались различные точки зрения, которые в основном сводились к тому, что одни относили ее к биологическим дисциплинам, другие к географическим. Относя биогеоценологию к биологическим наукам, некоторые авторы, например И. И. Шмальгаузен (1958) и Н. В. Тимофеев-Ресовский (1962),

рассматривали ее как высший уровень изучения биологических явлений, ставя ее в конце такого ряда (начиная снизу): 1) молекулярный, 2) клеточный, 3) организменный, 4) популяционный, 5) видовой, 6) биоценотический и 7) биогеоценотический. Другие авторы, понимая экологию очень широко, включают в нее и биогеоценологию. Большинство зарубежных биологов и часть советских зоологов считают, что экосистема (и как ее синоним биогеоценоз) является основным объектом изучения экологии. Многие же наши географы, считая биогеоценоз синонимом фации, рассматривают биогеоценологию как отрасль географии, ландшафтоведения (Н. А. Солнцева, А. Г. Исаченко, В. Б. Сочава и др.).

Касаясь места биогеоценологии в системе наук о природе, целесообразно напомнить историю фитоценологии. Ее зачатки имелись во многих первых работах по ботанической географии, из которой она выделилась у нас в конце XIX и в начале XX столетия под названием фитоценологии, впоследствии замененном названием фитоценологии (Сукачев, 1959а). В сущности, аналогичная судьба и у биогеоценологии. Ее идеи зародились почти одновременно в недрах и биологии, и географии. Однако по мере развития этой дисциплины и уточнения объекта изучения и содержания ее, все более выявляется ее самостоятельность, и она отделяется от ландшафтоведения и вообще от географии. В начале я тоже был склонен считать биогеоценологию ветвью географии (Сукачев, 1947, 1948а), но в дальнейшем пришел к выводу, что ее нельзя относить ни к биологическим, ни к географическим наукам.

В этом отношении нельзя не отметить замечательной прозорливости В. В. Докучаева, который, изучая почвообразование, пришел к концепции о «генетической, вековечной и всегда закономерной связи, какая существует между силами, телами и явлениями, между мертвой и живой природой, между растительным, животным и минеральными царствами». В связи с этим он высказал мысль, что должна быть создана особая наука, изучающая этот взаимообусловленный комплекс явлений и предметов на земной поверхности, и что она «займет вполне самостоятельное и почетное место со своими собственными, строго определенными задачами и методами, не смешиваясь с существующими отделами естествознания, ни тем более с расплывающейся во все стороны географией» (1898, стр. 6—7).

В настоящее время ландшафтоведение некоторые наши географы склонны рассматривать как ту особую науку, возникновение которой предвидел Докучаев. Однако, как мы видели, содержание ландшафтоведения не отличается большой определенностью. Впрочем и не все географы придерживаются этой точки зрения. Так, Мильков, рассматривая геоценоз как биогеоценоз, пишет: «Геоценология является самостоятельной, тесно связанной с ландшафтоведением наукой. Она имеет свой особый объект изучения и свои характерные методы исследования. Геоценоз не является объектом изучения ландшафтной географии» (1959, стр. 50).

С гораздо большим основанием можно считать именно биогеоценологию, а не ландшафтоведение той особой наукой, возникновение которой предвидел Докучаев и которая не относится ни к географическим, ни к биологическим наукам. Поэтому и биогеоценологический уровень изучения явлений природы не относится к серии биологических уровней; это уровень особого порядка.

Если теперь часто высказывается правильное мнение, что «взаимное проникновение наук, все более тесное и многостороннее взаимодействие их — характерная черта современного этапа развития знания» («Взаимодействие наук при изучении Земли», 1963, стр. 5), то столь же характерно, благодаря этому, для переживаемого момента появление совершенно новых наук. К числу их и принадлежит биогеоценология.

АТМОСФЕРА КАК КОМПОНЕНТ
ЛЕСНОГО БИОГЕОЦЕНОЗА

В биосфере, на правах важнейшего ее компонента, входит самая нижняя приземная часть атмосферы (точнее, тропосферы), отличающаяся наибольшей плотностью газовых масс, наибольшей динамичностью своего физического состояния, а также наиболее тесными взаимосвязями с растительным и животным миром, горными породами, водоемами, почвой.

Атмосфера является сложным газовым телом, проводником энергии, средоточием огромных материальных ресурсов для организмов и областью формирования климата Земли. Воздействие атмосферы на другие компоненты биосферы осуществляется через ряд факторов, из которых основное значение имеют свет, тепло, вода, газовый состав и движение воздуха. Особенно важно воздействие этих факторов атмосферы на растительный покров, играющий на обширных пространствах суши роль главной подстилающей и воспринимающей поверхности планеты. Перечисленные атмосферные факторы, в свою очередь, разнообразно трансформируются другими компонентами биосферы (особенно растительностью), благодаря чему соотношение атмосферы с другими компонентами биосферы носит характер теснейшего, органического взаимодействия (рис. 3). Хотя взаимодействие атмосферы с другими составляющими биосферы достигает максимума в зоне непосредственного их контакта, однако результаты его распространяются далеко за пределы этой контактной зоны, возможно вплоть до озонового экрана (Вернадский, 1927).

За последнее время, например, установлено, что существует связь между погодой и состоянием ионосферы, поскольку атмосферное давление в тропосфере связано с концентрацией ионов на высоте 100—200 км. С изменением давления, естественно, сразу же меняются атмосферные процессы и погода.

В биогеоценотическом отношении особо важное значение имеет состояние атмосферы в приземном слое, под которым понимается непосредственно прилегающий к поверхности земли слой воздуха толщиной 30—50 м. Этот слой выделяется рядом важных особенностей, важнейшие из которых — ослабление вертикальных турбулентных движений по мере приближения к подстилающей поверхности.

Внутри растительных сообществ все свойства атмосферы оказываются глубоко преобразованными. Особенно ярко это выражено в лесных фитоценозах. Под влиянием лесной растительности внутри лесных сообществ изменяются тепловой режим воздуха, его газовый состав, влажность, насыщенность органическими веществами. Лесная растительность существенно изменяет состояние воздуха и на прилегающих безлесных пространствах, содействуя очищению его от пыли и обогащению кислородом, умеряя контрастность в ходе изменений тепла и влажности.

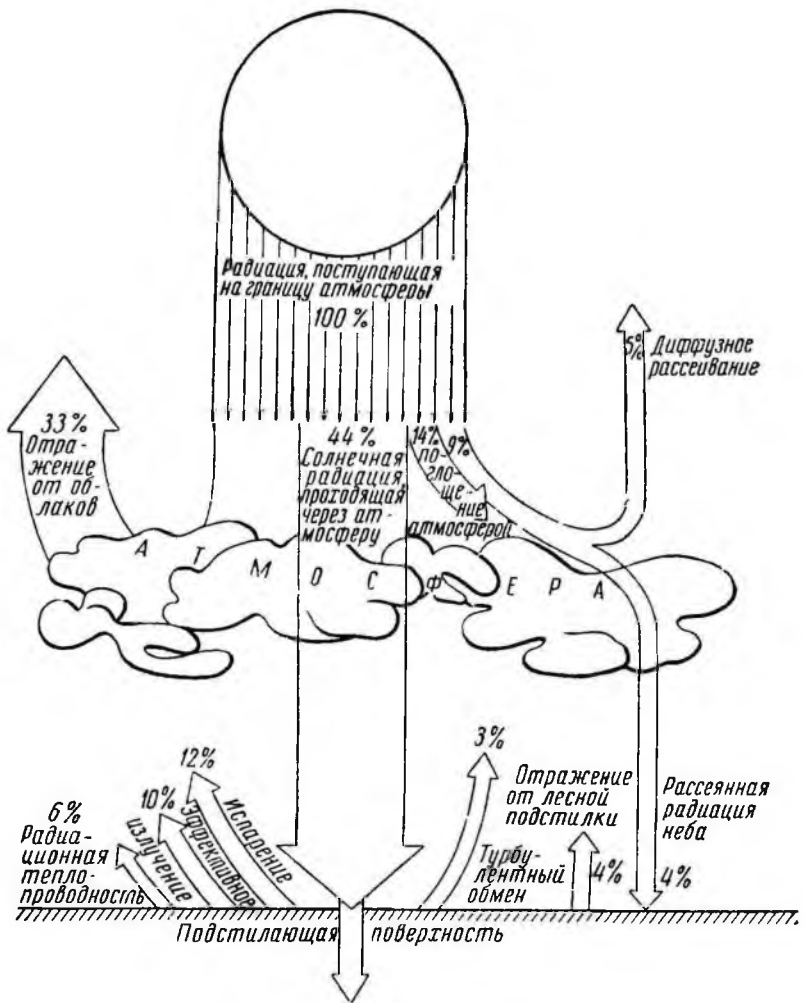


Рис. 3. Баланс солнечной радиации

Рассмотрим теперь более подробно значение главнейших атмосферных факторов для других компонентов биогеоценоза и их влияние на ход и результаты биогеоценозического обмена.

ГАЗОВЫЙ СОСТАВ АТМОСФЕРЫ

Газовый состав атмосферы остается почти неизменным на всей поверхности планеты, несмотря на непрерывное поглощение отдельных ее компонентов (например, кислорода) организмами и в ходе разнообразных абиотических реакций окисления. Такое постоянство состава атмосферы объясняется тем, что наряду с поглощением отдельных ее газов в одних реакциях происходит эквивалентное выделение их в ходе других процессов. Вследствие систематического турбулентного обмена между различными слоями атмосферы воздух непрерывно перемешивается, состав его выравнивается и на всех высотах в атмосфере имеет примерно одинаковое соотношение компонентов: 78,08% азота, 20,95% кислорода, 0,94% аргона и 0,03% углекислого газа и некоторых других газов.

Газообразный азот в биогеоценозических процессах имеет сравнительно небольшое значение, так как большинством организмов он непосред-

ственно не усваивается и в круговорот вовлекается в сравнительно малых масштабах некоторыми микроорганизмами или после окисления в особых случаях (например, при грозových разрядах).

По данным М. А. Бобрицкой (1962), с атмосферными осадками в почву, однако, ежегодно поступает около 3—4,5 кг/га связанного азота (главным образом аммиака).

Наибольшее биогеоценологическое значение из газов воздуха имеют кислород и углекислый газ. В биогеоценологическом обмене они участвуют в колоссальных количествах и составляют основу материального обмена между атмосферой и другими компонентами биогеоценоза.

Кислород акцептируется непосредственно всеми компонентами биогеоценоза, обеспечивая дыхание животных и растений в атмосфере, почве, воде, превращение органических веществ, течение многих химических реакций в горных породах, почве, гидросфере. За исключением зеленых растений, с которыми атмосферный кислород находится в двухстороннем взаимодействии — поглощается при дыхании и выделяется при фотосинтезе, во всех остальных случаях он лишь необратимо потребляется в разнообразных реакциях окисления.

В атмосфере содержание кислорода всегда достаточно высокое для обеспечения любых потребностей растений и животных, но в почве и водоемах его количество нередко ничтожно мало, что накладывает глубокий отпечаток и на органическую жизнь и на физико-химические процессы в горных породах, почвах, водной среде. Для лесных биогеоценозов, за исключением некоторых типов сообществ, хорошо адаптированных к недостатку почвенного кислорода (сообщества болотного кипариса, мангры), недостаточно обильное снабжение кислородом корней ведет к снижению производительности органического вещества древесными растениями и к ослаблению в лесу интенсивности общего метаболизма веществ и энергии.

Углекислый газ акцептируется только сообществами зеленых растений, являясь одним из основных компонентов в синтезе органического вещества хлорофиллом клеток. Другие компоненты биогеоценоза, наоборот, лишь выделяют углекислоту в атмосферу.

В связи с неравномерностью потребления углекислоты растениями в суточном и годичном циклах и, несмотря на выравнивание состава воздуха его движениями, наблюдаются довольно значительные колебания в концентрации CO_2 в приземном слое воздуха.

В летние месяцы количество углекислого газа в воздухе меньше, чем зимой, а днем (особенно к вечеру) меньше, чем ночью. По нашим наблюдениям, в дубовых лесах содержание углекислоты на поверхности почвы в течение суток меняется следующим образом. Если принять содержание углекислоты в 7 час. за 100%, то в 10 час. оно составляет 71%, в 12 час. — 68% и в 18 час. — 57%.

Неодинакова концентрация углекислоты в лесу и в зависимости от высоты над поверхностью почвы. Максимум концентрации приходится на припочвенный слой, минимум на полог кроны деревьев. Например, по нашим наблюдениям, в дубраве на уровне почвы углекислоты содержится 0,68 мг/л, на высоте 5,25 м — 0,46 мг/л, на высоте 11,5 м — 0,46 мг/л, на уровне кроны — 0,44 мг/л.

Содержание углекислоты также варьирует в зависимости от погодных условий, а именно: во влажные и теплые годы углекислоты в воздухе больше, чем в сухие и жаркие (табл. 1).

Несомненны различия в содержании CO_2 в воздухе разных типов растительных сообществ. Так, под пологом леса концентрация CO_2 обычно несколько выше, чем в поле, в дубовых древостоях она выше, чем в сосновых, максимум, видимо, падает на дождевые тропические леса (Ричардс, 1961).

Т а б л и ц а 1

Содержание CO_2 в воздухе (в мг/л) в древостоях двух различных типов леса и в годы различного увлажнения

Среднее за вегетационный период *

Год	Дубовое насаждение на темно-серой почве		Дубовое насаждение на слабоподзоленном солонце	
	не прореженное	прореженное	не прореженное	прореженное
1954 (сухой)	0,518	0,510	0,506	0,524
1955 (влажный)	0,599	0,600	0,547	0,562

* Теллермановское опытное лесничество, Воронежская область.

Колебания в содержании углекислоты, несомненно, отзываются на фотосинтезе зеленых растений. При увеличении ее содержания в воздухе, окружающем растения, ассимиляция усиливается, правда, не совсем пропорционально и до известного в общем небольшого предела, определяемого интенсивностью освещения.

Главным источником углекислоты в воздухе являются дыхание животных и растений и разложение органических веществ в почве микроорганизмами (дыхание почвы). Выделение углекислоты тем энергичнее, чем теплее почва, чем ближе к оптимуму ее влажность и чем больше она содержит органического вещества.

Благодаря непрерывному разложению органических веществ в процессе дыхания и гниения содержание углекислоты в атмосфере в целом поддерживается на постоянном уровне.

Углекислый газ, отличаясь высокой удельной теплоемкостью, играет роль своеобразного экрана, пропускающего тепловые лучи к Земле, но задерживающего тепловые лучи, идущие от Земли. Этим углекислота способствует регулированию температуры воздуха у поверхности Земли.

СОЛНЕЧНАЯ РАДИАЦИЯ

Как уже говорилось, атмосфера является проводником солнечной радиации в биосферу Земли. Под влиянием радиации находятся все процессы, совершающиеся на земной поверхности. От нее зависят освещенность, тепло, движение воздушных масс, увлажнение, ход химических реакций и физических превращений, не говоря уже о биологических явлениях.

Т а б л и ц а 2

Интенсивность солнечной радиации в зависимости от высоты стояния солнца (при реальной атмосфере)
(Тверской, 1948)

Высота стояния солнца, градусы	Напряжение солнечной радиации, ккал/см ²	Высота стояния солнца, градусы	Напряжение солнечной радиации, ккал/см ²
5	0,39	30	1,11
10	0,60	40	1,21
15	0,82	50	1,27
20	0,95	60	1,31

Мощность потока лучистой энергии принято называть интенсивностью радиации и оценивать в калориях на 1 см^2 в минуту.

При прохождении через атмосферу часть солнечной радиации поглощается ею и превращается в другие виды энергии, часть рассеивается облаками, часть — молекулами газов, или другими взвешенными в атмосфере частицами.

Всего таким образом расходуется свыше половины радиации, поступающей на верхнюю границу атмосферы (рис. 4).

Интенсивность радиации, достигающей поверхности Земли, очень различна и зависит от высоты стояния солнца над горизонтом, и следовательно, от географической широты (табл. 3), плотности атмосферы, ее толщины, облачности, содержания водяных паров в атмосфере, времени суток, рельефа местности.

Чем выше солнце-стояние, тем через меньшую толщину проходят солнечные лучи, тем лучше нагревается поверхность Земли, а от нее и приземной слой воздуха (табл. 2).

Толща атмосферы влияет на солнечную

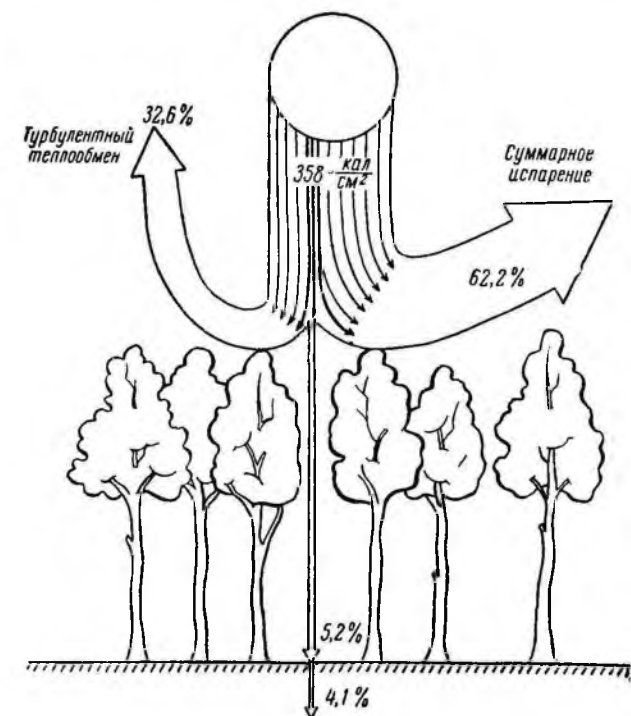


Рис. 4. Средний тепловой баланс за день в июне — августе под 30-летним дубовым древостоем

радиацию, с одной стороны, рассеиванием прямых лучей солнца молекулами газов, входящих в состав атмосферы, с другой — поглощением лучей некоторых областей спектра с соответствующим изменением состава солнечной радиации. В частности, озон, содержащийся в верхних слоях атмосферы, целиком поглощает самые короткие из ультрафиолетовых лучей, не достигающих поэтому поверхности Земли. Водяные пары также изменяют спектральный состав солнечной радиации, поглощая до 20% всей энергии падающих лучей.

Т а б л и ц а 3

Прямая радиация (в ккал/см^2) на различных широтах
(Иванов Л. А., 1929)

Северная широта, градусы	Месяцы					В год
	V	VI	VII	VIII	V — VIII	
80	4,4	3,8	3,5	1,8	13,5	16,8
60	8,4	8,7	8,2	5,0	30,3	43,6
50	9,4	9,7	9,5	7,9	36,5	54,7
45	9,1	10,8	11,9	9,0	40,8	81,9

Суточная сумма солнечной радиации сильно меняется в зависимости от экспозиции склонов и угла их наклона, благодаря чему в любой части земной поверхности, за исключением тропических областей, выделяются экотопы с нормальной для данной местности, повышенной и пониженной радиацией (табл. 4).

Т а б л и ц а 4

Суточные суммы солнечной радиации (в ккал/см²) для среднего дня, при среднем покрытии неба облаками *

Суммарная радиация	Месяцы											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Горизонтальная поверхность	20	41	105	196	278	317	267	220	160	79	25	15
Южный склон 30°	57	93	163	251	307	330	285	260	230	149	61	46
Западный склон	18	41	94	179	247	287	240	203	151	75	24	14
Восточный склон	20	40	90	173	240	280	237	195	146	74	22	16
Северный склон	—	—	—	11	85	170	220	180	121	48	—	—

* Теллермановское опытное лесничество, Воронежская область.

Лучистая энергия солнца является единственным источником энергии, доступным зеленым растениям для синтеза органических веществ. Однако не вся энергия, достигающая поверхности зеленых листьев, фотосинтетически активна.

В прямых солнечных лучах, например, лишь около 35% приходится на долю активных для фотосинтеза лучей. Это количество мало меняется в дневные часы, пока солнце стоит высоко над горизонтом, но сильно снижается при уменьшении высоты стояния солнца.

Максимальной физиологической активностью отличаются оранжево-красные лучи (длина волны 600—700 мк), поглощаемые хлорофиллом. При достаточном количестве световых лучей данного состава у растений наблюдается максимальный урожай органического вещества.

Сине-фиолетовые лучи (400—500 мк) поглощаются хлорофиллом, каротиноидами и другими компонентами клетки, но эффективность этой радиации в два раза меньше, чем оранжево-красных лучей; использование ее задерживает переход растений к цветению, благоприятствует синтезу белков и, по-видимому, влияет на химический состав растений.

Ультрафиолетовые лучи (300—400 мк) предотвращают чрезмерное вытягивание растений. Особенно эффективны в этом отношении лучи длиной до 315 мк.

Короткие ультрафиолетовые лучи (за пределами 300 мк) несут гибель живым организмам, но они поглощаются в верхних слоях атмосферы.

Инфракрасные лучи (750—1000 мк), поглощаемые пигментами растений, имеют ничтожное значение для физиологических процессов. Инфракрасные лучи с длиной волны более 1000 мк в основном поглощаются водой тканей листа. Они участвуют в определении теплового режима растения и, несомненно, влияют на скорость физиологических процессов положительно при температуре до 20° и отрицательно при более высоких температурах (Клешнин, 1954).

Минимальной активностью отличаются зеленые лучи (500—600 мк).

Состав радиации, и в частности содержание в ней физиологически активных лучей (физиологическая радиация), зависит от видов естественного освещения. В прямых лучах солнца физиологической радиации меньше, чем в рассеянном свете, который содержит активных физиологических

лучей около 50—60%. В рассеянной радиации ослабление интенсивности освещения компенсируется улучшением физиологического качества света.

Состав радиации имеет большое значение не только в фотосинтетической работе растительных сообществ, но и в транспирации их.

Эксперименты, поставленные Л. А. Ивановым и Е. В. Юриной (1961), показывают, что наиболее благоприятное влияние на транспирацию растений оказывает естественный белый свет. Замена его монохроматическим светом приводит к снижению интенсивности транспирации. При этом разные растения неодинаково реагируют на состав падающего света. У березы, акации, сосны интенсивность транспирации повышается при красном свете, а у ели и рябины при синем. Самая низкая интенсивность транспирации у опытных растений наблюдалась при зеленом свете.

Использование физиологической радиации растениями не отличается высоким коэффициентом. Например, в лесу, при оптимальной густоте древостоя на образование органического вещества используется всего около 3% энергии, а от полной радиации примерно в два раза ниже, т. е. около 1,5%.

РАДИАЦИЯ ВНУТРИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Солнечные лучи, падающие на густо облиственный полог растительных сообществ, частью поглощаются растениями, частью отражаются от них, частью проникают внутрь растительной заросли. Естественно, что радиация, проникающая сквозь полог зеленых растений, сильно отличается от падающей на кроны не только меньшей интенсивностью, но и своим качеством.

В лесу, например, под пологом деревьев свет состоит из: 1) рассеянного, отраженного от неба и облаков; 2) рассеянного, отраженного вниз кронами; 3) рассеянного, прошедшего сквозь листья; 4) из прямых солнечных лучей, проникающих в ясные дни между листьями и создающих солнечные блики. Соотношение между перечисленными видами радиации в растительном сообществе находится в зависимости от сомкнутости и густоты полога растений, особенностей крон и видового состава растений.

По наблюдениям в лесных сообществах, интенсивность прямого света под пологом древостоя сильно ослаблена и уменьшается пропорционально квадрату расстояния от просвета в кроне до солнечного пятна внизу. Радиация солнечных бликов (пятен) под пологом леса на 25—50% слабее прямой радиации открытого места. Продолжительность освещения любого солнечного пятна в лесу значительно меньше открытого места, поскольку солнечные блики непрерывно перемещаются и освещают одно и то же пятно на поверхности почвы всего на 15—30 мин. и меньше. Даже в ясные солнечные дни продолжительность прямого освещения под пологом леса не больше половины зрочного освещения вне леса. Например, в елово-лиственничном лесу даже при небольшой сомкнутости крон (0,5) продолжительность освещения прямыми солнечными лучами не достигает половины возможной. В густом лесу продолжительность освещения не превышает 10% от полного дневного освещения.

Свои существенные особенности имеет в лесу и рассеянная радиация. По наблюдениям Л. А. Иванова, рассеянный свет в лесу беднее активными для фотосинтеза лучами, вследствие изменения качества света отражением и поглощением кронами деревьев в сторону преобладания зеленых лучей. Если на открытом месте активные лучи составляют 48—49% рассеянного света при облачном небе, то в сосновом лесу сомкнутостью 0,5—0,6 на их долю приходится не более 30%. В дубовом лесу активность лучей в зависимости от густоты насаждений колеблется от 2 до 13%, в ясеневом от 12—18%.

Фильтрация света древесным пологом отчетливо выявляется при анализе спектрального состава радиации, проникающей в глубь насаждений весной в период облиствения и летом при полном облиствении деревьев (табл. 5).

Т а б л и ц а 5

*Качество света (% от радиации соответствующей длины волны, падающей на верхнюю поверхность древостоя) под пологом дубового леса в зависимости от степени развития листьев **

Дата наблюдения, фенофаза	Длина световой волны						
	0,730 красный	0,615 оранже- вый	0,580 желтый	0,530 зеленый	0,463 голубой	0,420 фиолето- вый	0,330 ультра- фиолето- вый
18.III. Почки не распустились	63	57	53	49	48	47	45
15.IV. Начало распускания почек	61	44	39	38	37	38	32
10.V. Лист распустился	21	7	7	6	6	6	5
4—25.VI. Полный лист	15	5	5	4	3	3	3

* Теллермановское лесничество, Воронежская область. Древостой в возрасте 23 лет, при сомнучности крон 0,9—1,0.

Как видно из таблицы, по мере развития листьев, радиация под пологом леса во всех частях спектра непрерывно уменьшается, причем в голубой (коротковолновой части) значительно больше, чем в красной.

Поступление солнечной энергии на подстилающую поверхность определяет активность переноса тепла и влаги, а также суточные изменения метеорологических элементов в приземном слое атмосферы. Как известно, основной приходной статьей радиационного баланса является суммарная радиация, состоящая из прямой и рассеянной радиации. Под полог древостоев поступает лишь небольшая часть суммарной радиации, разная в лесах из разных пород, разных типов и разного возраста. Так, по нашим наблюдениям, под полог сосняка лишайниково-мшистого поступает до 40% радиации, сосняка сфагнового 36%, сосняка брусничника 25%, сосняка молиниевое 16%, сосняка черничника — 20%, сосняка мшистого 16% и ельника кисличника 5% от открытого места.

По нашим наблюдениям, в Теллермановских дубравах интенсивность радиации под пологом древостоев заметно увеличивается по мере ухудшения лесорастительных условий (табл. 6). В частности, в солонцовой дубраве с наиболее низкой производительностью древостоя радиация под пологом в три раза выше, чем под пологом самой производительной снытевой дубравы.

Радиация под пологом леса сильно изменяется в зависимости от высоты над поверхностью почвы. Например, если над поверхностью крон 100-летнего соснового древостоя суммарная радиация равняется 100%, то у нижнего основания крон она составляет 30%, на высоте 1 м над почвой 25%, над травяным покровом 10%, а в травяном покрове у поверхности почвы менее 5%.

Очень существенно изменяется радиация под пологом древостоя и в связи с его возрастом. В бору брусничнике, например, суммарная радиация в 15-летнем возрасте составляет около 36%, в 30-летнем 16%, в 70-летнем 23%, в 100-летнем 31% (Сахаров, 1948). В осоково-снытевой дубраве, по нашим наблюдениям, суммарная радиация под пологом леса в возрасте 20 лет составляет около 2% от радиации открытого места, в возрасте 35, 50 и 70 лет 4%; в возрасте 230 лет 6%.

Суммарная радиация в разных типах леса
(средние данные из наблюдений в солнечные дни на 15-е число каждого месяца)*

Типы леса	Радиация под пологом леса			Радиация над пологом леса, кал/см ² /мин	
	суммарная **	рассеянная ***	отраженная ****	суммарная	рассеянная
Снытевая дубрава	2,9	10,0	30,0	0,69	0,15
Осоково-липовая дубрава	4,0	19,5	24,5	0,82	0,21
Ясене-осоково-снытевая дубрава	4,4	18,0	31,2	0,69	0,22
Полево-кленовая дубрава	4,04	10,1	27,1	0,66	0,17
Бересклетовая дубрава	7,16	33,2	33,3	0,75	0,18
Солонцовая дубрава	8,7	40,4	25,4	0,64	0,11

* Теллермановское опытное лесничество, Воронежская область.

** В % от радиации над пологом леса.

*** В % от рассеянной радиации над пологом древостоя.

**** В % от суммарной радиации для данного типа леса.

Как видим, радиационный режим в лесу очень изменчив и зависит от состава пород, возраста, ярусности и сомкнутости древостоев.

Радиация, естественно, изменяется не только в сообществах древесных растений. Ее трансформация хорошо прослеживается и в травяных фитоценозах, например на лесосеках, как это видно из следующих данных (в кал/см² в минуту):

Оголенная почва	1,11
Над покровом трав на высоте 100 см от поверхности почвы	1,11
Внутри заросли травяных растений на высоте от поверхности почвы	
50 см	0,92
10 см	0,25
0 см	0,17

Таким образом, и внутри травяных сообществ существует сложный радиационный обмен, обусловленный поглощением, пропусканием и отражением части радиации надземными органами зеленых растений.

Поступающая в лесной биогеоценоз радиация расходуется на суммарное испарение с поверхности травяного полога, на турбулентный теплообмен между лесом и атмосферой, на нагревание почвы и растений, а также на испарение с поверхности почвы и травяного покрова. Схематическое представление об этом может дать прилагаемый рисунок (рис. 4) распределения статей расхода падающей энергии в 30-летнем дубовом лесу в июле — августе в Теллермановском лесхозе Воронежской области.

ОСВЕЩЕНИЕ ВНУТРИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Освещение под пологом леса, как и радиация, неодинаково на разной высоте от поверхности почвы и в древостоях разных пород, возраста сомкнутости крон и пр. (табл. 7).

Как видно из таблицы, освещение в любом лесу убывает от кроны к почве. На уровне последней минимальных значений освещенность достигает в молодых сомкнутых древостоях, где до высоты 3 м нет ни живых

Т а б л и ц а 7

Освещение на разных высотах в дубовых древостоях различного возраста
(среднее из наблюдений в солнечные дни на 15-е число каждого летнего месяца *)

Высота от почвы	Возраст, лет											
	13		22		42		56		135		220	
	лк	%	лк	%	лк	%	лк	%	лк	%	лк	%
На почве	350	0,6	454	0,8	1 038	1,6	1 317	1,9	1 383	2,1	1 143	1,7
1,3 м	506	0,8	796	1,3	1 393	2,2	2 986	4,1	3 686	5,7	5 119	7,5
1/3 высоты древостоя	385	0,6	1 293	2,2	2 893	4,1	3 468	5,1	4 208	6,6	7 167	10,6
0,5 высоты древостоя	625	1,2	1 660	2,8	3 693	5,8	7 695	10,1	11 563	18,0	14 921	21,0
Между кронами . .	1 925	3,2	3 069	5,1	6 394	10,0	12 000	17,7	38 493	59,0	48 659	72,5
Над кронами . . .	64 210		62 377		64 318		68 508		65 000		68 217	100,0

* Теллермановское опытное лесничество, Воронежская область.

растений, ни живых ветвей деревьев. Вместе с тем очевидно, что верхние части крон всех деревьев хорошо освещены и здесь рост в высоту не лимитируется ни в одну из фаз развития древостоя.

Преобразование освещенности под пологом леса имеет очень важное значение для развития нижних ярусов леса — второго яруса, подлеска, травяного покрова. Так, если под пологом 13-летних древостоев с освещением на поверхности почвы до 0,6% от открытого места почти совсем отсутствуют травяные растения, то в 22-летнем лесу с освещением на почве 0,8% от открытого места уже имеется до 120 кг/га трав в сухом состоянии, в 42-летнем древостое с освещением на уровне почвы в 1,6% — 264 кг/га, а в 56-летнем — 475 кг/га. Наибольшая масса травы бывает под пологом 135-летних древостоев с освещением на поверхности почвы в 2,1% от открытого места.

Освещение под пологом лесных сообществ отличается большим непостоянством также по типам леса (табл. 8).

Т а б л и ц а 8

Освещение (в лк) в различных типах леса

(среднее из наблюдений в солнечные дни на 15-е число каждого летнего месяца *)

Тип леса	Освещение леса на высоте, м			
	на почве	0,5	1,3	10
Снытевая дубрава	628	884	1 676	20 689
Липово-осоковая дубрава	1 248	1 676	2 347	21 689
Снытево-осоковая дубрава	1 543	1 994	5 119	24 689
Полево-кленовая дубрава	790	1 624	3 454	31 424
Бересклетовая дубрава	676	2 654	6 277	36 983
Открытое место	65 000	65 000	65 000	65 000

* Теллермановское опытное лесничество, Воронежская область.

На поверхности почвы наиболее низкая освещенность наблюдается в типах леса, имеющих густой подлесок или приуроченных к склонам северной экспозиции.

Между кронами в спелых древостоях всех типов леса освещенность варьирует от 45 до 50 тыс. лк и вполне благоприятна для равномерного прироста по диаметру.

В спелых и перестойных древостоях перемена условий освещения не производит особенно эффективного действия на прирост. Зато в молодняках и приспевающих древостоях изменение освещенности может оказать существенное влияние на прирост деревьев (световой прирост после рубок ухода). Особенно отзывчивы светолюбивые породы.

Для лесного хозяйства очень важно установление количества поглощаемого и усваиваемого света в процессе фотосинтеза.

На фотосинтез или построение органического вещества потребляется только 0,5—1,0%, максимум до 5%, солнечной энергии. Эти величины обычно называются коэффициентами использования солнечной энергии для производства урожая или растительной массы.

Рассматривая площадь, занятую лесом, как зеленый экран, использующий часть поглощаемого света на синтез органического вещества, можно сказать, что он использует для фотосинтеза лишь весьма небольшую часть. Остальная часть света отражается от поверхности листьев или поглощается ими и вызывает ускоренное испарение воды.

По данным Л. А. Иванова (1946), количество света, поглощаемого одним деревом, определяется следующим выражением:

$$Q = (1 - L) : N,$$

где Q — количество солнечной энергии, падающей на гектар, или единица интенсивности света, падающего на кроны; L — часть ее, проходящая через полог; $(1 - L)$ — интенсивность света, задерживаемого кронами (коэффициент затенения); N — число стволов на гектар.

Количество света, поглощаемого одним деревом, зависит от густоты древостоя (при полном развитии крон). Наибольшее поглощение может быть при 1—2 тыс. стволов на гектар, при увеличении количества деревьев величина поглощения на одно дерево уменьшается. Листья различных пород поглощают разное количество света. В то же время кроны разных пород имеют сходные величины поглощения активных лучей, в силу чего общая продукция органической массы однообразных древостоев различных пород (сосны, ели или березы) почти одинакова.

Эти породы в условиях Ленинградской области дают в год около 5,5—5,6 т/га сухого органического вещества.

Сказанное, однако, не означает, что все упомянутые древесные породы дают одинаковое количество древесины, так как у одних на древесину идет больше продуктов фотосинтеза, а у других — меньше. Остаток также по-разному распределяется на листья, корни, кору и пр. Сравнивая количество поглощенного света с количеством древесины, даваемой различными породами, Л. А. Иванов (1946) установил, что наиболее экономно и продуктивно использует свет сосна. Для образования древесины ей требуется в два раза меньше света, чем дубу.

При оптимальной густоте сосновых и дубовых древостоев экономический коэффициент использования света оказался равным 3% от активного света и около 1,5% от полной радиации. Если считать не всю органическую массу, а только древесину, то коэффициент использования света уменьшается до 2%.

При определении урожая органической массы древостоев важно знать не только общую продуктивность фотосинтеза, но и продуктивность хозяйственно ценных частей дерева. Для выражения зависимости размеров урожая деловой древесины от размеров и работы фотосинтезирующего аппарата растений следует в расчет вводить коэффициент выхода используемой древесины, зависящей от возраста древостоев. Коэффициент характеризует долю сухого вещества в используемой части древостоя. Он, вероятно, будет существенно варьировать в биогеоценозах различного типа, однако конкретных материалов пока еще не имеется.

ТЕПЛОВОЙ РЕЖИМ АТМОСФЕРЫ

Тепловой режим атмосферы имеет особенно важное значение для функционирования биосферы, поскольку нет процессов, которые бы не зависели от условий тепла. Главным источником тепла на земной поверхности является солнечная радиация. Непосредственно от Солнца, однако, нагреваются лишь самые верхние слои атмосферы. Тропосфера же нагревается в основном от земной поверхности в результате турбулентного обмена и теплового излучения Земли. В нагреве воздуха участвует как прямая, так и рассеянная радиация. В различных пунктах Земли приток тепла и нагрев атмосферы очень различен, поскольку весьма неодинаково складывается в разных местах соотношение прямой и рассеянной радиации, неодинаковы прозрачность атмосферы, высота стояния солнца и связанная с ними интенсивность радиации. Важную роль играет также циркуляция атмосферы, а в пределах более ограниченных районов формы рельефа и экспозиция склонов. Дифференцирующее действие последних связано с особенностями нагрева солнцем различно ориентированных по странам света склонов и с условиями стока с них воздушных масс. Известно, что в северном полушарии наибольшее количество тепла поступает на южные склоны весной и осенью, т. е. когда солнце стоит невысоко над горизонтом. В частности, на широте 60° южные склоны с уклоном 30° в апреле получают на 50% больше солнечного тепла, чем равнины, на широте 50° эти же склоны получают тепла на 28% больше, чем ровные места. В период наиболее высокого солнцестояния различия в поступлении прямой солнечной радиации сглаживаются как по широте, так и на склонах разной экспозиции. В это время даже крутые северные склоны получают до 80% радиации, поступающей на равнинные поверхности.

За исключением тропической зоны, где тепло распределяется почти равномерно в течение круглого года, тепловой режим атмосферы на остальной части земной поверхности очень неравномерен и в годичном цикле теплые периоды закономерно сменяются холодными. Наступление холодного времени отмечается спадом жизнедеятельности растений, животных и микроорганизмов, крутоворота воды и течения химических реакций тем более глубоко (вплоть до полного охлаждения), чем сильнее холода и продолжительнее период холодной части года. Существенное влияние на активность компонентов биосферы и их взаимосвязи оказывают также перемены в тепловом режиме местности, наблюдающиеся год от году и в течение суток.

Связи тепла с разными компонентами биосферы достаточно специфичны и нуждаются в раздельном анализе.

Связи тепла с фитоценозами имеют первостепенное биосферное значение, поскольку тепло вместе с водой определяет главные особенности масштаба, формы и ритма биосферной работы фитоценозов. Напомним, что тепловой режим атмосферы определяет широтную и вертикальную зональность растительного покрова, прямо и косвенно влияет на фотосинтез, транспирацию, дыхание, минеральное и водное питание, рост растений, накопление и разложение органического вещества, то усиливая, то ослабляя их ход.

Недостатком атмосферного тепла и краткостью теплого времени года определяют северные и верхние (в горах) пределы распространения лесных биосферных формаций, границы многих лесных формаций и отдельных древесных пород, а также медленный рост деревьев в приполярных странах и высокогорьях. Свое специфическое действие на фитоценозы (особенно лесные) имеют перепады тепла и крайности холодных периодов года. При сильных морозах, особенно чередующихся с оттепелями, у древесных растений на стволах и сучьях часто образуются морозобойные трещины, обмерзают молодые побеги, цветочные почки, а иногда гибнут и

целые растения казалось бы совершенно холодостойких видов, как это, например, наблюдалось у ели под Архангельском зимой в 1939/40 г., когда температура воздуха снижалась до 45° мороза и ниже.

Очень существенны для лесных фитоценозов также снижения температур воздуха (ниже 5°) в начале и в конце периода вегетации. Такие снижения температуры могут быть связаны или с вторжением холодных масс воздуха (адвективные заморозки) или с охлаждением поверхности почвы при ночном лучеиспускании (радиационные заморозки). Весенними заморозками часто очень сильно побиваются цветки, молодые листья и молодые побеги древесных пород, в результате чего резко уменьшается плодоношение и прирост растений в высоту и по диаметру. Раннеосенними заморозками сильно повреждается молодая, не успевшая вызреть побег, в результате чего происходит смена верхушечных побегов, с последующим искривлением стволов или многовершинностью их.

Особенно сильно действие заморозков в котловинных понижениях рельефа, в мелких долинах, на полянах среди лесов (особенно с густым подлеском). Здесь часто образуются так называемые озера холода, или морозобойные ямы, и очень сильно сокращается безморозный период, как это видно из табл. 9.

Т а б л и ц а 9

Средняя длительность безморозного периода на высоте 1,5—2,0 м над поверхностью почвы в зависимости от местоположения поля (Гольцберг, 1957)

Местоположение	Безморозные периоды, дни		
	весна	осень	всего
Вершины и верхние части склонов . . .	+10	+10	+20
Широкие (более 1 км) долины	0	0	0
Долины при слабохолмистом рельефе . .	-5	-7	-12
Долины глубиной более [50 м в холмистой местности	-6, -10	-10, -15	-16, -25
Замкнутые долины глубиной более 50 м и котловины в горах	-12, -18	-18, -22	-30, -40
Горное плато	-5	-10	-15
Долины больших рек, побережья больших озер и водохранилищ	+5	+10	+15

Очень резко влияние тепла на фитоценозы проявляется в транспирации растений. Л. А. Иванов (1946) установил прямую зависимость между температурой воздуха и транспирацией у древесных пород, что позволило ему предложить термовесовой метод учета последней. По данным А. А. Молчанова (1952), связь между транспирацией и температурой воздуха более сложная. При среднемесячных температурах до 10° зависимость между температурой воздуха и транспирацией выражается слегка поднимающейся прямой, с уровня 10—12° и выше кривая круто идет вверх до температуры 25—30°, после чего начинает резко падать.

Связи фитоценозов с тепловым режимом воздуха очень динамичны, и один и тот же режим тепла может весьма неодинаково действовать на фитоценоз в связи с неодинаковым состоянием других сопровождающих факторов и с различиями в фазах развития растений сообщества, поскольку для прохождения разных фаз растениям необходимы различные тепловые условия.

Наряду с прямыми действиями тепла на растительные сообщества

имеется еще обширное поле разнообразных косвенных влияний его через другие стороны атмосферы (свет, влажность воздуха), почву, работу микроорганизмов. Наконец, при оценке связей атмосферного тепла с фитоценозами суши надо иметь в виду, что тепловой режим в нижней зоне тропосферы в сильной степени преобразован растительными сообществами.

Лес особенно сильно изменяет тепловой режим, причем не только под кронами деревьев и внутри крон, но и над кронами в силу излучения тепла с их верхней поверхности. Это действие леса тем сильнее, чем больше сомкнутость и высота древостоя. Кроны деревьев — сильный экран как для падающего света, так и для проникновения тепла. Поэтому чем гуще древостой и чем он выше, тем хуже прогревается под ним воздух и почва.

Преобразующее действие древесного полога на тепловой режим изменяется в зависимости от типов леса и тем сильнее, чем больше разница их по составу пород, по положению в рельефе и по лесорастительным свойствам почв. В пределах же одного типа леса температура воздуха под пологом леса существенно меняется в связи с возрастом древостоя, причем разница температур в древостоях различного возраста одного типа леса нередко может превосходить разницу температур воздуха между разными типами леса.

По нашим наблюдениям в Теллермановском лесничестве, наибольшая средняя и максимальная температуры наблюдаются на вырубке в четырехлетнем древостое (табл. 10). Минимальная температура также ниже всего

Т а б л и ц а 10

*Среднемесячные и крайние температуры воздуха (в °С) на высоте 2 м от поверхности почвы в 1954 г. в дубовых древостоях различного возраста в типе леса осоково-снытьевая дубрава **

Месяц	Возраст, лет														
	4			23			45			58			220		
	Средняя	Максимальная	Минимальная	Средняя	Максимальная	Минимальная	Средняя	Максимальная	Минимальная	Средняя	Максимальная	Минимальная	Средняя	Максимальная	Минимальная
Май	16,3	34,1	-2,8	14,1	32,1	1,8	15,3	32,3	-1,5	16,5	32,4	-2,0	14,7	32,8	-2,2
Июнь	19,4	25,6	4,1	16,2	25,1	6,5	19,7	28,7	6,5	19,9	28,9	6,4	17,4	29,6	6,4
Июль	21,1	33,5	5,5	19,2	26,2	7,5	20,9	31,6	7,7	20,3	31,7	7,4	19,9	32,2	7,2
Август	18,6	32,2	4,5	17,1	23,4	8,5	18,1	32,0	8,8	18,2	32,1	8,9	17,7	32,3	8,8
Сентябрь	13,4	29,0	0,5	12,6	20,5	1,5	13,7	25,3	1,9	13,8	25,4	0,9	13,1	25,5	0,7

* Теллермановское опытное лесничество, Воронежская область.

на вырубке. С увеличением возраста древостоев температура воздуха (по измерениям на высоте 2 м) начинает заметно уменьшаться и наибольшего снижения достигает в 23-летнем древостое. По сравнению с четырехлетним древостоем разница в среднесуточных температурах может достигать 3,2°. Позже наблюдается некоторое повышение температуры. Зимой разницы в температурах воздуха в древостоях разного возраста почти нет.

Степень трансформации температуры воздуха древостоем, естественно, неодинакова на разных высотных уровнях, что хорошо прослеживается в лесах любого возраста (табл. 11).

Особенно сильно по всем показателям выделяется уровень верхней границы древесного полога. Здесь выше всего и среднесуточные и максималь-

Средняя температура воздуха за вегетационный период в 1954 г. на разных высотах от поверхности почвы в дубовых древостоях различного возраста *

Высота установки термометра, м	Температура, °С			Относительная влажность воздуха, %
	средняя	максимальная	минимальная	
<i>Возраст древостоя 6 лет, высота 2,2 м</i>				
4,2	17,0	25,0	5,3	74
2,2	17,3	33,4	2,8	77
1,0	16,9	27,9	4,5	86
0,05	15,4	22,9	4,7	94
0,00	15,3	22,0	4,8	98
<i>Возраст древостоя 27 лет, высота 9,2 м</i>				
11,2	17,0	25,8	5,1	75
9,2	17,2	33,6	2,6	77
4,0	16,3	26,7	4,4	85
2,0	15,9	24,9	4,4	86
0,05	15,6	22,7	4,7	92
0,00	15,3	21,9	5,8	98
<i>Возраст древостоя 220 лет, высота 31 м</i>				
33	17,3	25,9	5,1	76
31	17,4	30,8	3,8	78
20	17,2	28,9	4,4	81
10	16,4	26,8	4,4	86
2	16,2	28,9	4,5	85
0,00	15,5	22,9	5,8	98

* Теллермановское опытное лесничество, Воронежская область.

ные температуры и, наоборот, ниже всего минимальные. Это наиболее контрастный уровень лесного биогеоценоза.

Зимой в безлистных древостоях градиенты температуры в лесу исчезают. В пасмурные дни различия в температуре под пологом лесов разного типа и возраста сильно уменьшаются.

Влияние леса на температуру воздуха явно распространяется на некоторое расстояние от него по горизонтали.

В частности, лес в значительной степени смягчает заморозки и сокращает их продолжительность на вырубках, а также снижает высокие температуры на полях. По нашим наблюдениям в Теллермановском опытном лесничестве, при заморозках с температурой -4° , на 300-метровой лесосеке температура ниже 0° держалась 8 час., на 100-метровых — 5,5 часа, на 50-метровых — 3,7 часа, а на 30-метровых только 2,3 часа. В степи высокие температуры воздуха существенно снижаются близ стены леса и тем сильнее, чем выше температура воздуха (табл. 12).

Влияние леса на изменение температуры воздуха на вырубке распространяется в ночное время на 40—50, в дневное на 20—30 м от стены леса. Редины способствуют растеканию теплого воздуха в полные древостой на расстояние до 50 м, а полные насаждения в ночное время способствуют прогреванию редины на расстояние 30—40 м. Вырубки утепляют воздух леса на расстояние до 60—80 м.

Таким образом, термическое влияние одного биогеоценоза на другой по латерали может достигать 50—100 м.

Т а б л и ц а 12

Температура воздуха на высоте 2 м от поверхности почвы в солнечную погоду в степи при различном удалении от стены леса (Молчанов, 1961) *

Время суток, час	Температура, °С							
	в лесу	у стены леса	в степи, на расстоянии от стены леса, м					
			5	10	20	50	240	300
9	29,6	29,6	30,8	31,6	30,6	30,2	30,1	30,1
11	35,0	34,4	37,0	37,0	35,6	35,1	34,7	34,8
13	37,2	37,8	40,0	39,2	37,8	37,7	37,5	37,6
15	35,8	35,8	36,8	37,2	36,9	36,5	36,2	36,4
17	35,9	36,6	37,0	37,6	37,0	36,8	36,6	36,5
19	32,8	33,5	33,8	34,4	34,0	33,7	33,4	34,4
21	31,4	32,4	32,3	34,2	32,8	32,1	32,0	32,0
23	30,1	30,9	29,1	27,9	26,8	26,3	25,8	25,8

* Теллермановское опытное лесничество, Воронежская область.

Связи атмосферного тепла с почвой в большинстве случаев сильно опосредованы растительными сообществами, поскольку подстилающей поверхностью для солнечных лучей является обычно не обнаженная поверхность почв (или вообще субстрата), а зеленые массы растений. Опосредованность связей тем сильнее, чем плотнее зеленый экран и чем толще слой атмосферы, в котором распределена надземная масса фитоценоза. Покрытая растениями почва нагревается медленнее и слабее открытой, но охлаждается тоже медленнее и не так сильно и благодаря этому тепловой режим почв под растительными сообществами оказывается более равномерным, менее контрастным, чем на участках, лишенных растительности (табл. 13).

Т а б л и ц а 13

Среднемесячная температура почвы на вырубке (в °С) *

Месяц	Температура на глубине, см							
	5	10	15	30	5	10	15	30
	с травяным покровом				без травяного покрова			
Июнь . . .	14,5	13,8	13,4	12,8	17,8	16,9	15,8	14,8
Июль . . .	15,7	15,3	14,9	14,6	20,2	17,9	16,8	16,3
Август . .	15,7	15,6	15,0	14,8	18,8	17,6	16,8	16,6
Сентябрь .	11,9	11,9	12,0	12,0	13,3	13,0	12,9	12,8

* Теллермановское опытное лесничество, Воронежская область.

Нагрев почвы зависит также от ее теплопроводности, обусловливаемой сложением почвы, ее механическим составом, степенью увлажнения. Плотные почвы прогреваются и остывают сильнее рыхлых, сухие прогреваются сильнее влажных и т. д. На нагрев почвы сильно влияет экспозиция склонов.

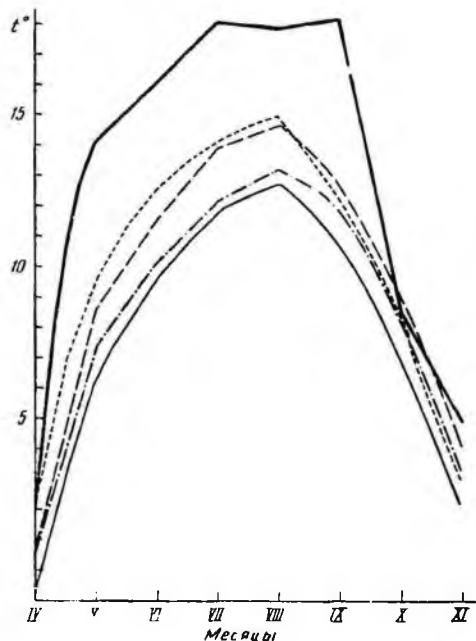
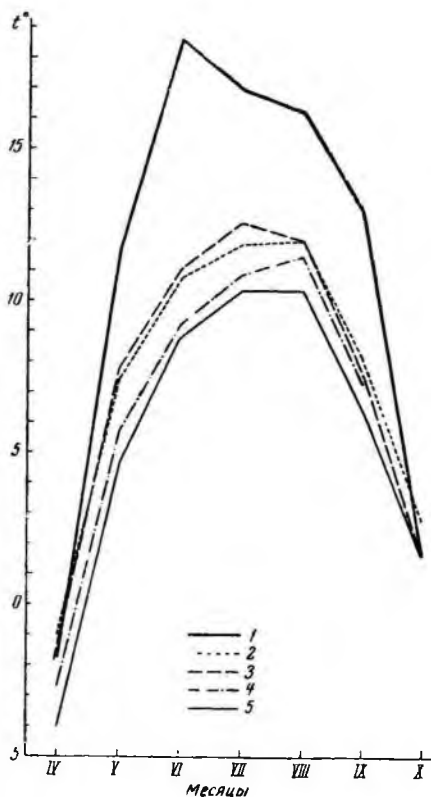


Рис. 5. Температура почвы в апреле — октябре на глубине 5 см в различных типах леса.

Рис. 6. Температура почвы в апреле — ноябре на глубине 50 см в различных типах леса.

Обозначения те же, что на рис. 5

1 — солонцовая поляна; 2 — вырубка;
3 — бересклетовая дубрава; 4 — осиново-сныте-
вая дубрава; 5 — вязовник лещиновый

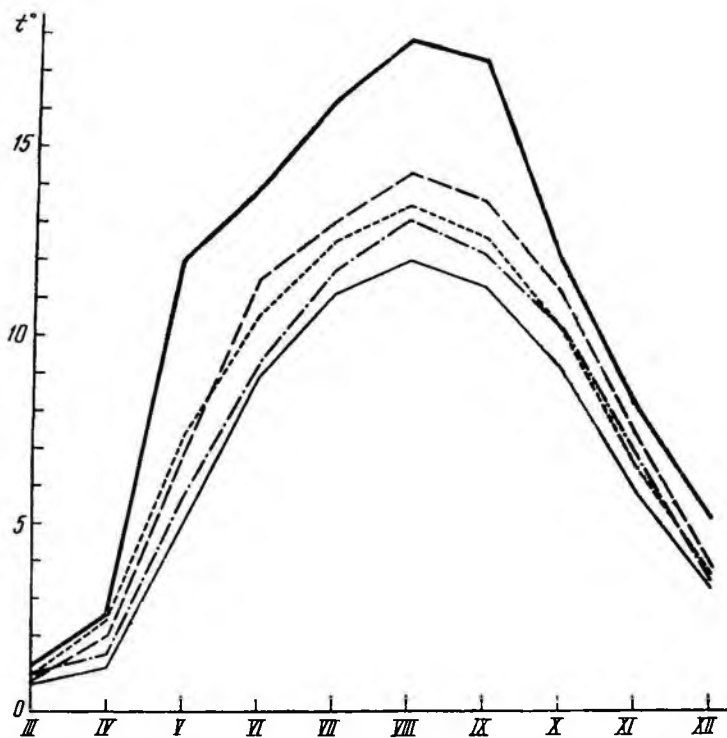


Рис. 7. Температура почвы в марте—октябре на глубине 100 см в различных типах леса.

Обозначения те же, что на рис. 5

Тепловой режим почв имеет важное биогеоценотическое значение, поскольку сильнейшим образом влияет на разложение органического вещества на почве и в почве и на интенсивность его круговорота, а также на все химические и физические процессы в почвенной толще.

В лесах тепловой режим почвы существенно варьирует в зависимости от типа леса (рис. 5, 6, 7, 8), состава, возраста и сомкнутости древостоев (табл. 14).

Т а б л и ц а 14

Температура почвы под пологом древостоев различного возраста (в °С)

Возраст древостоя, лет	Температура, °С, на глубине, см				
	5	10	15	30	50

Осоково-снытевая дубрава. Теллермановское опытное лесничество

Июль 1954 г. (средняя за месяц)

Двухлетняя вырубка	18,7	17,5	16,9	16,5	15,8
22	14,9	13,7	13,0	12,6	11,4
42	16,3	15,4	14,6	14,3	13,4
56	16,1	15,1	14,3	13,9	13,1
220	15,5	14,3	13,8	13,2	12,6

Сосняк-брусничник. Прокудин бор Московской области

Период с 15.VI по 15.VII—1947 г. (средняя за период)

Вырубка	19,6	18,0	16,8	16,1
33	12,6	12,3	11,9	10,9
65	16,6	16,0	14,8	14,0
150	17,9	16,9	15,6	14,7

Наименьшая температура почвы наблюдается в молодых сильно сомкнутых древостоях (стадия жердняка). В дальнейшем, по мере увеличения возраста древостоев, температура почвы повышается, так как сомкнутость древостоя уменьшается. Существенные коррективы в эту закономер-

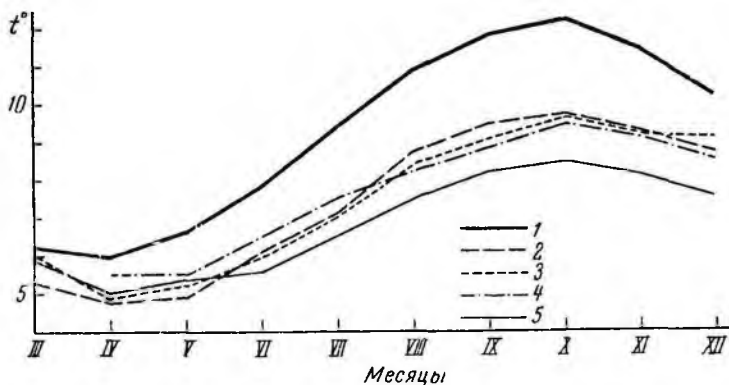


Рис. 8. Температура почвы в марте—декабре на глубине 320 см в различных типах леса.

Обозначения те же, что на рис. 5.

ность вносят форма и состав древостоев, на что уже обращал внимание М. И. Сахаров (1948). По нашим наблюдениям, в сосновых борах Подмоскovie, наличие в сосняках второго яруса ели сильно снижает температуру почвы — на 4—5° по сравнению с сосняком того же возраста, но без яруса ели (табл. 15).

Т а б л и ц а 15

*Средняя температура почвы за период с 15 июня по 15 июля 1947 г. в древостоях разной формы **

Возраст древостоя, лет	Температура, °С, на глубине, см			
	5	10	20	30
Вырубка	19,6	18,0	16,8	16,1
10С, 150 лет, сомкнутость 0,8 . . .	17,9	16,9	15,6	14,7
10С, 150 лет, с густым еловым ярусом	12,8	11,4	10,5	10,0

* Прокудин бор, Московская область.

Таким образом, растительность, находясь в тесной зависимости от теплового режима почвы, в свою очередь, существенно изменяет тепловой режим почвы по сравнению с открытыми участками.

ВЛАЖНОСТЬ АТМОСФЕРЫ

Влажность атмосферы имеет очень важное значение в биогеоценотическом обмене между всеми компонентами биогеоценоза, но особенно тесная связь ее отмечается с фитоценозами и почвами. Влияя так или иначе на все стороны жизни растений и почвы, влажность воздуха наиболее сильно воздействует на влагообмен их с атмосферой, то усиливает его, то ослабляет.

Особенно важна в этом отношении величина дефицита водяных паров в атмосфере. Чем выше дефицит, тем сильнее и физическое испарение воды, и транспирация ее растениями сообществ. При благоприятной влажности воздуха транспирационный аппарат растений работает нормально и влагообмен происходит оптимально. Недостаток влажности воздуха вызывает спад тургора клеток растений, а при сочетании с высокой температурой и необратимое увядание растений.

Особенно пагубно действие сухости воздуха на растения в период суховея, когда солнце обжигает землю горячими лучами, а ветер при недостатке влажности воздуха содействует усилению транспирации.

Суховейная погода наступает, когда относительная влажность воздуха падает ниже 30%, скорость ветра превышает 5 м/сек, а температура воздуха поднимается выше 25°.

По интенсивности вредного действия на растительность суховея могут быть расчленены на несколько классов (табл. 16).

Надо, однако, иметь в виду, что вредность суховея зависит еще от влажности почвы до наступления суховея.

Чем влажнее почва перед суховеем, тем меньше вреда причиняет суховей. М. С. Кулик (1957) полагает, что если запасы продуктивной влаги в слое почвы 0—20 см больше 20 мм, то отрицательное влияние суховея в основном ограничивается ускорением иссушения почвы, а если запасы

Типы суховеино-засушливой погоды
(Фельдман, 1950)

Температура, °С	Относи- тельная влажность воздуха, %	Дефицит влажно- сти, мбар	Интенсив- ность действия	Температура °С	Относи- тельная влажность воздуха, %	Дефицит влажно- сти, мбар	Интен- сивность действия
22,5—27,5	21—40	23	Слабая	27,5—32,5	0—20	40	Сильная
27,5—32,5	41—60	23	»	32,5—37,5	21—40	—	
22,5—27,5	0—20	29	Средняя	32,5—37,6	0—20	50	Жестокая
27,5—32,5	21—40	—	»	37,5—42,5	0—20	64	Крайне жестокая
32,5—37,5	41—60	29	»				

продуктивной влаги в том же слое почвы меньше 10 мм, то отрицательное действие суховея сказывается непосредственно на растениях.

В лесу влияние суховея прежде всего сказывается на листовом аппарате древесных пород. Листья, пораженные суховеем, краснеют, засыхают и опадают. Отмирание листвы нередко приводит к усыханию отдельных деревьев в типах леса не только с недостаточным, но и с оптимальным увлажнением почвы. Особенно сильно страдают деревья V и IV классов роста. По наблюдениям в дубравах лесостепи, при засухах особенно интенсивно усыхают листья в 40—60-летних древостоях, так как здесь почва суше, чем в более молодых и старых лесах. В 15-, а также в 135-летних древостоях листья усыхают лишь при суховеях высокой интенсивности. Разные породы страдают неодинаково. Наибольшее количество листьев теряет после суховея липа (около 50%), затем ясень (25%), клен полевой (20—25%), ильм и меньше всего дуб (10—15%). Усыхание листьев сильнее выражено в сомкнутых древостоях. Сильная и продолжительная засуха через нарушение водного и теплового режимов растений приводит к недоростам на полях и лугах и к снижению прироста древостоев в лесах, особенно в типах леса с недостаточными запасами почвенной влаги.

Существенно влияет на биогеоценотический обмен в лесу и высокое содержание водяных паров в атмосфере. Оно снижает, вплоть до полного прекращения, как физическое испарение воды, так и транспирацию растений, а вместе с этим затрудняет и другие стороны обмена фитоценозов с окружающей средой. Для преодоления этой опасности у растений повышено влажных районов наблюдается в большом масштабе гуттация капельно-жидкой влаги. Она поддерживает влагообмен растений даже в предельно насыщенной водяными парами атмосфере дождевых тропических лесов.

Подобно свету и теплу, влажность воздуха сильно изменяется зарослями растений, и внутри растительных сообществ ее режим сильно отличается от такового на открытых участках суши. В лесу относительная влажность воздуха перед восходом солнца бывает одинаковой на всех высотных уровнях, так как большая часть росы осаждается на верхней поверхности кроны. По мере увеличения высоты солнцестояния и усиления ветра, ускоряющего перемешивание наружного воздуха с воздухом внутри леса, влажность последнего постепенно падает, причем снижение влажности захватывает все более низкие горизонты лесного полога. Непрерывное поступление водяного пара с почвы и от кроны смягчает,

однако, иссушающее влияние внешнего воздуха, стремящегося проникнуть в глубь насаждения, и влажность внутриценозного воздуха хотя и снижается, но по сравнению с наружным воздухом остается более высокой.

В фитоценозах травяных растений влажность воздуха также дифференцируется по вертикали. Например, на вырубках, заросших травяными растениями, относительная влажность воздуха на поверхности почвы составляет 98%, на высоте 10 см 94%, на высоте 50 см 59% и на высоте 100 см 56%. В течение дня влажность воздуха, естественно, изменяется, понижаясь около 14—15 час. и повышаясь к утру и вечеру. Наименее устойчива влажность воздуха на верхней границе растительного покрова. Чем гуще травяной покров, тем выше относительная влажность в нем. По нашим наблюдениям, при площади листы в $1,93 \text{ см}^2$ на 1 см^3 воздуха относительная влажность воздуха равняется 75%, при $0,89 \text{ см}^2$ листы 67%, при $0,35 \text{ см}^2$ 48%, а на площадке без травяного покрова относительная влажность воздуха достигает 40%. Необходимо подчеркнуть, что влажность воздуха на лесосеках существенно изменяется в связи с их шириной. По нашим наблюдениям, в дубравах лесостепи, на узких лесосеках шириной 50 м даже днем относительная влажность воздуха редко и на короткий срок (около 1 часа) падает ниже 50%, тогда как на лесосеках шириной 100 м она оказывается ниже 40% и на этом уровне удерживается не менее 6,5 час. На лесосеках шириной 600 м относительная влажность воздуха в это же время снижается до 30% и стоит на этом уровне свыше 8 час., охватывая в центре вырубки полосу шириной более 180 м. В условиях лесостепи эти закономерности имеют очень важное значение для правильной организации лесовосстановительного процесса на местах сплошных вырубок.

ДВИЖЕНИЕ АТМОСФЕРЫ

Большое значение для биогосферы имеют перемещения воздушных масс в тропосфере. Рожденные неравномерным нагреванием атмосферы на разных широтах, на материках и океанах движения воздушных масс смягчают контрасты очагов тепла и холода, влажности и сухости, выравнивают газовый состав воздуха, формируют климаты Земли, определяют погоду и ее изменения.

Естественно, что в биогосфере нет ни одного свойства и ни одного процесса, на которые движения воздушных масс не оказывали бы прямого или косвенного, но всегда глубокого и разностороннего влияния.

В жизни лесных биогосцев роль движений атмосферы проявляется с особенной силой и наглядностью. Лес и ветер — одна из наиболее старинных и хорошо разработанных тем лесоводства. Н. С. Нестеров (1908) ставит ветер по его значению в жизни леса в один ряд с такими факторами, как свет и влага.

Ветер, рассеивая водяные пары воздуха, выделяемые листьями, приносит в лес более сухие массы воздуха и тем усиливает испарение и транспирацию. В других случаях ветер может нести воздух, насыщенный водяными парами и тогда лесные растения будут ослаблять транспирацию. Ветер содействует обмену газов воздуха, унося от листьев воздух, обедненный углекислотой. Ветер имеет важное значение в сменах температурного режима воздуха. Он оказывает большое влияние на развитие корней древесных пород; раскачивая стволы, ветер увеличивает сбежистость их; он участвует в формировании кроны, в опылении цветков растений и разносе их плодов и семян. Пыльца некоторых древесных пород разносится ветром на 100—200 км (сосна), семена в небольшом количестве — на километры и даже десятки километров (например, семена ивы, осины, тополей, ильма, березы, сосны, ели). В лесных массивах семена разносятся, естествен-

но, более ограниченно и даже на вырубках у немногих видов не дальше, чем на 100—150 м от источника семян (табл. 17). Однако даже при такой ограниченности расстояний перенос семян ветром составляет одну из постоянных форм латерального обмена веществом между соседними биогеоценозами. В еще большем масштабе такой обмен при помощи ветра осуществляется через разнос листьев. Листья березы могут переноситься на расстояние 60 м, дуба и клена — на 40 м, лиственничная хвоя — на 30 м, сосновая — на 25 м, еловая — на 20 м, причем объем переносимого материала на местах контакта двух разных биогеоценозов довольно существенный. Так, если под пологом березового древостоя выпадает 50 г сухой листвы на 1 м², то на расстоянии 10 м от него на почву оседает листвы 3,22 г/м², на 20 м — 1,0 г/м², на 30 м — 0,6 г/м², на 50 м — 0,3 г/м².

Т а б л и ц а 17

Перенос семян ветром от стены леса (в %)

Порода	Расстояние от стены леса, м									
	0	12,5	25	50	75	100	125	150	175	200
Ясень *	100	25	6	—	—	—	—	—	—	—
Сосна	100	50	36	19	9	2,7	1,6	0,8	0,3	0,1
Ель	100	58	42,2	15,3	9,3	4,7	1,9	1,1	0,8	0,4
Лиственница . . .	100	69,1	28,1	12,1	6,1	2,6	0,8	0,1	—	—
Береза	100	95	85	79	74	68	61	54	50	43

* Теллермановское опытное лесничество, все остальные породы из Архангельской области.

В зимнее время важнейшая биогеоценозическая роль ветра заключается в перераспределении снега. В лесных массивах это приводит к накоплению значительных масс снега на лесных опушках и в прогалинах; на открытых местах — в балках, оврагах и других понижениях рельефа.

Толщина снегового покрова сказывается на промерзании почвы и на зимовке скрытых под снегом растений или их частей, а весной — на глубине промачивания и на запасах почвенной влаги.

Для лесных биогеоценозов эта роль ветра особенно важна в засушливых районах юга и в лесотундре. Весной ветер часто ослабляет заморозки вследствие отвода холодных масс воздуха. В засушливых местах весной и летом сильный ветер порождает черные бури, повреждает всходы, обнажает корни растений и нередко нацело выдувает посевы и посадки лесных и сельскохозяйственных растений.

Ветер большой скорости, увеличивая транспирацию, ухудшает условия ассимиляции и в результате, как показал Л. А. Иванов (1956), снижает прирост деревьев в высоту и по диаметру.

По нашим наблюдениям, скорость ветра понижающе действует на прирост сухого вещества растений через водный дефицит растений. Если при скорости ветра 0,5 км/час водный дефицит растений сосны не превышает 4,5%, то при скорости 15 км/час он поднимается до 12,5%, при скорости 38 км/час — до 18%, а при скорости 60 км/час — до 20%; параллельно этому ряду прирост сухого вещества на одно сосновое деревцо снижается с 23 г при скорости ветра 0,5 км/час, до 19 г при скорости ветра 15 км/час и до 9 г при скорости 38 км/час. При определенной гидротермической ситуации ветер может не только привести к уменьшению прироста растений, но и к их отмиранию.

Сильные ветры нередко причиняют большой вред тесу механическим путем, вызывая ветровал и ветролом стволов. По нашим наблюдениям на севере Европейской части СССР особенно неустойчивы к ветру еловые древостой на тяжелых плотных почвах. Чем хуже лесорастительные условия, тем выше устойчивость деревьев при ветровале (Молчанов, Преображенский, 1957). Так, в типе леса ельник травяно-кисличный сплошной вывал деревьев наблюдается на 78% площади, в кисличнике — на 66%, в черничнике — на 36%, в брусничнике — на 24%, в долгомошнике — на 17% и в ельнике приручейном — только на 4%.

Внутри лесных биогеоценозов ветровой режим всегда сильно изменен по сравнению с открытым местом. Лес является серьезной преградой для нижних ветров. Лес гасит силу ветра, дробит его поток кронами и стволами деревьев и отклоняет его направление. При прохождении ветра через лес большая сила расходуется на трение о стволы и ветви и превращается в теплоту, а также в механическую работу по раскачиванию стволов, ветвей, движение листьев и т. п.

Леса, разные по составу и сомкнутости крон, снижают скорость ветра неодинаково, как это можно видеть из табл. 18.

Т а б л и ц а 18

Скорость ветра в глубине лесных массивов
(200 м от опушки) (в % от скорости ветра на открытом месте) *

Древостой	Скорость ветра на открытом месте, м/сек						
	1,2	2,2	2,7	3,5	5,2	6,2	7,0
10С, 150 лет, сомкнутость 0,8, второй ярус еловый, густой	0	2	4	8	15	17	19
10С, 65 лет, сомкнутость 0,9	8	10	12	17	28	39	46
10С, 65 лет, сомкнутость 0,4	12	18	20	29	44	61	—

* Прокудин бор, Московская область.

Особенно быстро гасят ветер густые еловые леса. Уже на расстоянии 40 м от опушки скорость ветра в ельниках составляет всего 1—1,5% от скорости его в поле, равной 2,8 м/сек.

На разных уровнях скорость ветра в лесу не остается одинаковой. Как видно из табл. 19, наименьшая скорость ветра наблюдается на поверхности почвы, по мере поднятия в кроны она неравномерно увеличивается.

Т а б л и ц а 19

Скорость ветра в лесу и над лесом, по Гейгеру
(Ткаченко, 1939)

Местоположение прибора	Высота над почвой, м	Средняя скорость ветра, м/сек	Местоположение прибора	Высота над почвой, м	Средняя скорость ветра, м/сек
Над кронами	16,9	1,61	Посредине между полом и почвой	4,3	0,69
Верхняя граница крон	13,7	0,90			
Внутри полога крон	10,6	0,69	Над почвой	1,1	0,60
Под кронами	7,4	0,67	На поверхности почвы	0	0

В лиственных лесах скорость ветра на всех уровнях сильно уменьшается по мере облиствления деревьев и подлеска (табл. 20).

Т а б л и ц а 20

*Скорость ветра в дубраве высотой 25 м на разных уровнях от поверхности почвы при скорости ветра в степи и над кронами 2,4 м/сек **

Высота над поверхностью почвы, м	21 апреля		15 мая		21 мая		15 июня	
	м/сек	%	м/сек	%	м/сек	%	м/сек	%
1,5	0,59	100	0,56	100	0,35	100	0,21	100
5,0	0,83	141	0,63	113	0,52	148	0,31	148
10,0	0,93	189	0,90	159	0,78	211	0,51	241
18,0	1,16	195	1,09	196	1,15	328	0,65	307

* Теллермановское опытное лесничество, Воронежская область.

Трансформация ветра лесом не ограничивается только внутрилесной зоной воздуха, а затрагивает значительные пространства как с подветренной, так и наветренной сторон.

По наблюдениям Н. С. Нестерова (1908) и других, при движении ветра в сторону леса близ лесной опушки (начиная примерно с 60-метрового расстояния) скорость ветра ослабляется по сравнению с первоначальной на 20—30%, а иногда и на 50%, в зависимости от густоты и высоты леса, наличия нижнего яруса и самой скорости ветра. По нашим наблюдениям, в Прокудином бору, даже на широких лесосеках (600 м), окруженных лесами, скорость ветра составляет всего лишь 58% от скорости ветра на поле, при ширине лесосеки в 200 м — 37%, при ширине лесосеки 100 м — 15%, а при ширине 50 м — всего лишь 5—8% от силы ветра в поле. Умеряющее влияние леса на ветер на обширных пространствах полей простирается на 100—200 м в зависимости от силы ветра. Это существенно преобразует условия испарения влаги из почвы, сокращая его на 20% при снижении скорости ветра на 30%.

АТМОСФЕРНЫЕ ОСАДКИ

Осадки, выпадающие на той или иной территории, частично образуются из водяного пара, перенесенного к этой территории движением воздушных масс извне, и частично из водяного пара, образующегося в ходе местного испарения влаги. Так как воздух с содержащимся в нем паром находится в непрерывном движении, горизонтальная скорость которого по сравнению с вертикальным перемещением водяных паров достаточно велика, естественно, что осадки, выпадающие на малых площадях, как правило, будут состоять преимущественно из влаги, перенесенной извне. За счет местных источников влаги на суше осадки образуются только в ограниченных районах влажных тропиков (экваториальные гилей). В связи со сказанным существенно определить коэффициент местного влагооборота, показывающий, сколько раз влага, пришедшая извне и выпавшая на данной территории, будет испаряться и выпадать вновь.

Новейшие исследования показывают, что средние скорости ветра над Европой на высоте 3 км составляют свыше 30 км/час. Если учесть размер территории Западной и Средней Европы, то при такой скорости некоторый объем воздуха, движущийся в одном направлении, может пройти эту территорию за двое суток. Поэтому распространенное ранее мнение о том, что для Западной и Средней Европы величина внешних осадков составляет лишь $\frac{1}{3}$ общей суммы осадков, неправильно.

По исследованиям М. И. Будыко и О. А. Дроздова (1950), К. И. Кашина и Х. Б. Погосяна (1950), осадки для бассейнов относительно больших размеров составляют сравнительно небольшую величину по отношению ко всей той воде, которая переносится над этими бассейнами воздушными массами в течение всего года. Так, в Европейской части СССР осадки составляют только 37% от общего количества влаги, транспортируемой через

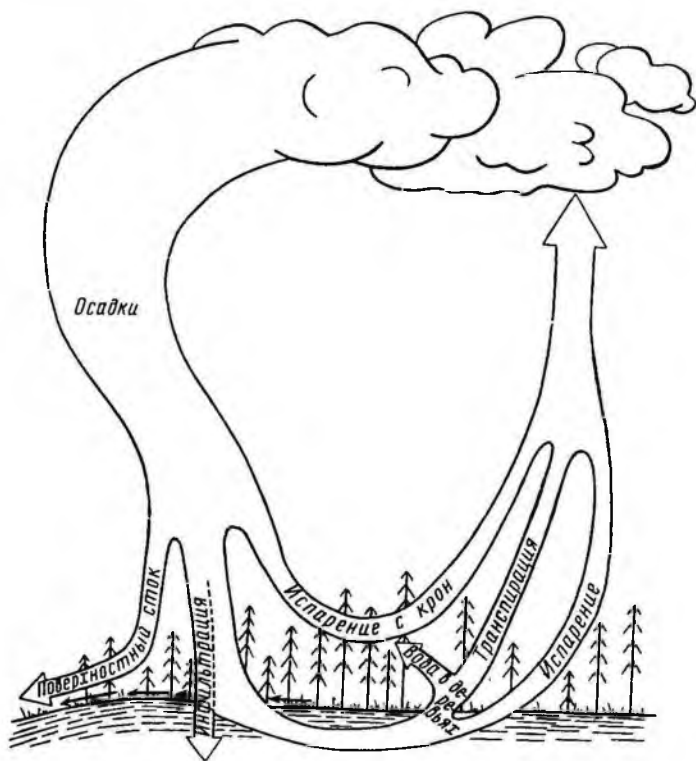


Рис. 9. Круговорот воды в биogeоценозах суши

нее воздушными массами. Из этого количества осадков только 13% образуется за счет местного круговорота влаги.

Правда, в отдельные короткие периоды роль местного испарения в количестве выпадающих осадков может быть и больше указанной, особенно в летнее время при циклонической деятельности, когда по условиям циркуляции за пределы данной территории выносятся мало влаги и большая часть ее идет на образование облаков.

Количество осадков, выпадающих над той или другой территорией на земном шаре, варьирует почти от 0 до 5000 (10 000) мм, а в отдельных случаях и больше. Очень сильно количество осадков варьирует и в местностях, покрытых лесом. В СССР, например, леса растут с одной стороны в местах, получающих осадков немного больше 150 мм в год (некоторые районы Якутии), а с другой — в местах, получающих до 2000 мм (Черноморское побережье Закавказья). Разнообразны формы атмосферных осадков (дождь, роса, снег, град, изморозь, ожеледь), их соотношение, распределение во времени и количество. Действие их на биogeоценозы суши весьма специфично.

Большое значение для всех биogeоценологических процессов имеет также ход выпадения осадков в течение года или вегетационного периода. Особенно важны осадки в форме дождя и снега, так как они составляют ос-

новную часть влаги, получаемой земной поверхностью, и выполняют главную роль во взаимодействиях со всеми компонентами биогеоценозов.

Атмосферные осадки, попадая в почву, растворяют разнообразные минеральные вещества, перемещают их в радиальном и латеральном направлениях, создают возможность их химического взаимодействия с растениями, покрывают потребности растений и микроорганизмов во влаге, изменяют температурный режим почв, их аэрацию. Кроме того, атмосферные осадки приносят в почву некоторое количество органических и неорганических веществ, увлекаемых дождевыми каплями как из атмосферы, так и с поверхности надземных частей растений биогеоценоза.

Осадки, поступающие в биогеоценозы суши, частично задерживаются надземными органами растений, подстилкой и испаряются с их поверхности обратно в атмосферу, частично проникают в почву, откуда часть влаги черпается корнями растений для покрытия расходов воды на транспирацию, часть используется микроорганизмами, часть пропиткается в грунтовые воды и стекает в реки. Схему этого преобразования атмосферной воды в биогеоценозах можно видеть на рис. 9. Конкретные величины отдельных статей влагооборота в природе очень сильно варьируют и зависят от количества осадков и интенсивности дождей, от температурных условий, ветра, физических свойств почв, рельефа, состава и структуры растительных сообществ. В лесных биогеоценозах количество осадков, проникающих к поверхности почвы при одной и той же силе и продолжительности дождя, очень сильно изменяется в зависимости от состава древесных пород, сомкнутости древостоя и его возраста, развития подлеска, трав и мхов, поскольку все эти особенности леса существенно влияют на задержание осадков в надземных частях растительного сообщества (табл. 21). Количество

Т а б л и ц а 21

Задержание осадков на кронах в древостоях различного состава в среднем за год (в мм)

Порода	Головные осадки, мм	Сомкну-тость	Возраст древостоев, лет												
			20	40	60	80	100	120	140	160	180	200	220	240	260
Сосна (под Архангельском) . . .	525	1,0	55	86	98	120	118	117	116	112	108	104	100	97	93
		0,8	—	68	—	—	93	—	—	92	—	—	81	—	—
		0,6	—	56	—	—	78	—	—	80	—	—	68	—	—
Сосна (под Москвой)	550	1,0	127	150	140	135	120	105	100	97	—	—	—	—	—
Сосна (в Хреновском бору) . . .	521	1,0	75	—	136	—	130	—	—	120	—	—	—	—	—
		0,8	—	—	—	—	—	—	—	108	—	—	—	—	—
		0,6	—	—	—	—	—	—	—	90	—	—	—	—	—
Сосна (в Арчадинском лесхозе) .	375	1,0	70	78	73	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ель (Вологодская область, Харовск)	600	1,0	106	178	175	170	166	160	158	—	—	—	—	—	—
Ель (под Москвой)	575	1,0	158	175	174	180	170	160	145	130	—	—	—	—	—
Лиственница . . .	520	1,0	65	86	84	78	74	68	63	59	—	—	—	—	—
Осина (Теллерман)	500	1,0	88	86	66	51	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ясень (Теллерман)	500	1,0	103	99	85	65	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Дуб (Теллерман)	523	1,0	49	63	64	60	58	59	60	60	64	—	—	—	—
Береза (под Москвой)	550	1,0	62	58	50,0	45	—	—	—	—	—	—	—	—	—

задерживаемых осадков тем больше, чем гуще стояние растений и чем гуще охвоение или облиствение крон. Именно этим объясняется обычно наибольшее задержание осадков в лесах в период кульминации текущего прироста древесных пород, а также большее задержание осадков в насаждениях одной и той же породы в северных и южных районах ее распространения. Уже одно это приводит к глубокой дифференциации водного режима местообитаний в лесах из различных древесных пород. Помимо крон, в задержании выпадающих осадков принимают участие и стволы деревьев, хотя и в значительно меньшем объеме, причем гладкокорые стволы задерживают осадков меньше, чем стволы пород с шероховатой и трещиноватой корой.

Влага, достигшая поверхности почвы, частично поглощается подстилкой, частично стекает по поверхности в разнообразные понижения рельефа и в долины, частично инфильтруется в глубь почвы. Величина и глубина инфильтрации зависят как от количества проникших к почве осадков и степени насыщенности почвы водой, так и от физических свойств почвы (механического состава, структуры) и возраста древостоев (табл. 22).

Т а б л и ц а 22

*Инфильтрация влаги в темно-серую лесную суглинистую почву под дубовыми древостоями равного возраста на глубину более 5 м **

Показатели, мм	Возраст древостоя, лет						
	4	15	25	45	50	138	220
1953 г.							
Осадки	346,8	353,8	351,3	338,3	333,9	346,1	339,8
Всего впиталось влаги в почву	245,9	179,8	208,0	288,0	260,1	253,5	239,0
Инфильтрация в глубь почвы	100,9	174,6	143,3	49,9	73,8	92,6	100,8
1954 г.							
Осадки	171,4	167,4	162,2	163,7	155,3	161,6	154,3
Всего впиталось влаги в почву	168,9	144,8	147,2	148,6	149,0	135,8	119,0
Инфильтрация в глубь почвы	25,0	22,0	15,0	15,1	6,3	25,7	35,3
1955 г.							
Осадки	398,4	381,5	373,8	370,4	374,3	384,0	338,1
Всего впиталось влаги в почву	289,2	243,7	205,0	283,0	292,5	279,5	259,5
Инфильтрация в глубь почвы	109,5	134,8	168,8	187,4	94,8	107,5	128,7

* Теллермановское опытное лесничество, Воронежская область.

В инфильтрации влаги в глубинные горизонты почвы в умеренном климате участвуют главным образом снеговые талые воды. Исключение представляют пески, где в силу особо хорошей проницаемости интенсивная инфильтрация воды происходит как весной (во время снеготаяния), так и летом (во время ливней).

Количество воды, стекающей по поверхности по уклону, чрезвычайно изменчиво и зависит от рельефа, физических свойств почвы, силы дождя или скорости таяния снега, степени насыщенности почвы водой, характера растительности. В условиях равнинного рельефа минимального значения поверхностный сток достигает на грубозернистых субстратах; в част-

ности, на песчаных почвах он не превышает 1% в год. Выше всего сток воды на суглинистых и тяжелосуглинистых почвах, лишенных растительности. В лесах сток значительно меньше, так как древесная растительность через подстилку и сильно развитую глубокую корневую систему усиливает поглощение воды почвенной толщей. Конечно, разные леса действуют в этом отношении неодинаково. Например, в Теллермановском опытном лесничестве поверхностный сток в снытевой дубраве достигает 1,6%, в осоково-снытевой (с более дернистым покровом) — 4%, в полево-кленовой — 18% и в солонцовой дубраве — 32% в год. В ельниках на дерново-подзолистых суглинистых почвах годовой сток воды по поверхности варьирует от 15 до 26%, в сосняках — около 7%.

Лес регулирует сток не только внутри себя, но и на прилегающих безлесных частях водосборов, что находит свое выражение в зависимости стока от процента лесистости того или другого водосборного бассейна, особенно в период весеннего снеготаяния, усиливающего поверхностный сток и вызывающего паводки (табл. 23).

Т а б л и ц а 23

Коэффициент стока при снеготаянии в различных лесорастительных зонах в зависимости от процента лесистости

Лесорастительная зона	Порода	Лесистость, %						
		около 0	10	20	40	60	80	100
Зона хвойно-широколиственных лесов	Ель	0,92	0,84	0,59	0,38	0,33	0,29	0,26
То же	Сосна	0,75	0,40	0,23	0,18	0,17	0,15	0,15
Лесостепь (Воронежская область)	Дуб	0,65	0,25	0,14	0,09	0,07	0,07	0,05
Степь (Луганская область)	Дуб	0,75	0,15	0,09	0,07	0,07	0,06	0,06

Как следует из таблицы, в южных районах страны при увеличении процента лесистости коэффициент стока уменьшается сильнее, чем в северных районах. Для правильной оценки гидрологической роли леса в малолесных и засушливых районах надо иметь в виду, что наименьшие расходы воды на сток и испарение наблюдаются на небольших площадях размерами меньше одного гектара. При возрастании площади испарение и сток вначале постепенно увеличиваются, затем (с размера поля 500 × 600 м) увеличиваются уже более резко (табл. 24). Таким образом,

Т а б л и ц а 24

*Суммарное испарение и сток в зависимости от размеров безлесных площадей в лесостепной зоне**

Статья расхода	Размеры безлесных площадей, м ²								
	100 × 100	200 × 200	300 × 300	400 × 400	500 × 500	600 × 600	800 × 800	1000 × 1000	2000 × 2000
Годовой коэффициент стока	0,02	0,03	0,04	0,05	0,06	0,11	0,13	0,20	0,40
Суммарное испарение и сток	75	79	82	83	84	83	97	97	97

* Теллермановское опытное лесничество, Воронежская область.

оптимальная площадь полей с гидрологической стороны должна быть не более 500 × 600 м.

Водорегулирующее значение могут иметь не только большие сплошные массивы, но и разобщенные участки леса и лесных полос, расположенные по склонам, как это убедительно доказывается данными табл. 25.

Т а б л и ц а 25

Коэффициент стока на комбинированных площадках при различной ширине водопоглотительных полос

Почва, состав и возраст древостоев	Глубина промерзания, см	Длина пологого склона	Ширина лесных полос, м									
			0	10	20	30	40	60	80	100	120	
<i>Подзона хвойно-широколиственная (Московская область)</i>												
Суглинистая, дерново-подзолистая; 8С2Е; 110 лет	30	500	0,96	0,77	0,48	0,32	0,23	0,14	0,10	0,04	0,03	
			350	0,87	0,59	0,37	0,25	0,18	0,08	0,05	0,03	0,02
			180	0,57	0,48	0,23	0,16	0,11	0,05	0,03	0,04	0,01
Суглинистая, дерново-подзолистая; 10Е+В; 100 лет	30	500	0,97	0,88	0,62	0,46	0,27	0,14	0,13	0,11	0,10	
			350	0,88	0,68	0,48	0,35	0,21	0,11	0,09	0,08	0,08
Суглинистая дерново-слабоподзолистая; 100л. сер.; 100 лет	20—40	190	0,80	0,56	0,32	0,22	0,12	0,06	0,02	0,02	0,02	
<i>Лесостепь (Воронежская область, Теллерман)</i>												
Темно-серая лесная; 8Д1Лп.1Кл.о.; 75 лет	60—110	500	0,63	0,46	0,26	0,17	0,15	0,11	0,06	0,05	0,05	
			380	0,46	0,33	0,19	0,12	0,10	0,08	0,04	0,04	0,04
			200	0,31	0,21	0,12	0,08	0,06	0,05	0,03	0,02	0,02
Солонцовые поляна и дубрава	20—30	180	0,72	0,56	0,40	0,30	0,28	0,21	0,19	0,16	0,14	
<i>Степь (Луганская область)</i>												
Чернозем; 7Д2Лп1Кл.т.± акация желтая; 20 лет	10—15	500	0,70	0,34	0,22	0,08	0,05	—	—	—	—	
			350	0,44	0,21	0,14	0,05	0,03	—	—	—	—
			160	0,27	0,13	0,08	0,03	0,02	—	—	—	—

В горах и холмистых местностях особенно большое влияние на поглощение почвой воды оказывают лесная подстилка и густота леса. В сомкнутом лесу смыв атмосферными осадками мелкозема практически равен нулю, тогда как в изреженных рубкой древостоях он может достигать 3—4 т/га, на сплошных лесосеках до 10—15 т/га, а если поверхность почвы разрушена механизмами, то и больше.

Через сток атмосферных вод и вынос ими части органического вещества и мелкоземистого материала из повышенных участков биосферы в разнообразные понижения и водные потоки осуществляется одна из важных линий материального обмена не только между отдельными биогеоценозами суши, но и между сухопутным и водным секторами биосферы, вплетающаяся важной ветвью в большой геологический круговорот минеральных веществ и воды.

Влага, впитанная почвой и не просочившаяся в глубь грунта и в грунтовые воды, с большей или меньшей скоростью и полнотой испаряется обратно в атмосферу, за исключением коллоидальной воды, удерживаемой коллоидами почвы с огромной силой. На участках, покрытых растительностью, важнейшей статьёй расхода почвенной влаги является транспирация ее растениями. Интенсивность транспирации есть функция ряда переменных. Она зависит от температуры, сухости воздуха, ветра, света, коли-

чества и состояния почвенной влаги и, конечно, от природы растения, его возраста, состояния и пр.

Влияние этих факторов не пропорционально и не синхронно, благодаря чему фактическая интенсивность транспирации не всегда соответствует ожидаемой. Например, в степи интенсивность транспирации у древесных

пород ниже, чем под Москвой, хотя более естественной казалась бы обратная картина, так как в степи температура значительно выше Подмоскovie, воздух суше, а ветер сильнее. Такую же закономерность показывает и расход влаги на транспирацию и испарение с крон древостоев на единицу земной поверхности. Объясняется

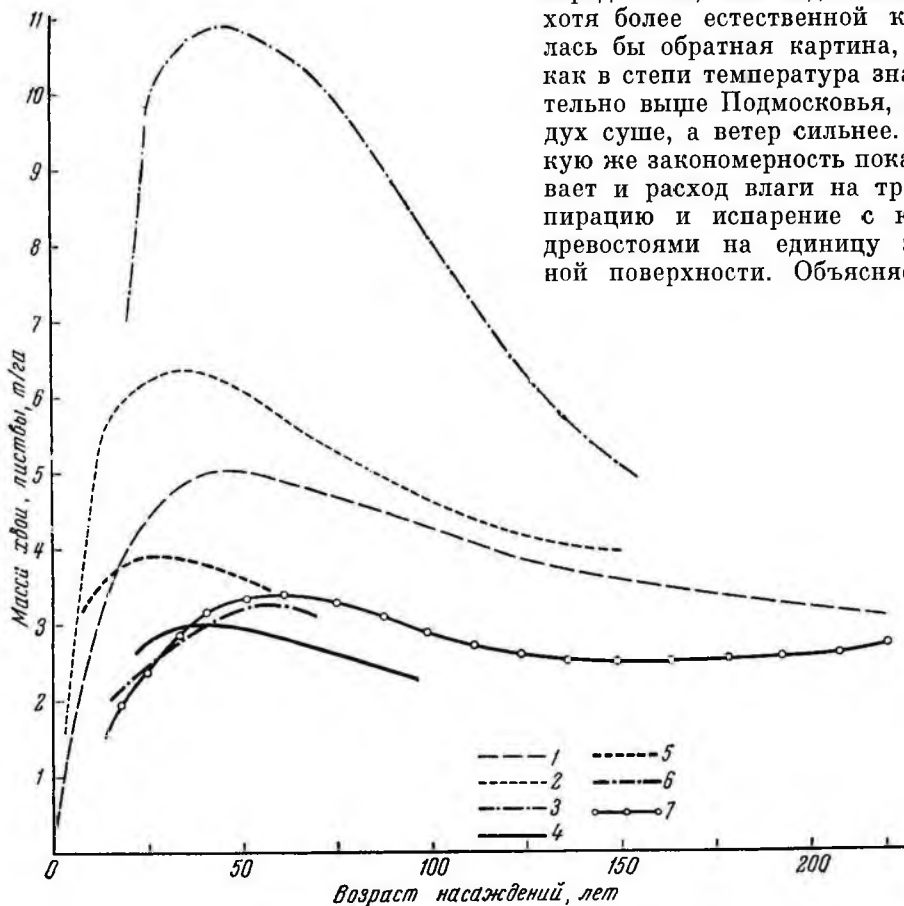


Рис. 10. Масса листвы (хвои) в древостоях различного возраста (в т/га в абс. сухом состоянии)

1 — в сосняках Архангельской обл.; 2 — в сосняках Московской обл.; 3 — в ельниках Архангельской обл.; 4 — в березняках Московской обл.; 5 — в осинниках Воронежской обл.; 6 — в ясениках Воронежской области; 7 — в дубняках Воронежской обл.

это различиями в облиствении древостоя, которое изменяется в зависимости от лесорастительных зон и подзон, от типов леса, а в пределах последних от состава и возраста древостоев (рис. 10).

По нашим наблюдениям, чем больше масса листвы, тем выше интенсивность транспирации древостоев и расход влаги на их транспирацию. Именно поэтому чем ниже производительность типа леса и чем ниже продуктивность древостоев, тем меньше расход влаги на транспирацию (табл. 26, 27).

Например, в лишайниковом бору расход на транспирацию меньше, чем в брусничнике, а в последнем меньше, чем в более производительном черничнике. То же самое наблюдается и в подзоне хвойно-широколиственных лесов под Москвой. Здесь наибольший расход влаги на транспирацию наблюдается в самых производительных сложных сосняках. В долгомошно-

Расход влаги на транспирацию (в мм) в сосновых лесах

Возраст древос- тов, лет	Сомкну- тость древостоев	Расход влаги в различных типах леса					
		липайни- ково- мшистом	бруснич- нике	чернич- ялке	сложном	долго- мошно- черничном	сфагновом
<i>Северная тайга (с 15.IV по 1.X)</i>							
35	1,0	—	88	—	—	—	—
60	1,0	—	183	197	—	—	—
160	0,8	115	168	176	—	—	—
270	0,7	—	97	114	—	—	—
<i>Подзона хвойно-широколиственных лесов (с 15.IV по 1.X)</i>							
13	1,0	162	201	221	—	—	—
33	1,0	171	250	273	218	—	—
40	1,0	188	242	256	268	—	—
60	0,9	173	223	230	245	165	119
65	0,9	—	236	—	—	—	—
80	0,9	—	—	—	215	—	—
150	0,8	161	135	165	—	—	—
150, II еловый ярус густой	1,0	—	260	—	—	—	—

черничных, и особенно сфагновых сосняках расход влаги на транспирацию резко уменьшается. То же свойственно и лесам других пород (см. табл. 27¹).

В пределах одного типа леса расход влаги на транспирацию достигает максимума в период кульминации текущего прироста, который для сосны на севере наступает в 60 лет, а в подзоне хвойно-широколиственных лесов в 30—40 лет.

Расход влаги меняется и в зависимости от строения древостоев и их сомкнутости. В чистых сосняках он больше, а в смешанных зависит от состава пород. Например, в сосняках 150-летнего возраста с густым еловым ярусом в возрасте 30—40 лет транспирационный расход воды почти в два раза больше, чем в чистых сосняках этого же возраста. С уменьшением сомкнутости древостоев расход им влаги уменьшается; так, например, в подзоне хвойно-широколиственных лесов при сомкнутости полога 0,9 расход влаги на транспирацию в сосняке равен 243 мм, а при сомкнутости 0,4—180 мм.

Такие же закономерности наблюдаются и в лесах других пород.

Гидрологическое значение транспирации древостоев неоднородно. В сильно увлажненных экотонах она предотвращает заболачивание, в недостаточно увлажненных может вызывать уменьшение влажности до пределов, влекущих завядание растений, наконец, может быть ниже расхода влаги на испарение и сток, и тогда лес будет содействовать сбережению влаги в почве по сравнению с полевыми угодьями. Все зависит от состава древостоев, их возраста и сомкнутости. Эта зависимость открывает возможность регуляции режима почвенной влаги при помощи рубок ухода за составом и густотой насаждений, особенно в районах неустойчивого увлажнения. По нашим наблюдениям, прочистки и прореживания слабой и средней интенсивности снижают в дубравах лесостепи расходы влаги на суммарное испарение за вегетационный период на 32—43 мм по сравнению с контрольными древостоями (табл. 28). Сильное изреживание менее

¹ Пробелы и тире означают отсутствие наблюдений.

эффективно, оно снижает расход влаги на суммарное испарение всего на 10—20 мм, да и то главным образом за счет снижения испарения на второй год после рубки. Последствие рубок на суммарное испарение сохраняется в течение ряда лет, хотя постепенно и ослабевает, особенно при сильных степенях изреживания.

Сходные изменения наблюдаются при рубках и в более старых насаждениях (табл. 29).

На сплошных лесосеках величина суммарного испарения сильно зависит от их ширины: чем шире вырубка, тем больше испарение.

Однако надо иметь в виду, что суммарное испарение на вырубках не одинаково в разных ее пунктах и существенно изменяется в зависимости от удаленности отдельных пунктов ее от стен леса. Максимальное количество влаги на испарение расходуется на середине вырубке. По мере перехода от центра вырубке к стенам леса расход влаги уменьшается, причем на восточной половине лесосеки испарение меньше, чем на западной. Если принять за 100 испарение на середине 100-метровой лесосеки, то на других расстояниях от стен леса оно выразится так:

На западной половине лесосеки,					
м	0	10	20	50	
%	94	90	98	100	
На восточной половине лесосеки,					
м	0	10	20	50	
%	56	50	96	100	

Это связано с сильной трансформацией лесом теплового режима и освещения на прилегающих к его стенам участках лесосек. Еще резче влияние лесных опушек на водный режим прилегающих участков выражено на контакте леса с полем. Как видно из табл. 30, близ опушки леса в поле очень резко увеличена инфильтрация осадков на глубину свыше 5 м, причем влияние леса в этом отношении четко сказывается на расстоянии до 150 м от лесной опушки; резко ослаблены здесь также вынос снега и поверхностный сток и, наоборот, усилено накопление снега. Таким образом, на фоне засушливой степной природы под действием леса, несомненно, ухудшается гидрологический режим довольно широкой полосы прилегающего поля.

Эти данные указывают на целесообразность создания на степных полях водорегулирующих лесных полос ажурной конструкции, которые при 500-метровом расстоянии друг от друга сохраняют на межполосных пространствах на 40—77 мм воды больше, чем в открытой степи.

Для правильной биогеоценотической оценки гидрологического режима той или другой хоры необходимо учитывать положение уровня грунтовых вод и его динамику.

Влияние грунтовых вод на почву тесно связано с глубиной их залегания. При значительной глубине залегания грунтовых вод ни водоносный горизонт, ни капиллярная кайма в почвенный профиль никогда не проникают и режим увлажнения почвы целиком определяется режимом атмосферных осадков, их трансформацией и расходом в биогеоценозе. При глубоком залегании грунтовых вод влажность почвы не превышает наименьшей влагоемкости. Этот тип режима влажности почвы распространен в почвах степных областей.

В тех случаях, когда водоносный горизонт и капиллярная кайма появляются в почвенном профиле периодически, но находятся непродолжительное время, исчезая в результате отсасывания воды корнями, физического испарения и грунтового стока, влажность почвы варьирует от капиллярной влагоемкости, которая, как подчеркивает А. А. Роде, сама является переменной, до полной влагоемкости. Этот тип режима влажности больше всего распространен в таежной зоне.

Суммарное испарение в различных типах леса

Суммарное испарение, по П. С. Кузину	Типы соснового леса								Типы елового леса							
	Возраст	Сомкну-тость	Липай-никово-мшистый	Бруснич-ник	Чернич-ник	Сложный	Долго-мошный черничник	Сфагно-вый	Возраст	Сомкну-тость	Бруснич-ник	Чернич-ник	Кислич-ник	Таволго-вый	Травяно-сфагновый	Сфагно-вый
<i>Северная тайга</i>																
20—25	34	1,0	—	211	—	—	—	—	—	1,0	—	248	—	—	370	—
	60	1,0	—	—	332	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	160	0,8	250	310	340	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	270	0,7	—	—	274	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Средняя тайга</i>																
									7	1,0		201				
									18	1,0		387				
									37	1,0		449				
									110	1,0		334			334	330
									135	1,0		323	440			
<i>Южная тайга</i>																
									65	1,0		440	500	—		
<i>Смешанные леса</i>																
	20	1,0	355	392	430	435	400	385	20	1,0	335	410	521			
	40	1,0	405	455	490	495	455	438	40	1,0	398	456	521			
	40	0,8	356	405	461	463	410	458	—	—	—	—	—			
	60	1,0	393	429	464	470	475	351	55	1,0	445	501	530			
	60	0,7	351	395	399	451	463	343	80	0,9	500	510	518			
	150	0,5	391	432	484	—	—	—	120	1,0	—	—	428			
	150	1,0	328	360	391	395	365	—	150	0,9	331	390	405			
	150 густ. ел. яр.	1,0	—	500												
<i>Лесостепь</i>																
35—40	60	1,0	312	376	427	411										
	90	1,0	287	327	415	—										
	150	0,9	—	317	405	425										
<i>Степь</i>																
30—25																
<i>Степь</i>																
3—25	12	1,0		305												
	40	0,9		298	310											
	60	0,9		279	—											

Примечание. В лесостепной зоне на буграх дюнного характера встречаются сопонижения сосняки молишневые, а на равнинах сложные сосняки. В степной зоне все

и возрастах древостоев по лесорастительным зонам

Типы дубового леса							Березняк			Осинник		Ясенник	
Возраст	Сомну-тость	Снытевый	Осоково-снытевый	Полево-кленовый	Бересклетово-со-лонцовый	Солощико-вый	Возраст	Чернич-ник	Чернично-кисличный	Возраст	Осоковый	Возраст	Осоковый
<i>Северная тайга</i>													
							1	201					
							18	337					
							37	449					
<i>Средняя тайга</i>													
<i>Южная тайга</i>													
<i>Смешанные леса</i>													
							20	330	330				
							25	455	—				
							35	364	—				
							40	—	379				
							60	—	339				
							80	—	295				
							94	—	260				
<i>Лесостепь</i>													
20	1,0	344	327	320	270	260	10	—	—	10	450	20	450
20	0,8	314	301	—	—	—	30	—	—	30	500	40	450
20	0,5	309	311	—	—	—	40	—	—	60	450	65	400
45	1,0	455	450	379	—	—	60	—	—	60	450	70	400
45	0,8	417	420	360	—	—							
45	0,4	380	418	379	—	—							
<i>Степь</i>													
60	1,0	476	455	432	380	340							
135	1,0	405	395	—	—	—							
220	1,0	430	413	392	352	325							
<i>Степь</i>													
30	1,0	—	465	367									
40	1,0												
60													

сняжки злаково-лишайниковые, на пологих склонах сосняки равнотравные, в глубоких сосняки мертвопокровные.

Т а б л и ц а 28

Суммарное испарение древостоев (в мм) в период с 15.IV—1.X после прочисток и прореживаний в дубовых древостоях лесостепной зоны *

Степень изреживания	Сомкнутость	Годы наблюдений						Среднее	
		1952	1953	1954	1955	1956	1957		1958
		Осадки, мм							
		421	581	304	607	594	554	603	523

Прочистка весной 1952 г. в 13-летнем возрасте

Контроль	1,0	354	416	286	410	379	429	391	409
Слабая	0,8	304	342	331	362	357	405	397	357
Средняя	0,7	368	358	333	424	392	389	384	378
Сильная	0,5	432	392	323	415	366	394	391	388

Прореживание весной 1954 г. в 23-летнем возрасте

Контроль	1,0	—	—	—	383	391	429	491	423
Слабая	0,85	—	—	—	335	338	410	438	380
Средняя	0,75	—	—	—	338	420	395	410	391
Сильная	0,65	—	—	—	337	413	433	458	410
Очень сильная	0,4	—	—	—	352	401	415	445	403
Редина	0,2	—	—	—	270	429	435	445	368

* Теллермановское опытное лесничество, Воронежская область.

Т а б л и ц а 29

Расход влаги (в мм) на суммарное испарение дубовыми древостоями 45—48-летнего возраста, пройденных рубками ухода в 1954 г. *

Статья расхода	Контрольный древостой, сомкнутость 1,0	Уход по биогруппам, интенсивность рубки 15%, сомкнутость 0,85	Рубки ухода комбинированным способом, интенсивность 24%, сомкнутость 0,75	Рубки ухода низовым способом, интенсивность 50%, сомкнутость 0,5	Уход по Нестерову, интенсивность рубки 23%, сомкнутость 0,75
Поверхностный сток . .	13	13	14	13	11
Испарение с покрова .	77	72	81	96	72
Испарение с крон . .	70	48	43	23	36
Транспирация	421	379	392	379	401
Суммарное испарение .	581	512	530	511	523
Инфильтрация влаги глубже 5 м	8	75	59	78	66
Средние осадки, мм за 4 года	589	589	589	589	589

* Теллермановское опытное лесничество, Воронежская область.

Когда капиллярная кайма присутствует в почвенном профиле постоянно, хотя бы в нижней части, зеркало грунтовых вод в почвенной толще появляется периодически. Влажность почвы в этом случае сравнительно редко изменяется от полной влагоемкости до наименьшей влагоемкости, обычно же влажность здесь избыточна, и тип режима влажности таких почв называется полуболотным.

В тех случаях, когда капиллярная кайма присутствует в почвенном профиле постоянно, достигая его поверхности, а зеркало грунтовых вод колеблется по большей части в пределах почвенного профиля, нередко до-

стигая его поверхностного слоя, то тип режима влажности будет уже болотным.

В тесной связи с типами режима влажности почвы находятся направление взаимообмена водой и минеральными веществами (как в системе атмосфера — почва, так и в системе почва — грунт) и влагообеспеченность фитоценозов. Влагообеспеченность фитоценозов в соответствии с влажностью почвы будет иметь по крайней мере шесть типов.

Т а б л и ц а 30

*Расход влаги с 15.IV по 1.X в осоково-снытевой дубраве и на прилегающем поле в среднем за 7 лет (в мм) **

Статья расхода влаги	Дубовый древостой 70—77 лет, сомкну- тость 0,7	Расстояние от стены леса, м			
		0	50	150	1000
Поверхностный сток	14	14	25	40	60
Принос снега с поля	0	72	0	0	0
Вынос снега	0	0	17	43	77
Суммарное испарение	412	380	394	369	381
Общий расход	426	394	436	452	518
Инфильтрация	95	187	85	69	3
Осадки и принос снега	521	593	521	521	521

* Теллермановское опытное лесничество, Воронежская область.

1. При болотном режиме влажности хотя и нет недостатка в воде, но недостаток кислородного питания затрудняет развитие корневой системы и подачу воды в крону. В силу этих причин создается физиологическая сухость, препятствующая использованию воды на транспирацию древесных стволов. Расход влаги в основном осуществляется с поверхности сфагновых мхов. Он или меньше или равен притоку влаги со стороны. Чтобы создать оптимальные условия для роста деревьев, здесь необходимы осушительные работы.

2. При полуболотном режиме влажности, вследствие периодических спадов в переувлажнении почв, расход влаги из почвы древесными на транспирацию увеличивается; увеличивается также испарение с крон вследствие более высокой сомкнутости древостоя; заметно сокращается испарение с поверхности почвы. В общем здесь влагооборот выше, чем в предыдущем типе, но количество воды все же еще настолько велико, что вызывает необходимость уменьшения ее или биологическими методами (лесоразведением древесных пород с высоким влагопотреблением), или осушкой.

3. При оптимальной влагообеспеченности, присущей таежному типу режима влажности, потребление влаги всецело зависит от интенсивности роста растений. В этом типе влагооборота валовой расход влаги на транспирацию мало отличается от испаряемости. При этом он не увеличивается беспредельно вследствие ограниченных ресурсов тепла и влияний микроклимата.

Этот тип влагооборота растений характерен для равномерного распределения осадков. Он распространен главным образом в лесной зоне, в меньшей степени — в лесостепной и еще меньше (преимущественно в пониженных элементах рельефа) — в степной.

4. Этот тип влагообеспеченности отличается периодическим промывным режимом влажности. Здесь валовой расход влаги с участков суши заметно меньше испаряемости. Поэтому иногда необходимы мероприятия,

способствующие накоплению влаги в почве. В этих условиях важно уделять большое внимание регулированию густоты стояния растений рубками ухода, поскольку рост древесных пород несколько тормозится из-за недостатка влаги в летний период. В голях необходимы снегозадержание, мульчирование и, наконец, дополнительное увлажнение. Данный тип влагообеспеченности присущ лесостепным районам.

5. Тип влагообеспеченности связан обычно с непромывным режимом влажности, при зеркале грунтовых вод значительно глубже нижней границы почвенного профиля. Влажность почвы во второй половине лета падает до влажности завядания и ниже. Испарение значительно меньше испаряемости. Регулирование влажности почвы в лесах должно осуществляться рубками ухода.

6. Последний тип влагообеспеченности определяется очень малым количеством осадков и высокими температурами воздуха. Исключительная аридность условий существования растительности вызвала выработку у растений ряда морфологических и физиологических приспособлений, направленных на защиту от испарения сокращением общей листовой поверхности (редуцирования листовой пластинки). Испаряемость исключительно высокая, тогда как осадки не превышают 150—200 мм в год.

Надо отметить, что под влиянием транспирации лесной растительности иногда даже в третьем типе влагообеспеченности, не говоря уже о четвертом, влажность почвы может снижаться во второй половине лета до влажности завядания. Подобное явление наблюдается в период кульминации текущего прироста. После этого происходят уменьшение прироста и увеличение увлажнения. На изменение влажности почвы под влиянием возрастных изменений леса указывал Г. Н. Высоцкий (1912). Он говорил, что в первые годы после посадки роскошный рост молодых лесонасаждений на степных почвах объясняется тем, что молодым посадкам влаги в почве на первое время вполне хватает, но затем, по мере увеличения возраста деревьев, а в связи с этим и усиления влагопотребления, количество ее начинает уменьшаться и достигает такого уровня, который не может удовлетворить потребности древесной массы, и молодой лес начинает отмирать. Совсем другое явление наблюдается, когда в лесу применяются минеральные удобрения. После внесения их в почву расход воды на единицу прироста оказывается значительно меньше, чем без удобрения. Нами в дубравах лесостепи выяснено, что водный режим растений и влагооборот в древостоях находятся в зависимости от их минерального питания. Изменяя условия минерального питания, можно в значительной мере изменить водный режим растения и сократить непроизводительные расходы воды на транспирацию.

Влияние минеральных удобрений на влагооборот проявляется различно в зависимости от химического состава удобрений и условий увлажнения почвы.

Опыт указывает на более экономное расходование влаги из почвы при внесении фосфорных и азотных удобрений в темно-серую лесную почву, занятую дубовыми древостоями. Положительно влияет на содержание коллоидно связанной воды дополнительное внесение азотного удобрения, сделанное после окончания роста побегов в длину, но перед наступлением максимального прироста по диаметру. Азотное удобрение не вызывало летнего листопада во время суховейных ветров и засух. Таким образом, внесение минеральных удобрений заметно устраняет неблагоприятное влияние засух и обеспечивает повышенный прирост древостоев. Возможно, это объясняется тем, что минеральные удобрения повышают количество коллоидно связанной воды в растениях при незначительном повышении величины осмотического давления клеточного сока и сосущей силы корней.

Атмосферные осадки, поступающие в почву, не являются дистиллированной водой. Уже в атмосфере влага при соприкосновении с пылью обогащается различными минеральными и органическими веществами. Чем больше пыли в атмосфере, тем богаче осадки минеральными веществами. В литре осадков, попадающих на землю, содержится взвешенных частиц до 230 мг и растворимых — до 285 мг. При прохождении атмосферной влаги через кроны деревьев, а также при стекании ее по стволам она дополнительно и сильно обогащается минеральными веществами, количество и состав которых зависят от состава растительности и ее густоты.

Количество атмосферных осадков также влияет на содержание химических веществ в них. Чем больше осадков и чем чаще они выпадают, тем беднее их химический состав.

Минеральный состав осадков меняется с временами года и зависит от количества их в течение года и особенно в течение вегетационного периода.

По анализам В. А. Губаревой (1962), химический состав дождевых вод в дубовых древостоях в значительной степени зависит от возраста и сомкнутости древостоев. Наиболее богаты минеральными веществами осадки, прошедшие через кроны сомкнутых древостоев. Высокая концентрация их отмечена в воде, стекающей по стволам. По содержанию химических веществ более насыщенными оказались осадки, проходящие через кроны древостоев 28-летнего возраста, значительно беднее — прошедшие через кроны деревьев 58-летнего возраста, и на последнем месте стоят осадки, прошедшие через кроны 220-летних древостоев. Сильно понижено количество ионов в осадках, проходящих сквозь кроны необлиственных древостоев.

Химический состав осадков меняется в зависимости от состава древесных пород. Осадки, проникающие сквозь полог ясеневых древостоев, содержат больше растворенных веществ, чем осадки, проникающие сквозь полог дубовых.

Наибольшие колебания наблюдаются в содержании в осадках ионов кальция, магния, натрия и калия, аммония, гидрокарбонат-ионов и сульфат-ионов.

Состав воды, стекающей по стволам, зависит от шероховатости коры. Чем древостой старше, тем кора шероховатей и тем больше содержание химических веществ в воде, стекающей по стволам. Химический состав воды, образующейся в процессе весеннего снеготаяния, также неоднороден.

Таким образом, дождевая вода, проникая к почве, обогащается минеральными веществами и значительно усиливает концентрацию минеральных веществ в почвах, особенно в ее верхних горизонтах.

АТМОСФЕРНАЯ ПЫЛЬ И ВРЕДНЫЕ ГАЗЫ

Земля связана с космическими телами и с космическим пространством обменом не только разных форм энергии, но и материи. Обмен совершается в разнообразных формах (метеориты, космическая пыль, газообразные вещества, отдельные атомы), но изучен значительно хуже энергетического взаимодействия.

Атмосферная пыль — это совокупность аэрозолей и других мельчайших твердых частиц, находящихся в воздухе в чрезвычайно распыленном состоянии. Она может быть отнесена к несущественным элементам среды в том случае, если ее мало, и к весьма важным и сильно влияющим (например, на растительность), когда ее много. При большом выделении промышленных газов, а также при черных бурях растительность испытывает весьма неблагоприятное влияние пылевых масс. Состав пыли неоднороден,

она включает как неорганический, так и органический материал. На долю неорганических веществ падает от $\frac{2}{3}$ до $\frac{3}{4}$ всех механических примесей причем главным источником их является рыхлая почва. Пыль возникает всюду, где вследствие неблагоприятных условий отсутствует растительность. Наибольшее пылеобразование наблюдается в засушливых (пустынных и полупустынных) областях.

Наряду с пылью в атмосфере содержится значительное количество метеорных частиц и ядер конденсации.

Несмотря на небольшую массу отдельных пылинки, общее количество пыли в воздухе настолько велико, что годовой прирост массы Земли за счет пыли находится в пределах от $1,10^6$ до $3,7 \cdot 10^6$ т.

Особенно сильно запылены нижние слои тропосферы, как это видно из табл. 31.

Т а б л и ц а 31

Распределение пыли по вертикали
(Фетт, 1961)

Высота над поверхностью почвы, м	Зима 1942/43 г., среднее число пылинок в 1 см^3	Лето 1943 г., среднее число пылинок в 1 см^3	Высота над поверхностью почвы, м	Зима 1942/43 г., среднее число пылинок в 1 см^3	Лето 1943 г., среднее число пылинок в 1 см^3
0	93	19,5	800	9,3	11,8
100	63	11,8	900	4,8	—
200	60	11,3	1000	6,3	7,1
400	165	—	1200	3,1	5,8
500	7,2	11	1800	—	3,7
600	12,0	9,5	2000	0,5	4,0
700	12,4	—			

В атмосферном воздухе встречается пыль вулканического, морского и растительного происхождения, а также пыль от лесных пожаров, дефляции почвы, пыль, вызванная уличным движением и сжиганием топлива в различных промышленных предприятиях, и т. п.

Содержание в воздухе пыли и ядер конденсации находится в зависимости от относительной влажности воздуха. Чем ниже относительная влажность, тем меньше количество пылинок, но больше число ядер конденсации и, наоборот, чем она выше, тем меньше ядер конденсации и больше количество пылинок в 1 см^3 воздуха¹. При повышенной влажности ядра конденсации укрупняются благодаря действию сил сцепления и таким образом попадают в область измерения кониметром. При уменьшении объема ядер конденсации увеличивается объем пыли. Увеличение содержания пыли и уменьшение содержания ядер в воздухе перед началом дождя также объясняется коагуляцией.

Находящиеся в атмосфере зола, сажа, различные твердые минеральные частицы, некоторые газы оказывают влияние на жизнедеятельность растений. От пыли, содержащей в себе вредные вещества, листья растений начинают буреть, желтеть, увядать. Надо отметить, что частицы угольной пыли (по мнению Фетта) не приносят вреда растениям. Точно так же не оказывают вредного влияния на них уличная и цементная пыль. Сажа, не вызывая засыхания листьев и хвои во время летней жары, является, однако, одним из элементов, мешающих росту хвойных растений в больших городах.

Во время пыльных бурь растительность получает не только механические повреждения, но и заносится пылью.

¹ Пылью считаются частицы с радиусом 10^{-4} — 10^{-3} , а ядрами конденсации — частицы со средним радиусом $5 \cdot 10^{-6}$.

Растворимые вещества пыли поглощаются почвой и затем корнями растений; наряду с этим некоторые воднорастворимые соединения, полученные из пыли, вызывают увядание растений. Иногда они повреждают хлорофильные зерна или уменьшают содержание в них хлорофилла. Нерастворимые составные части пыли могут оказать неблагоприятное влияние и на физические свойства почвы, тем самым нанося вред растительности.

Существенно влияет пыль и на почву. Она уменьшает теплоотдачу почвы и интенсивность радиации, достигающей Земли, тем самым снижая нагревание почвы. Пыль оказывает большое влияние на морфологию земной поверхности и образование лёсса.

В атмосферной пыли содержатся также элементы органического происхождения: мелкие семена, пыльца и споры, микроорганизмы, водоросли, спорообразующие плесневые грибы с частицами самих растений и т. д.

Возникающие в период опыления древесных пород дожди способствуют выпадению пыльцы на землю. Поэтому вода первых потоков летнего ливня обычно быстро загнивает, а летом «цветет» из-за обильного содержания в ней органических веществ, пыльцы и спор растений.

Кроме пыли, в атмосфере содержится большое количество и других примесей, в частности некоторых газов. Наиболее распространенными газами, попадающими в атмосферный воздух в результате извержения вулканов, гниения органических остатков, сгорания различных видов топлива и вследствие выбросов, сопровождающих те или иные производственные процессы, являются окись углерода (CO), углекислый газ (CO_2), сернистый газ (SO_2) и сернистый ангидрид (SO_3). Менее распространены: хлор (Cl_2) и хлористый водород (HCl), фтор (F_2) и фтористый водород (HF), окислы азота (NO , NO_2 , NO_3), аммиак (NH_3) и сероводород (H_2S).

Особенно много таких газов около промышленных предприятий. На расстоянии до 0,2 км от завода в 1 м³ воздуха их содержится в среднем 32 мг, а в пределах от 0,5 до 1 км от завода — 28 мг, 1,5 км — 27 мг, от 1,5 до 3 км — 5 мг и от 3 км и выше — до 1,5 мг в 1 м³ воздуха.

Для лесных фитоценозов особенно важное (отрицательное) значение имеет сернистый газ. При содержании SO_2 в воздухе до 260 мг/м³ хвойные деревья погибают в течение нескольких часов, при содержании SO_2 5,2—26,0 мг/м³ вызывается острое повреждение хвойных и лиственных пород. При содержании SO_2 1,82—5,20 мг/м³ происходит уменьшение прироста древесных пород. При содержании SO_2 1,04—1,82 мг/м³ повреждение затрагивает только наиболее чувствительные древесные породы, да и то при длительном или часто повторяющемся воздействии и, наконец, при содержании SO_2 0,26—0,52 мг/м³ древесные породы совсем или почти не повреждаются.

У деревьев, подвергшихся сильному воздействию газа, распускание почек опаздывает на 9 дней, развертывание листьев — на 36 дней, а продолжительность вегетационного периода сокращается до 20—40 дней.

Степень влияния сернистого газа, как и других вредных примесей, зависит от состава леса, его возраста, густоты и условий местобитания. Хвойные леса более чувствительны к задымлению и к газам, чем лиственные. Среди лиственных пород дуб черешчатый и береза бородавчатая обнаруживают наибольшую устойчивость от газов и пыли. Густые насаждения менее устойчивы, чем изреженные, а старые менее устойчивы, чем молодняки. В частности, в старых древостоях при повреждениях вредными примесями воздуха резко (вдвое) сокращается срок жизни хвой, она делается мельче (короче, тоньше), крона деревьев сильно редет и, естественно, снижает свою ассимиляционную работу. Все породы меньше страдают от загрязненности воздуха и оказываются более долговечными в более благоприятных почвенных условиях, чем растущие на худших почвах. Точно так же дифференцируют эффект действия вредных примесей воздуха

и гидрологические условия. Устойчивость лесных биогеоценозов снижается при избыточном застойном увлажнении или при высоком уровне грунтовых вод.

Лес в значительной степени содействует очищению воздуха от пыли и газов и препятствует их дальнейшему распространению. Как днем, так и ночью при малой скорости ветра лишь незначительное количество пыли проникает через полог крон внутрь лесного массива. Основная масса пыли попадает в него со стороны опушки. Эта пыль быстро осаждается вследствие безветрия в лесу. В спелом лесу содержание пыли почти постоянно и всегда ниже, чем вне леса. Число пылинок в единице объема увеличивается лишь при сильном порывистом ветре. Содержание пыли в лесу уменьшается по направлению ветра, порывы которого проникают в глубь леса не более чем на 500 м. По наблюдениям в Теллермановских дубравах, перенос пыли от стены леса высотой 23 м в глубь лесного массива достигает на расстоянии до 100 м — 65%, на расстоянии до 400 м — 38%, до 1000 м — 25%, до 2000 м — 10% и на расстоянии до 3 км от стены леса — 5%.

Меньшая запыленность воздуха в лесу вызывается очищающим действием полога крон.

Количество отлагающейся пыли на листьях разных древесных пород достигает различных величин. Гладкие глянцевитые листья осины и тополя бальзамического задерживают в 6,3, а у дуба в 2,3 раза меньше пыли, чем шероховатые листья вяза.

Сильнее запыливаются нижние части крон. Например, на верхушке вяза высотой 13 м пыли задерживается в 8 раз меньше, чем на том же дереве на высоте 1,5 м. Это явление вызвано сдуванием пыли ветром и смытием его дождем с вершины деревьев.

Дождевыми осадками пыль, естественно, смывается с листьев и ветвей и попадает в подстилку и почву, увеличивая в верхних горизонтах последней содержание ряда веществ, растворимая фракция которых включается в новый биологический круговорот.

ФИТОЦЕНОЗ КАК КОМПОНЕНТ ЛЕСНОГО БИОГЕОЦЕНОЗА

1. БИОМАССА ФИТОЦЕНОЗОВ, ЕЕ СТРУКТУРА И РАБОТА

Как отмечено было в первой главе, растительность (фитоценоз) является неотъемлемой и существенной частью каждого биогеоценоза. Фитоценоз, включая в себя все обитающие на данной территории биогеоценоза виды высших и низших растений, из которых обычно большинство или по крайней мере значительная часть являются автотрофными организмами, способными к фотосинтезу, служит единственным образователем первичного органического вещества и основным накопителем энергии, за счет которых существуют гетеротрофные организмы и совершается большинство химических и физических реакций в биогеоценозе. Поэтому, хотя фитоценоз всеми своими свойствами и взаимоотношениями с другими компонентами биогеоценоза влияет на жизнь биогеоценоза, однако главнейшим результатом его деятельности является накопление им биомассы, точнее фитомассы. Биомасса биогеоценоза складывается из массы не только растений, но и животных, и микроорганизмов. Однако фитомасса, как правило, по объему, да и по весу значительно превосходит массу животных и микроорганизмов. Фитомасса является обычно и главным объектом хозяйственного использования биогеоценоза. Это особенно относится к лесным биогеоценозам, у которых фитомасса особенно велика и главнейшей частью которой является древесина, т. е. основной народнохозяйственный ресурс леса.

Поэтому настоящую главу мы начнем с рассмотрения биомассы (фитомассы) растительного компонента биогеоценоза.

БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РАБОТА ФИТОЦЕНОЗА¹

По сравнению с работой других компонентов биогеоценоза биогеоценотическая деятельность фитомассы имеет наиболее сложный, многообразный и специфический характер, ведет к особо разнообразным и глубоким последствиям широкого планетарного значения и определяет центральное

¹ Под биогеоценотической работой фитоценоза понимается:

- 1) поглощение фитоценозом из других компонентов биогеоценоза разнообразных веществ и энергии и синтез их в органические вещества;
- 2) выделение в окружающую среду продуктов своей жизнедеятельности (O_2 , CO_2 , H_2O и др.) и части захваченной энергии в процессе дыхания, транспирации и других выделений (гуттадии капельно-жидкой воды, выделения ароматических веществ и пр.);
- 3) возврат части поглощенных веществ и энергии через опад и разложение отмирающих органов и отпад отмирающих организмов;
- 4) трансформация свойств и состояний других компонентов биогеоценоза через рост тела растений и § 1, 2, 3.

положение фитоценоза в системе биогеоценологических компонентов и в трансформации энергии и веществ на земной поверхности. Через синтез зелеными растениями, составляющими главную часть биомассы фитоценозов, органических веществ, рост тела растений, их дыхание, поглощение ими минеральных веществ и влаги, транспирацию фитоценоз ускоряет, расширяет и усложняет общую миграцию веществ и энергии в оболочках Земли; образует новые цепи материально-энергетических превращений (биологическая аккумуляция веществ, биологический круговорот); формирует новые природные процессы (почвообразование, торфообразование), тела (почва, торф), газы (свободный кислород атмосферы и ее общий газовый состав), климат биогеоценоза; уменьшает энтропию солнечной радиации в космическое пространство; разрешает жизнедеятельность гетеротрофных организмов — животных, человека, большинства микроорганизмов. Вместе с этим и, собственно, благодаря всему этому воздействию растительных сообществ на земной поверхности коренным образом перестраивается характер связей между остальными компонентами биогеоценоза: из прямых и сравнительно простых они делаются сложно опосредованными, очень многообразными и тесными. И чем мощнее развивается фитомасса, тем сильнее проявляется эта роль, преобразующая биогеоценологические связи. Этим фитомасса биогеоценоза резко отличается от животного мира и микроорганизмов, биогеоценологическая деятельность и роль которых пропорциональны больше численности и скорости размножения, чем биомассе.

Масштаб, ритм и результативность биогеоценологической работы фитоценозов в природе варьируют в очень широких пределах. С одной стороны, это зависит от биохимических и биофизических свойств самой фитомассы биогеоценоза, сильнее всего варьирующих от участка к участку в связи с различиями видовой и расового состава растений, жизненных форм, возраста популяций, стадий онтогенеза и т. п., с другой — от состояний сопровождающих и направляющих работу растительности других компонентов и факторов биогеоценоза, и в первую очередь от количества, качества и ритма в притоке солнечной радиации и влаги к тому или другому участку земной поверхности. Отсюда зонально-провинциальные закономерности фитомассы биогеоценозов суши и ее работы.

Природное разнообразие биогеоценологической деятельности фитоценозов резко усиливается многообразными культурными фитоценозами, обменные процессы в которых в сравнении с природными сообществами имеют важные особенности, обусловленные характером культивируемых растений и проведением разнообразных хозяйственных мероприятий — внесение удобрений, поливы, снегозадержание, известкование, вспашка и рыхление почвы, прореживание посевов, распыление ядохимикатов и пр. В силу этого культурные фитоценозы по интенсивности своей биогеоценологической работы часто намного превосходят естественные растительные сообщества и дают феноменальные урожаи органического вещества (например, кукуруза, сахарная свекла, сахарный тростник).

ЗАПАСЫ ФИТОМАССЫ

Среди естественных фитоценозов суши наиболее высокий биогеоценологический эффект как в смысле количества усвояемой солнечной радиации и синтезируемых органических веществ, так и в смысле глубины преобразования других компонентов биогеоценоза дают, конечно, лесные сообщества. Благодаря долголетию господствующих в лесах древесных растений, на участках Земли, занятых древесной растительностью, несмотря на систематический возврат значительной части ассимилируемых веществ и энергии через дыхание и гниение отмирающих частей растений и целых

Накопление органического вещества в лесах с увеличением возраста деревьев, суммарно в надземных и подземных частях древостоев
(сухой вес в т/га)

Тип леса	Возраст, лет																		Автор
	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	120	140	160	180	200	220	240	260	
Сосняк черничник* . . .		39,0		77,0		141,0		213,0		248,0	270,0	271,0	267,0	266,0	254,0	252,0	248,0	249,0	А. А. Молчанов, 1961a
		0,8		2,81		13,09		14,07		14,50	15,53	16,81	17,36	18,66	19,41	19,51	19,51	19,51	
Сосняк-брусничник . . .	—	64,3	108,0	184,6	—	—	274,6	—	248,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н. П. Ремезов, Л. Н. Быкова, К. М. Смирнова, 1959
Ельник-зеленомошник . . .	—	—	97,0	151,2	—	260,3	289,3	—	314,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Дубняк осоково-сныте- вый	39,2	—	—	—	223,4	—	—	—	338,6	—	341,5	—	—	—	—	—	—	—	Они же
Дубрава осоково-сныте- вая	18,9	47,8	—	142,5	—	249,3	—	—	—	—	—	397,0	—	—	—	413,3	—	—	
	0,07	0,265	—	0,350	—	0,475	—	—	—	—	—	0,340	—	—	—	0,265	—	—	
Осинник осоково-сныте- вый	18,0	185,0	—	—	264	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н. П. Ремезов, Л. Н. Быкова, К. М. Смирнова, 1959

* В знаменателе приводятся запасы живого напочвенного покрова в т/га.

особей, скапливается огромное количество органического вещества и затраченной на его производство солнечной энергии. Год от года это количество растет (табл. 32) и во взрослых лесах уже в десятки и сотни раз превышает соответствующие запасы вещества и энергии в других типах растительного покрова (рис. 11, табл. 33).

Т а б л и ц а 33

Валовые запасы энергии в лесных посадках Англии (в 10^8 ккал/га), включая надземные и подземные части всех живых растений, подстилку и гумус (Ovington, Heitkamp, 1961)

Место наблюдений и порода	Возраст, лет	Общий запас энергии в экосистеме	В том числе в стволах и кронах	Место наблюдений и порода	Возраст, лет	Общий запас энергии в экосистеме	В том числе в стволах и кронах
West Tofts				Thuja plicata	22	37 82	3 241
Pseudotsuga taxifolia	22	9 243	8 404	Quercus petraea	21	22 54	1 985
Pinus nigra	22	7 090	6 367	Quercus rubra	21	21 66	1 997
Alnus incana	22	5 501	5 217	Безлесные площади	—	238—295	—
Larix leptolepis	22	4 589	4 011	Arbetswood			
Betula alba	22	3 121	2 863	Pseudotsuga taxifolia	47	12 577	12 049
Безлесные площади	—	590	—	Picea abies	47	13 784	12 563
Bedgebury				Pinus nigra	46	12 866	11 586
Picea omorica	21	15 560	14 431	Abies grandis	24	8 279	7 819
Tsuga heterophylla	23	12 593	12 070	Pinus silvestris	47	8 320	7 424
Picea abies	20	11 143	10 407	Picea abies	47	7 595	6 618
Pinus nigra	18	9 475	8 378	Larix decidua	46	10 988	9 202
Chamaecyparis lawsoniana	21	10 309	9 764	Fagus silvatica	39	6 565	6 131
Larix eurolepis	23	7 734	7 167	Quercus robur	47	6 157	5 929
Pseudotsuga taxifolia *	21	5 898	5 518	Castanea sativa	47	5 533	5 315
Nothofagus obliqua	22	3 996	3 800	Quercus sp.	44	4 531	4 265

Ежегодно нарастающая аккумуляция вещества и энергии в живой массе древесных растений составляет одну из важнейших биогеоценотических особенностей лесных фитоценозов.

1—арктическая «полупустыня» (разнотравно-дриадовая арктическая «полупустыня»); 2—арктическая тундра (разнотравно-осоковая тундра); 3—северная тундра (ивняковая травяно-моховая тундра); 4—южная тундра (березовая зеленомошная тундра); 5—редколесная тундра (березовое словое редколесье); 6—северная тайга (лишайниково-мшистый ельник); 7—средняя тайга (зеленомошный черничный ельник); 8—южная тайга (кисличный ельник);



9 — широколиственные леса (семенная дубрава); 10 — луговая степь (луговое разнотравье — дерново-злаковая степь); 11—типичная разнотравно-дерновинно-злаковая степь (типичная разнотравно-типчаково-ковыльная степь); 12—типичная дерновинно-злаковая степь (типчаково-ковыльная степь); 13 — пустынная полкустарничково-дерновинно-злаковая степь (полынно-типчаково-ковыльная степь); 14 — остепненная (северная) и типичная полкустарничковая пустыня (дерновинно-злаково-полынная и полынная пустыня); 15 — эфемерово-полкустарничковая (южная) пустыня (эфемерово-полынная пустыня); 16 — черносанкасульники (подзона южных пустынь)

Рис. 11. Валовой запас надземной растительной массы плакорных зональных растительных сообществ Европейской части СССР и Средней Азии (в ц/га в абс. сухом состоянии) (Лавренко, Андреев и Леонтьев, 1955)

Очень большие запасы органического вещества, естественно, накапливаются в дождевых тропических лесах, однако рекорды в этом отношении принадлежат странам с более умеренным климатом (тихоокеанское побережье Америки, где запасы одной древесины достигают $4000 \text{ м}^3/\text{га}$, Среднечилийская область леса), на что специальное внимание обратил А. Д. Гожев (1948). Это служит доказательством того, что биогеоэкологическая работа фитоценозов и накопление ими органических веществ зависят не только от гидротермических и почвенных условий, но в большой степени и от биологических особенностей растений, составляющих эти фитоценозы. В частности, в чилийских лесах большие запасы древесины накапливаются, по-видимому, в результате особо высокой долговечности местных древесных пород (до 2500 лет).

ДИНАМИКА ФИТОМАССЫ И ЕЕ ПРОДУКТИВНОСТЬ

Как правило, лесные фитоценозы энергичнее других типов естественной сухопутной растительности осуществляют не только аккумуляцию, но и годовой синтез органического вещества, хотя надо сказать, что добротных фактических данных о валовой годичной продукции различных типов растительности имеется еще крайне мало, они далеко не всегда сравнимы, а исследования этого вопроса, несмотря на оживление интереса к нему в последние годы, и у нас и за границей развиваются еще неоправданно медленно и маломасштабно. Особенно плохо известен годовой прирост в подземных частях растительных сообществ. Нельзя не согласиться с Е. М. Лавренко (1955), что как с научной, так и с практической точек зрения необходимо всячески форсировать планомерное изучение продуктивности и отхода отмерших частей наземного растительного покрова в разных природных зонах и провинциях.

А priori можно думать, что максимальный синтез органического вещества осуществляется в дождевых тропических лесах, где, благодаря равномерно жаркому и влажному климату и вечнозелености растений, возможна круглогодочная ассимиляция углекислоты. Фагелер (1935) приводит для таких лесов величины годичного прироста органической массы в 200 т/га (!), однако эта цифра едва ли соответствует действительности, во всяком случае для первичных тропических лесов, включающих в свой состав немало древесных пород весьма медленного роста (Ричардс, 1961). Минимальных значений продукция органического вещества, естественно, достигает в лесах с наименее благоприятными для фотосинтеза и корневого питания древесных растений условиями климата и почв, например в условиях короткой вегетации, недостаточного или, наоборот, излишнего обильного увлажнения и т. п. Крайних степеней это снижение фотосинтетической деятельности деревьев достигает на климатических и эдафических границах распространения лесной растительности.

На Русской равнине максимальная среднегодовая продуктивность органического вещества в лесах, оцениваемая весом среднего прироста древесины в абсолютно сухом состоянии, достигается в семенных дубравах зоны широколиственных лесов и определяется приблизительно в $5,6 \text{ т/га}$ (Лавренко, Андреев, Леонтьев, 1955). Близкая величина средней продуктивности наблюдается и в хвойных лесах на плакорных местообитаниях южной тайги (5 т/га), тогда как в глубине тайги (в средней тайге) продуктивность хвойных лесов заметно ниже семенных дубрав (3 т/га). Здесь, однако, играют роль не видовые особенности эдификаторов леса, а менее благоприятные в тайге для построения органического вещества физико-географические условия. Во всяком случае в сходных климатических условиях, согласно исследованиям в Англии (Ovington a. Heikamp, 1961), хвойные леса не только не уступают в этом отношении лиственным, но

значительно превосходят их. По полученным данным, продуктивность хвойных культур в Англии, в энергетической оценке, в 3—7 раз выше (!) любых лиственных лесов (березовых, ольховых, дубовых, каштановых, южнобуковых) того же возраста и в тех условиях произрастания (табл. 33). У вечнозеленых хвойных это, возможно, достигается использованием для ассимиляции углекислоты холодного ранневесеннего и позднесеннего времени и большей листовой поверхности. Если эти закономерности, хотя

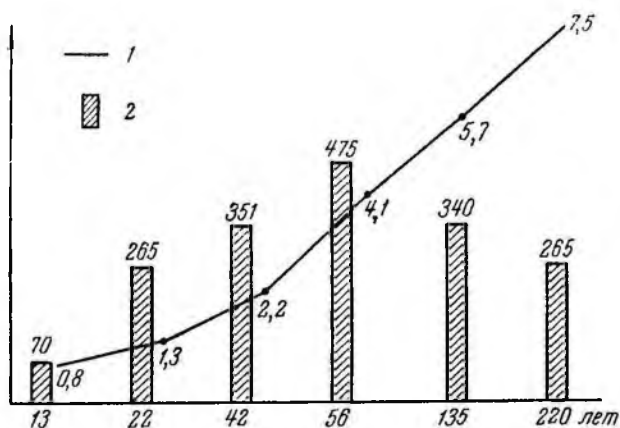


Рис. 12. Динамика массы травяного покрова и освещенности под пологом леса на высоте 1,3 м в осоково-снытевой дубраве с возрастом (по материалам Матвеевой, 1954, и Молчанова, 1961а)

1 — освещенность (в % от освещенности открытого места); 2 — сухой вес травяного покрова (в кг/га)

бы и в несколько ослабленной степени, подтвердятся для континентальной тайги, то нельзя не обратить внимания на тот огромный ущерб в накоплении энергии на земной поверхности, который происходит в таежных лесах на десятках миллионов гектаров в результате смены хвойных пород лиственными на гарях и вырубках.

Прирост фитомассы в лесах, конечно, не исчерпывается приростом стволовой древесины, параллельно ему идет прирост ветвей, корней, кустарников, травянистых растений, мхов, однако эти статьи урожая органического вещества в лесу изучены еще очень недостаточно и, самое главное, не столь точно, как прирост стволовой древесины. По имеющимся немногочисленным и достаточно приближенным данным, валовая продукция сухого органического вещества в лесах СССР едва ли превышает 15 т/га в год.

Продуктивность фитомассы очень изменчива и в одном и том же лесу нередко сильно изменяется по годам в связи с колебанием климатических условий (засухи, переувлажнение) или нападением вредителей, пожарами, а также в связи с возрастом древостоев. Согласно массовым таблицам хода роста различных насаждений прирост стволовой древесины в любом лесу (без ухода) первоначально с возрастом деревьев постепенно увеличивается, к определенному моменту достигает максимума, а затем снижается.

В перестойных лесах прироста часто не наблюдается совершенно, так как отпад старых деревьев оказывается по объему или равен, или больше объема прироста на живых стволах. Не менее динамична с возрастом насаждений биомасса напочвенного покрова. В густых молодняках напочвенный покров обычно отсутствует или очень слабо развит. Затем по

мере изреживания древостоя и усиления освещенности биомасса его начинает возрастать и к определенному моменту (естественно, разному в лесах из разных пород и в разных местообитаниях) достигает некоторого максимального значения (рис. 12, 13). Сходную закономерность обнаруживает развитие и подлеска. В результате этих преобразований в фитомассе лесного биогеоценоза с возрастом дифференцируется несколько рабочих уровней, отличающихся как эффектом своей биогеоценотической работы, так и условиями ее осуществления. Нередко масштаб биогеоценотической работы нижних горизонтов фитомассы леса очень значителен и, если судить по величине годового прироста органического вещества и по величине годового опада, иногда не меньше или немногим меньше древесного яруса (Мелехов, 1957).

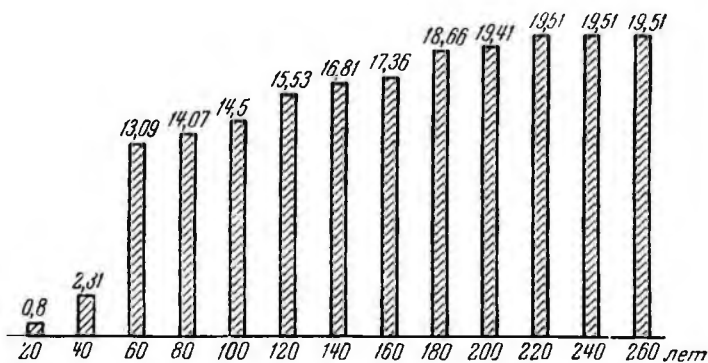


Рис. 13. Динамика запасов органического вещества в живых частях мхов и ягодников (в т/га) в сосняке-черничнике (по данным Молчанова, 19616)

Природные закономерности биогеоценотической работы лесных сообществ, и в частности прирост фитомассы и ее состав, в настоящее время подвергаются на обширных площадях преобразованию и регуляции со стороны лесного хозяйства, главным образом через рубки ухода, а на заболоченных землях через осушку, в результате чего увеличивается прирост древесных растений, а также меняется в лучшую сторону породный состав древостоев.

ОПАД ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА

Наряду с накоплением органических веществ в фитомассе лесов в большом масштабе осуществляется и обратный процесс — отмирания живого вещества. Он идет, с одной стороны, через отмирание целых растений, так называемый отпад, с другой — через периодическое отмирание отдельных органов или их частей (листья, почки, побеги, ветви, корни, кора, цветки, пыльца, плоды), так называемый опад. Как показывают определения А. А. Молчанова (19616), за время жизни одного поколения леса в отпад и опад уходит органического вещества в 3—4 раза больше, чем его удерживается в живой фитомассе леса (рис. 14).

Роль отмершего органического вещества в лесном биогеоценозе не менее значительна и разнообразна, чем живого. С одной стороны, оно — важнейший участник обмена в системах фитоценоз — почва и фитоценоз — атмосфера. Разлагаясь, оно пополняет запасы минеральной пищи растений в почве, формирует почвенный гумус, реакцию почвы, способствует накоплению ряда химических элементов в верхних горизонтах почв, в силь-

ной степени определяет состав и обилие почвенных животных и микроорганизмов, обогащает углекислотой и утепляет приземные слои атмосферы. С другой стороны, накапливаясь в некотором количестве на поверхности почвы в виде слоя неразложившегося или мало разложившегося растительного материала, отмершие остатки растений образуют так называемую лес-

ную подстилку, роль и значение которой в жизни леса и в биогеоценоотическом обмене трудно переоценить. Как показывают многочисленные наблюдения и прямые опыты, подстилка влияет на газообмен почвы, проницаемость осадков и поверхностный сток воды, на тепловой режим почвы, на испарение с поверхности, на прорастание семян и развитие всходов, на взаимоотношения растений (через подавление одних видов и благоприятствование другим). В историческом прошлом подстилка в лесу, несомненно, сыграла важную роль в формировании ряда жизненных форм у лесных трав, например сапрофитов, подстилочных растений с корнями и корневищами, погруженными в нижнюю часть лесной подстилки, грибов. Нельзя не согласиться с Г. Ф. Морозовым (1926), что в подстилке «скрывается очень много лесных тайн», и хотя в настоящее время лесной подстилке уделяется значительное внимание со стороны и лесоводов, и почвоведов, и геоботаников,

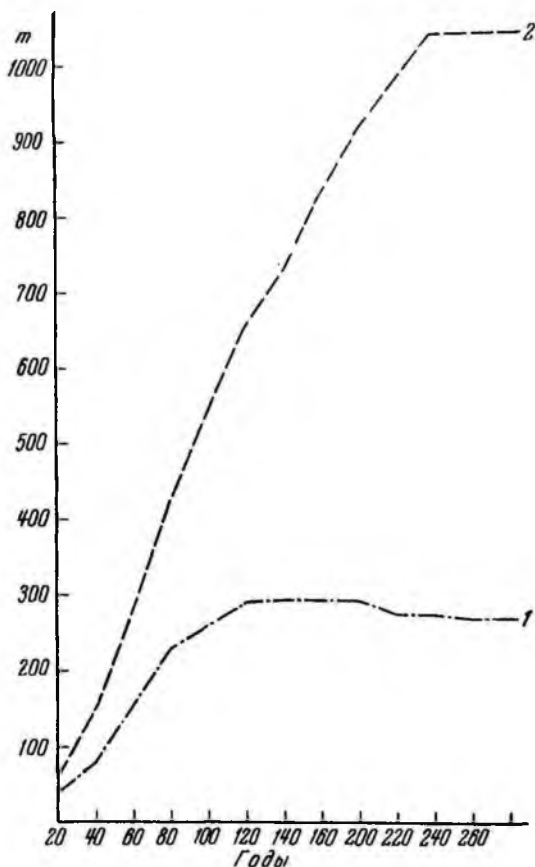


Рис. 14. Продуктивность органического вещества в сосняке-черничнике (в т/га в абс. сухом состоянии) (по данным Молчанова, 1961 г.)

1 — количество органического вещества в растущей надземной части фитоценоза; 2 — отпад органического вещества нарастающим итогом

многие вопросы ее генезиса, строения и взаимодействия с почвой, атмосферой, растительностью, фауной, микроорганизмами остаются неисследованными.

С биогеоценоотической точки зрения особенно важны данные о подстилке, с одной стороны, как участнике материально-энергетического обмена в лесу, в частности ее запасы и пр., с другой — как об индикаторе этого обмена, поскольку такие свойства подстилки, как мощность (особенно в сравнении с величиной годичного опада), состав, структура, зольность, реакция, довольно хорошо отражают условия, темп и направление всего биогеоценоотического метаболизма. В настоящее время накоплено уже немало эмпирических данных о лесных подстилках, их запасах, составе, зольности, реакции и пр., которые показывают большое разнообразие их в природе и тесную зависимость от характера лесных фитоценозов, ус-

ловий местообитания, возраста леса, его полноты, а также от погодных условий.

Прослежена также динамика разложения подстилок (Шумаков, 1941; Молчанов, 1961) и их зольного состава (Зонн и Алешина, 1953). В лесах умеренной зоны максимальных величин запас подстилок достигает осенью (после листопада) и весной, минимума — в конце лета. Разница в весе может достигать нескольких тонн на гектар (Молчанов, 1961). Быстрее разлагается подстилка в лиственных лесах, медленнее в хвойных, особенно в избыточно увлажненных условиях и на холодных почвах. Очень быстро разлагается растительный опад в тропических лесах — там он даже не успевает накапливаться на поверхности почвы более или менее выраженной прослойкой, и о подстилке говорить можно довольно условно. В составе лесных подстилок, помимо доминирующего в них мелкого растительного материала — листьев, хвои, мелких и средних сучьев, шишек, которые распределяются на поверхности почвы, хотя и не совсем равномерно по толщине и составу, но более или менее на одном уровне, входят также крупномерные растительные остатки — стволы отпавших деревьев, крупные сучья.

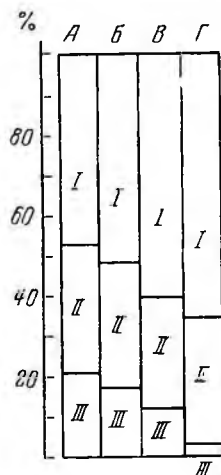
Они значительно приподнимаются над общей поверхностью лесной подстилки, разрушаются гораздо медленнее остального опада (Молчанов, 1947) и существенно разнообразят микросреду и распределение растений. На таких гниющих стволах нередко формируются специальные микрогруппировки травянистых растений, мхов, лишайников, расселяется подрост древесных пород, колонии дереворазрушающих грибов, некоторых насекомых (например, муравьев).

СОСТАВ ФИТОЦЕНОЗОВ

Фитомасса биогеоценозов образуется из огромной совокупности растительных особей, которые по своей биогеоценотической работе, а следовательно, и по роли в жизни биогеоценозов далеко не одинаковы. Даже в одновидовых, одновозрастных и генетически однородных сообществах, благодаря расчленяющему действию на рост и деятельность отдельных растений конкуренции за свет, влагу, питательные вещества почвы и пространство, всегда встречаются особи, биогеоценотически то более, то менее активные. Особенно хорошо это прослеживается в сообществах древесных растений, расчлененных в ходе соревнования за средства жизни по росту и развитию особей на пять так называемых классов Крафта. Сильно затененные, стесненные в пространстве и вообще сильно угнетенные особи (IV—V классы Крафта) имеют небольшую биомассу (общую и листовую), работают при очень плохих для фотосинтеза условиях освещения и производят органического вещества (а стало быть, и свободного кислорода атмосферы) в несколько раз меньше, чем деревья I—II—III классов (рис. 15). Биогеоценотическая дифференциация растений в лесу усиливается обычно наличием древесных растений разного возраста и онтогенетической зрелости. Напомним в связи с этим почти постоянное участие во взрослых лесах входов и подраста деревьев пород, биогеоценотическая работа которых и роль в общем метаболизме биогеоценоза несравнимы со взрослыми деревьями ни по масштабу, ни по условиям.

Рис. 15. Процентное соотношение массы, листовой поверхности, общей продуктивности и прироста между деревьями трех разных классов развития в ясеневом 12-летнем насаждении (по Boysen-Jensen, 1932)

I — господствующие деревья; II — согосподствующие деревья; III — затененные деревья; А — масса; Б — поверхность листьев; В — общая продуктивность; Г — прирост



В сообществах, образованных многими видами, биогеоценотическая дифференциация растений, естественно, выражена еще значительнее. Не говоря уже о разнонаправленности биогеоценотической работы совместно обитающих автотрофных и гетеротрофных растений, выступающих в биогеоценозах в роли соответственно *продуцентов* (созидателей первичного органического вещества) и *консументов* (потребителей и трансформаторов его), в любом разнообразном сообществе всегда одни виды или группы видов играют очень большую роль в материально-энергетическом обмене фитоценоза со средой его обитания, другие — подчиненную или даже мало заметную. К первым относятся растения, встречающиеся в фитоценозах большими массами, производящие наибольшее количество органического вещества, вовлекающие в обмен наибольшее количество минеральных веществ и воды, фиксирующие наибольшее количество солнечной энергии и одновременно с этим и благодаря этому наиболее глубоко трансформирующие состояние других компонентов биогеоценоза. Их можно назвать *макропродуцентами*, а по отношению к энергии солнечного луча *макро-трансформаторами*. Применительно к древесным и кустарниковым породам можно говорить еще и о *макроаккумуляторах* вещества и энергии. В геоботанике макропродуцентам отвечают понятия растений — эдификаторов и детерминантов. Другие автотрофы фитоценоза по масштабу своей биогеоценотической работы могут быть *мезо-* и *микропродуцентами*. Последние (отчасти первые) отвечают геоботаническим понятиям ингредиентов или ассектаторов, а первые (во многих частных случаях) — субэдификаторов.

В лесных фитоценозах роль макропродуцентов обычно играют древесные породы, господствующие в главном пологе древостоя: они занимают наибольший объем в атмосфере и почве, производят главную массу органического вещества, фиксируют и накапливают наибольшее количество солнечной энергии, вовлекают в круговорот наибольшее количество воды и минеральных веществ и сильнее всех других участников сообщества изменяют световой режим фитоценоза, движение воздуха, его состав, влажность, температуру, химические и физические свойства почвы. Остальные автотрофные участники лесных фитоценозов — сопутствующие древесные породы, кустарники, лианы, травы, мхи, лишайники, водоросли — обычно значительно менее эффективны в биогеоценотическом отношении, чем господствующие породы главного яруса леса, и относятся к числу мезо- и микропродуцентов, биогеоценотическая деятельность которых находится в глубоком подчинении макропродуцентам древесного яруса, хотя по масштабу может быть и весьма значительной (например, черника в таежных лесах).

Биогеоценотическая роль отдельных видов растений в природе может сильно варьировать в зависимости от внешних условий и фазы онтогенеза.

Нередко виды, играющие роль макропродуцентов в одних условиях и на одних фазах онтогенеза, оказываются на положении мезо- и микропродуцентов в других экотопах, с иными режимами экологических условий или в иную фазу развития. Иллюстраций этого положения можно привести много, ограничимся двумя. Ель является макропродуцентом и макротрансформатором в таежной зоне на суглинистых или супесчаных почвах с хорошим увлажнением и хорошей аэрацией, образуя густые и тенистые леса высокой производительности. На сухих же и бедных песках или на сильно заболоченных почвах с недостатком кислорода она в этой зоне или совсем не встречается, или встречается в небольшом количестве, сильно угнетена, имеет малый прирост и по своей биогеоценотической работе — несомненный микропродуцент. В такой же роли микропродуцента ель выступает и на лесосеках в первые годы своей жизни. Другой пример. Кукушкин лен

и некоторые виды сфагнома в сосновых и еловых лесах встречаются очень часто, но на хорошо дренированных субстратах их количество крайне невелико, масштаб их биогеоценотической работы ничтожен — они являются микропродуцентами. В экотопах с избыточным увлажнением, наоборот, эти растения представлены множеством особей, образуют сплошные пышно развитые ковры и органического вещества в этих условиях формируют и аккумулируют (в торфе) не меньше, а часто во много раз больше, чем здесь же растущая древесная растительность (Пьявченко, 1960). Ясно, что в таких условиях мхи выполняют роль макропродуцентов и своей биогеоценотической работой нередко значительно перекрывают роль древесного яруса (табл. 34). Правда, в этих случаях возникает вопрос, а можно ли такие группировки считать лесом?

Т а б л и ц а 34

Прирост органического вещества в некоторых типах болотистых лесов
Вологодской области (в кг/га в год, в абс. сухом состоянии)
(Пьявченко, 1960)

Тип леса	Прирост органического вещества				Всего
	древесный ярус	подлесок	травяно-кустарничковый покров	моховой покров	
Ельник болотно-травяной	850	8	89	959	1906
Сосняк кустарничково-сфагновый	104	—	15	1661	1780

Консументы в лесных фитоценозах представлены значительным разнообразием низших растений, в частности сапрофитных и паразитных грибов. Хотя биомасса их обычно невелика и всегда сильно уступает биомассе растений-продуцентов, однако роль их в превращениях вещества и энергии в природе может быть весьма значительной. В первую очередь это относится к сапрофитным грибам, принимающим очень большое участие в разложении подстилки и стволов отмерших деревьев (Частухин, 1945; Молчанов, 1947), а также к грибам-паразитам, нередко заселяющим значительную часть живых деревьев в лесу и ускоряющим их отмирание. Кроме того, многие грибы принимают участие в водно-минеральном питании продуцентов в качестве посредников между почвенными растворами и клетками корней. Этот тип водно-минерального питания высших растений (микотрофия) очень широко распространен в природе и очень характерен для биогеоценологических связей в лесных фитоценозах. Из числа высших растений в качестве консументов в лесных фитоценозах встречается ряд сапрофитов — в наших лесах, например, *Monotropa*, *Neottia*, *Epipigon*, *Corallorhiza* и очень немногие паразитные формы, например Петров крест (*Lathraea squamaria*), паразитирующий на корнях лещины. В больших количествах эти растения, однако, не встречаются, и масштаб их биогеоценотической работы поэтому крайне незначителен.

Гораздо существеннее в жизни лесных биогеоценозов роль растений-полупаразитов, получающих от растений-хозяев лишь частичное довольствие — в основном воду и минеральные вещества. Эти зеленые растения, осуществляющие самостоятельный синтез органического вещества из углекислоты и воды, представлены рядом травянистых (*Melampyrum*, *Euphrasia* и др.) и кустарниковых форм (*Viscum*, *Loranthus*). Они встречаются гораздо чаще настоящих консументов и в неизмеримо больших количествах. Марьянник, например, нередко образует в лесах сплошные

покровы. В огромных количествах местами распространяется в лесах омела (*Viscum album*). В Тироле, например, в горных сосняках, расположенных вдоль пути весеннего пролета скворцов, пожирающих и распространяющих семена омелы, количество кустов этого паразита исчисляется миллиардами и деревья покрыты ими от верхушек почти до земли (Бейлин, 1950). Здесь омелу надо расценивать, вероятно, не только как консумент, но и как продуцент (мезопродуцент), вносящий значительную долю в общую продукцию первичной биомассы. Под действием омелы поражаемые ею деревья снижают прирост, суховершинят и преждевременно засыхают (Бейлин, 1950).

К сожалению, этот вопрос еще очень слабо изучен. В наших лесах омела чаще всего поражает липу, березу, грушу, иву, тополь, из хвойных местами сосну, пихту.

Видовой состав растений считается одним из важнейших признаков растительного сообщества. Разные фитоценозы отличаются друг от друга в первую очередь систематическим составом образующих их растений. Особенно важны состав и соотношение господствующих видов. От них зависят облик сообщества, его экология и структура. Очень важен видовой состав растительных сообществ и с биогеоценотической точки зрения, поскольку разные виды растений в силу генотипических особенностей своих связей с окружающей средой достаточно специфичны и по своей биогеохимической работе и трансформации среды обитания. Больше того, может иметь значение и расовый состав растений, как в этом хорошо убеждают опыты выращивания многих древесных пород из семян различного происхождения. В связи с этим фитоценозы, различающиеся по систематическому составу растений, будут различны и по эффекту своей биогеоценотической работы. Для близких видов мыслимы, однако, исключения. Так, вероятно, *Picea excelsa* и *P. obovata*, отличающиеся незначительными морфологическими признаками, очень близки по своему биогеоценотическому действию и образуют в сходных экотопах настолько сходные по всем проявлениям биогеоценотического метаболизма сообщества, что различать их можно только по чисто формальному (для биогеоценологии, да и для фитоценологии) основанию — принадлежности эдификатора к двум различным мелким морфологическим формам.

Количество видов, принимающих участие в сложении лесных сообществ, сильно варьирует, и наряду с группировками, образованными небольшим набором видов, широко распространены фитоценозы, в которых участвуют сотни видов одних высших растений. Степень видового насыщения фитоценозов зависит: от возраста и густоты древостоя — чем старше лес и чем сильнее разомкнут древесный полог, тем богаче его флористический состав; от синэкологических особенностей эдификаторных видов — состав растений более бедный в лесах, древостой которых образован теневыносливыми или тенелюбивыми породами, способными формировать густые и тенистые пологи; от условий местообитания — в более благоприятном климате и на более плодородных почвах разнообразие видов в лесу больше; от геологической истории земной поверхности — насыщенность видами выше на территориях, более продолжительное время не испытывавших катастрофических преобразований своего климата, рельефа или положения на земной поверхности. С биогеоценотической точки зрения, флористическое разнообразие фитоценоза существенно как несомненный показатель степени сложности биогеоценотического метаболизма: чем богаче состав растений, формирующих фитоценоз, тем, несомненно, разнообразнее и сложнее осуществляются в нем обмен и связи фитомассы с другими компонентами биогеоценоза.

СТРУКТУРА ФИТОЦЕНОЗОВ

Фитомасса растительных сообществ (особенно сухопутных) никогда не бывает совершенно однородной ни по своему строению, ни по условиям и эффекту биохимической работы своих структур. Даже в одновидовых зарослях растений она расслаивается на надземную и подземную части, отличающиеся не только анатомо-морфологической структурой и функциями, выполняемыми в организме, но и тем, что их работа и метаболические связи разворачиваются в резко различных средах, с резко различными веществами, на основе разных законов, с разнокачественными результатами и, несмотря на определенные взаимодействия и корреляции, не совсем синхронно, что очень четко, например, прослеживается в существенном календарном несовпадении явлений роста у корней и надземных органов древесных растений.

Наземные и подземные части фитомассы, в свою очередь, также неоднородны по своему значению в биогеоценозическом процессе, что особенно резко проявляется у древесных растений. Выделяются деятельные и недейательные или малодейательные части каждой из них. В надземной биомассе главной деятельной частью являются листья и молодые побеги. Они служат акцепторами углекислоты и солнечной радиации, главными каналами водообмена растений с атмосферой и главными трансформаторами внутренней среды биогеоценоза, поскольку именно они осуществляют фотосинтез и транспирацию, перехватывают основную долю солнечных лучей, осадков, аэрозолей, гасят главную силу ветра, преобразуют влажность, тепло и т. д. В подземной биомассе деятельной частью являются молодые окончания корней. Хотя на их долю приходится очень небольшая часть общей массы корней (особенно у древесных пород), однако в биогеоценозической работе фитоценоза в почве они играют главную роль, так как через них происходит поглощение растениями воды, минеральных веществ, преимущественное выделение углекислого газа и многих органических веществ с высокой активностью и в том числе ряда ферментов, способных разлагать сложные органические вещества (Петербургский, 1959).

Но и эти части биогеоценозически неоднородны. В листовой массе, например, отчетливо дифференцируются световые и теневые листья, отличающиеся не только структурой и условиями фотосинтетической работы, выражающимися, например, в различной концентрации CO_2 и в разном освещении, но и результатом этой работы. Как видно из данных табл. 35, световые листья фотосинтезируют в десятки раз интенсивнее теневых и в общей продуктивности органического вещества и накоплении энергии в биогеоценозе играют, естественно, главную роль. Теневые же листья работают часто с отрицательным балансом даже у теневыносливых растений.

Неоднородно работают также молодые, зрелые и старые листья как в силу возрастных различий их биохимического состояния, так и в результате весенне-летне-осенних изменений в условиях среды для фотосинтеза, транспирации, дыхания.

В многовидовых сообществах биогеоценозическая неоднородность фитомассы, естественно, еще больше, поскольку растения разных видов благодаря своей генетической специфике взаимодействуют с другими компонентами биогеоценоза по-разному — различно и в разном количестве добывают потребные для себя минеральные вещества, воду, энергию, создают не совсем одинаковые, а часто и очень своеобразные органические продукты, выводят в атмосферу и почву, помимо общих продуктов своей жизнедеятельности (CO_2 , O_2), весьма специфические метаболиты, на свой лад изменяющие черты и свойства других компонентов биогеоценоза (см. V и VI главы настоящей книги). Особенно велики эти различия у растений разных жизненных форм, в связи с чем биогеоценозическая дифференцировка фитомассы тем больше, чем разнообразнее жизненные

*Интенсивность ассимиляции CO₂ световыми и теневыми листьями
у древесных растений*
(в мг на 1 г сырого веса листьев (хвой) в 1 час при 18—22°)
(Иванов Л. А., 1946)

Порода	Освещение, в % от полного солнечного света				
	1	30	100		
Х в о й н ы е					
<i>Светолюбивые:</i>					
сосна	—0,08 *	2,1	Среднее	3,3	Среднее
лиственница	—0,06	3,1	2,7	4,1	3,8
<i>Теневыносливые:</i>					
ель	—0,06	1,6	2,5	1,7	2,1
шихта	—0,13	3,4		2,6	
Л и с т в е н н ы е					
<i>Светолюбивые:</i>					
дуб	—0,12	2,5	4,3	4,1	7,2
ива	0,03	1,2		8,0	
береза	0,18	6,0		9,4	
<i>Теневыносливые:</i>					
клен	0,54	4,9	5,6	5,0	6,1
		6,3		8,3	

* Цифры с минусом показывают, что CO₂ выделялась, так как дыхание превышало фотосинтез.

формы, участвующие в ее образовании. На одно из первых мест в этом отношении надо поставить лесные фитоценозы, где наряду с доминирующими древесными растениями широко представлены кустарники, лианы, различные травы, мхи, лишайники, водоросли, грибы. Различаясь размерами, долголетием, формой роста, способностями добывать и трансформировать необходимые вещества и энергию, отношением к свету, влаге, минеральным веществам почвы, эти формы определяют вертикальное расчленение биомассы лесных фитоценозов (как в надземных, так и в подземных частях) на ряд слоев — ярусов, каждый из которых обособлен не только в пространстве — морфологически, но и биогеоценологически, т. е. как материально-энергетическая система, специфически воспринимающая и преобразующая вещество и энергию и функционирующая при неповторимых в других ярусах режимах света, влажности, тепла, концентрации CO₂, минерального питания, аэрации, движений воздуха, работы фауны и микроорганизмов. К сожалению, с этой точки зрения растительные ярусы фитоценозов еще не изучались и сейчас имеются ограниченные материалы по некоторым свойствам фитосреды, в которой происходит биогеоценологическая работа того или другого яруса (Сахаров, 1940а, б; 1948).

Количество ярусов в природных сообществах варьирует от одного до шести, причем очевидна связь этого разнообразия с условиями среды. Как правило, число ярусов больше в сообществах, функционирующих в более благоприятных климатических и почвенных условиях. Считается, что самое сложное строение имеют влажные тропические леса, хотя ярусность растительности там внешне не выражена столь четко, как в лесах умеренных широт. Свою роль в организации растительных сообществ играют также история земной поверхности — структура сообществ сложнее на более древних участках суши — и взаимные отношения между растениями, ограничивающие возможность ассоциирования многих видов и форм.

Ярусы растительных сообществ находятся между собой в постоянном взаимодействии и зависимости. Как показывают наблюдения и опыты, мощное развитие верхних ярусов сильно ослабляет развитие и работу нижних, вплоть до их полного подавления, с одной стороны, в результате резкого снижения интенсивности освещения под пологом яруса и ухудшения физиологического состава света, с другой — в результате обострения конкуренции корней за влагу и минеральные вещества почвы. Я. Я. Васильев (1935) обратил внимание на различную роль и судьбу разных ярусов в лесу и предложил различать: конституционные ярусы, присущие лесу определенного типа; демутационные — временные, заменяющие собой восстановление коренного конституционного яруса (например, ярус молодого поколения ели в сосновом или березовом лесу); дигрессивные — возникающие в результате нарушения (пожарами и пр.) природных соотношений в лесном фитоценозе; регенеративные, восстановительные (например, подрост ели в еловом лесу). С биогеоценотической точки зрения это деление заслуживает определенного внимания, так как, с одной стороны, подчеркивает динамику рабочих поверхностей фитомассы, с другой — касаясь эдификаторных ярусов, вскрывает прошлый и будущий тип биогеоценотического метаболизма, а также устойчивость или нарушенность его.

Ярусное распределение фитомассы является основой для вертикальной дифференциации и всех других компонентов биогеоценоза и, стало быть, определяет основные черты общей стратификации биогеоценозов и биогеосферы. К сожалению, этот вопрос еще не получил должной опытной разработки. Теоретически его недавно рассмотрел Ю. П. Бяллович (1960), установивший целую систему биогеоценотических горизонтов, их закономерностей и связей. Биогеоценотические горизонты — вертикально обособленные и по вертикали далее нерасчленимые структурные части биогеоценоза. Они, конечно, тесно связаны с растительными ярусами, но значительно дробнее их. Например, в *трехъярусном* древесно-кустарничковом сообществе без травянистого и мохового покрова Бялловичем различается *девять* биогеоценотических горизонтов (рис. 16).

Наряду с вертикальной дифференциацией фитомассы биогеоценозов обычно наблюдается значительная неоднородность (количественная и качественная) и ее горизонтального сложения. Отчасти это обусловлено неравномерной густотой стояния растений, в частности разного рода окнами, редианами, сгущенными группами в зарослях растений, отчасти неравномерным пятнистым распределением отдельных видов в пространстве в связи или с особенностями их размножения, или с неоднородностью

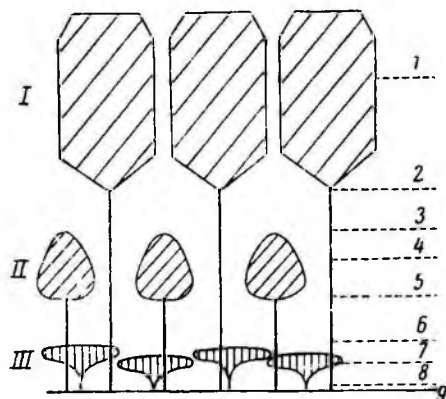


Рис. 16. Соотношение растительных ярусов и биогеоценотических горизонтов I — первый ярус древостоя (высотой 20—22 м); II — второй ярус древостоя (высотой 10—12 м); III — третий ярус сообщества — подлесок (высотой 2—3 м); 1 — верхний («деятельный») биогеогоризонт фотосинтеза первого древесного яруса (мощность около 2 м); 2 — нижний биогеогоризонт фотосинтеза первого древесного яруса (мощность около 4 м); 3 — первый стволовой, или межпологовой, биогеогоризонт (мощность от 2 до 6 м); 4 — верхний («деятельный») биогеогоризонт фотосинтеза второго древесного яруса (мощность около 2 м); 5 — нижний биогеогоризонт фотосинтеза второго древесного яруса (мощность от 4 до 7 м); 6 — второй стволовой, или межпологовой, биогеогоризонт (мощность от 4 до 7 м); 7 — биогеогоризонт фотосинтеза подлеска; 8 — микродифференцированный подпологовой биогеогоризонт (мощность около 1 м); 9 — нанодифференцированный подпологовой биогеогоризонт (мощность около 0,2 м)

микроусловий (экзогенных или эндогенных) той или иной хоры, или отчасти в связи с нарушениями растительности со стороны человека, животных, ветра. Поэтому биогеоценотическая работа фитоценоза в горизонтальном направлении в природе может быть существенно дифференцированной даже на очень однородных участках земли. Горизонтальная неоднородность фитоценоза, естественно, создает неоднородность и в других компонентах биогеоценоза, что применительно к лесным сообществам нашло частично свое опытное подтверждение (Сахаров, 1939, 1950, 1951, и др.).

Если вертикальное расслоение фитомассы служит основой для горизонтальной стратификации биогеоценозов, то ее горизонтальная (латеральная) неоднородность приводит к обособлению радиальных структур биогеоценозов. Впервые на эти структуры под названием элементов биогеоценоза обратил внимание Сахаров (1950). Он рассматривал их как обособленные внутри фитоценоза по составу, строению, густоте, по росту и развитию растений, по их динамике внутриценозные группировки растений, или ценоэлементы, которым отвечают определенные особенности почвы, фитолимата и фауны. Сахаров дал и первые комплексные характеристики таких элементов применительно к некоторым лесам Полесья.

Более подробное изучение радиальных структур лесных биогеоценозов, предпринятое нами совместно с А. И. Уткиным и И. М. Успенской в сложных широколиственно-еловых лесах Подмосквья, побуждает рассматривать эти структуры под иным углом зрения, не как внутриценозные группировки растений, или ценоэлементы, которым соответствуют какие-то особенности почвы, климата, фауны, а как комплексные части, *парцеллы* столь же комплексного целого — биогеоценоза, отличающиеся друг от друга не только и не столько радиальным сложением компонентов, сколько спецификой их радиально направленного метаболизма и по этим основаниям обособленные друг от друга в пространстве на всю радиальную толщину биогеоценоза. В этом смысле парцеллы, видимо, близки к понятию радиалей Ю. П. Бялловича (1960).

Природное разнообразие биогеоценологических парцелл очень велико. Они могут быть: по происхождению — *коренными* и *производными*, воздействующими под тем или иным воздействием человека; по роли в общем строении и обмене биогеоценоза — *основными*, занимающими в том или ином экотопе наибольшее пространство и создающими основное, так сказать, «типичное» направление обмена веществ и энергии, и *дополняющими*, с небольшой долей в биогеоценологическом метаболизме, сильно ограниченными в пространстве; по тенденциям развития — *отмирающими* (реликтовыми), с регрессивными границами, и *устойчивыми* и *прогрессивными*, с границами, латерально расширяющимися.

Изучение парцелл имеет как научное и научно-методическое, так и практическое значение, поскольку разные парцеллы представляют собой очень дифференцированные среды для появления, развития и жизни молодого поколения растений, особенно древесных пород. В лесах с парцеллами следует связывать, например, такие лесохозяйственные меры, как рубки ухода, отбор деревьев в рубку при выборочных и постепенных системах рубок. В связи с этим следует всемерно форсировать изучение парцеллярного строения лесных биогеоценозов. До известной степени это изучение аналогично синузильному анализу структур растительных сообществ, осуществляемому в отдельных работах в геоботанике (Миняев, 1963).

ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ФИТОЦЕНОЗА С ДРУГИМИ КОМПОНЕНТАМИ

Фитоценоз находится в глубоких и многообразных связях и взаимодействиях как со всеми другими компонентами биогеоценоза, так и с окружающей его средой. Они рождаются в ходе физиологических процессов

(фотосинтеза, дыхания, транспирации, роста, минерального и водного питания, выделений) и в большинстве случаев имеют характер обязательного взаимообмена веществом и энергией.

Связи выявляются как прямые, так и разнообразно и сложно опосредованные, полное раскрытие которых, особенно с материальной и энергетической сторон, далеко еще не всегда возможно.

Все связи очень непостоянны, временами они усиливаются, временами ослабевают, а иногда и совершенно прерываются на большие или меньшие сроки благодаря или периодичности в жизнедеятельности фитомассы, или переменам в состояниях прочих компонентов и факторов биогеоценоза. Изменения связей могут быть колебательными и кратковременными, обуславливая легко обратимые реакции фитоценозов, например суточные и погодные перемены во взаимодействиях фитоценозов с атмосферой, почвой, животным миром, а могут быть и направленными в одну определенную сторону, и тогда они ведут к необратимым сменам в метаболизме фитоценоза с другими компонентами биогеоценоза, к полной смене последнего, например при изменении поемности на аллювиях в результате понижения базиса эрозии, при заболачивании суши растекающимся торфяником и т. п.

Связи фитоценоза с другими компонентами биогеоценоза не являются универсальными и обязательными во всем своем разнообразии для всей биосферы Земли. Напомним, что биогеоценозическая работа фитоценозов в природе разворачивается в трех резко разнокачественных по физическим и химическим свойствам, а следовательно, и по условиям жизнедеятельности растений и связям сферах: водной, воздушно-водной и воздушно-земной (сухопутной). В биогеоценозических связях фитоценозов с другими компонентами здесь нет, собственно, сходных черт. Особенно различно идут взаимодействия, связанные с получением растениями углерода, кислорода, минеральных веществ и воды у сухопутных и водных фитоценозов.

Воздушно-водные, а особенно воздушно-земные (сухопутные) фитоценозы, размещающие свою биомассу в физически резко разнородных средах, одновременно и прямо связаны с воздухом, водой и почвой, углеродное, водное и минеральное питание получают из разных источников (газообразного, жидкого, твердого), в разнородных формах (газы, растворы) и через функционально дифференцированные и хорошо адаптированные к источнику и функциям поверхности (листья, побеги, корни).

Биомасса водных фитоценозов непосредственно взаимодействует только с одним физически однородным компонентом — жидкой водой, функционально не дифференцирована (за исключением органов размножения и все элементы своего питания акцептирует всей поверхностью тела и в одной общей форме — солевом растворе. В связи с этим взаимодействие растительности с факторами среды здесь не столь разнообразно, а материальный взаимообмен значительно проще и прямее, чем у воздушно-водных или тем более сухопутных фитоценозов.

Из связей фитоценозов с другими компонентами рождаются, с одной стороны, местный, чрезвычайно сложный круговорот веществ и энергии (собственно биогеоценозический круговорот) и процессы выноса (и отражения) веществ и энергии за пределы биосферы: вверх — в атмосферу (и космос) и вниз — в грунтовые воды, на дно океанов.

Связи фитоценозов с разными компонентами носят весьма специфический характер и нуждаются в раздельном анализе.

Связи фитоценоза с атмосферой

Связи фитоценоза с атмосферой свойственны сухопутным, прибрежно-водным и тем немногим водным сообществам, растения которых размещают в атмосфере хотя бы небольшую часть своего тела и в силу этого

имеют с ней непосредственный контакт и обмен. У погруженно-водных фитоценозов прямых связей растений с атмосферой нет, весь обмен ограничивается только водной средой.

В основе взаимодействия фитоценозов с атмосферой лежит газообмен, возникающий между ними при фотосинтезе и дыхании растений и затрагивающий, с одной стороны, миграцию углекислоты, поглощаемой из атмосферы при фотосинтезе зеленых растений и выделяемой в атмосферу при их дыхании, с другой — кислорода, выделяемого при фотосинтезе и поглощаемого при дыхании. Масштаб этого обмена на земной поверхности достигает астрономических величин и имеет огромное планетарное значение, стабилизируя газовый состав атмосферы и разрешая животную жизнь. Даже в странах с умеренным климатом и коротким периодом вегетации один гектар сомкнутой растительности поглощает в год не менее 5 т атмосферной углекислоты, а весь растительный покров суши только на годовую продукцию живого вещества берет из атмосферы $93,6 \times 10^9$ т углекислоты (Успенский, 1956). Всего же в годовом обороте углекислоты, идущей через фотосинтез зеленых растений Земли, участвует не менее $\frac{1}{3}$ атмосферного запаса CO_2 . Благодаря ряду микроорганизмов, способных фиксировать свободный молекулярный азот, углеродно-кислородные связи фитоценозов с атмосферой дополняются прямой азотной связью. В некоторых фитоценозах эта связь приобретает значительный масштаб.

Газовые связи фитоценозов с атмосферой дополняются турбулентным теплообменом, влагообменом (через транспирацию), количественным и качественным преобразованием падающего на фитоценозы света, выделениями фитоценозами в атмосферу различных летучих органических веществ.

Особенно тесно все эти взаимодействия осуществляются у фитоценозов с теми нижними слоями тропосферы, которые непосредственно пронизывают фитомассу биогеоценозов и служат непосредственным источником ее углеродного и кислородного снабжения. И хотя связи фитоценозов с атмосферой, как это хорошо известно, не ограничиваются только приземным слоем тропосферы, а распространяются вверх вплоть до озонового экрана, однако воздушным компонентом биогеоценоза в строгом смысле слова следует считать именно этот (и только этот), самый нижний слой тропосферы — самый плотный, самый теплый, самый динамичный по своим свойствам, биологически самый активный и наиболее благоприятный для расцвета полностью сбалансированной жизни автотрофных и гетеротрофных организмов. Этот слой не только оказывает наибольшее влияние на биогеоценотический обмен и на жизнь фитоценозов, но и сам, в свою очередь, испытывает со стороны фитоценозов, фауны, почвы, микроорганизмов наиболее глубокие преобразования своего газового состава, температуры, влажности, света, движений воздуха. За его пределами биогеоценотический метаболизм сменяется физико-географическими процессами, имеющими иное происхождение и иные закономерности.

Взаимодействия фитоценоза с атмосферой на Земле складываются более или менее равномерно только в ограниченной области влажных тропиков, тогда как на остальной большей площади они испытывают четкие колебания в связи с термопериодизмом, гидропериодизмом, фотопериодизмом местности, и фазы их активного и многостороннего обмена сменяются на большие или меньшие сроки сезонами или слабого, или очень упрощенного обмена, или даже полной приостановкой его.

Отчетливые колебания связей в системе фитоценоз — атмосфера прослеживаются также в суточном и погодном разрезах в связи с изменением освещенности, состава света, температуры, влажности воздуха и почвы, движений воздуха. Они сопровождаются сильными изменениями концентрации атмосферной углекислоты в воздухе, пронизывающем фитомассу биогеоценоза, насыщенности атмосферы летучими органическими веществ-

вами, образованием конвекционных токов воздуха, играющих важную роль, например, в распространении спор и очень мелких семян ряда лесных растений и пр. Суточные и погодные колебания в связях атмосферы с фитоценозами присущи любым районам земного шара.

Преобразование атмосферы фитоценозами в природе чрезвычайно разнообразно и зависит от особенностей строения фитомассы — ее радиальной мощности, густоты (плотности), видового состава растений и, в частности, от морфологических и биологических особенностей их надземных органов (окраски и структуры листьев, продолжительности их жизни, структуры крон, размеров тела, формы роста). В связи с этим каждый фитоценоз обладает специфическим состоянием и специфическими свойствами атмосферы, что нашло свое отражение в геоботанике в понятии фитолимата. Наиболее фундаментально свойства и состояние атмосферы преобразуются лесными сообществами, особенно вечнозелеными с более или менее постоянной структурой надземных органов. По этому вопросу в лесоводстве накоплены достаточно обширные материалы, причем, наряду с многочисленными данными статического характера, имеются показатели, характеризующие динамику изменений отдельных сторон атмосферы в лесу в связи с возрастом древостоя и год от года (см., например, Молчанов, 1961а).

Во многих случаях природные взаимодействия фитоценозов с атмосферой преобразовываются благодаря сильному загрязнению атмосферы пылью, дымом, радиоактивными веществами со стороны промышленных предприятий, транспорта, испытаний ядерного оружия. Дым и пыль, оседая на поверхности листьев и молодых побегов, забивают устьичные щели и затрудняют газообмен растений, затеяют зеленые клетки и ослабляют фотосинтез. Очень вредна для растений примесь сернистого газа, выделяемого в воздух многими промышленными предприятиями. Особенно сильно страдают от него вечнозеленые хвойные. При систематическом воздействии повышенных концентраций SO_2 хвойные быстро выпадают из состава растительных сообществ, заменяясь более толерантными лиственными. В итоге — глубокая перестройка всего биогеоценотического метаболизма и устойчивая смена лесных биогеоценозов, наблюдаемая в широких масштабах в окрестностях многих промышленных центров. Следует заметить, что изменения состава атмосферы действуют на растительные сообщества не только непосредственно, но и косвенно через почву, поскольку и механические, и газообразные, и радиоактивные примеси вымываются с осадками из атмосферы в почву и так или иначе преобразуют обмен корней с почвенными растворами или непосредственно поглощаются корнями (например, радиоактивные вещества).

Из всего разнообразия связей фитоценоза с атмосферой в лесоводстве наибольшее влияние имеет воздействие света на жизнь древесных пород, поскольку световой фактор является единственным (из атмосферных), который может существенно изменяться и регулироваться в лесу под влиянием наиболее доступного и простого приема — рубок. «Свет — это рычаг, которым лесовод регулирует жизнь леса в желательном для хозяйства направлении» (Бек, цит. по Иванову Л. А., 1946).

В заключение отметим, что атмосфере наряду с созидательными функциями присущи и разнообразные разрушительные влияния на фитоценозы суши. Нередко эти влияния проявляются с огромной силой и развертываются на больших площадях. Достаточно напомнить, например, факты опустошений в лесных фитоценозах со стороны сильных ветров, градобоя, навалов снега, катастрофических ливней, или, наоборот, продолжительных суховеев, чрезвычайных морозов.

Связи фитоценоза с почвой

Связи фитоценоза с почвой присущи сухопутным растительным сообществам, хотя далеко и не всем, поскольку многие фитоценозы произрастают на скалах, каменистых россыпях, илах, молодых аллювиях, торфях и т. п., где почвы в строгом смысле слова нет или почти нет.

Связи фитоценозов с почвами в природе очень разнообразны, взаимны, очень тесны, часто весьма сложны и почти всегда опосредованы воздействием других компонентов и факторов. В основе связей лежит, с одной стороны, поглощение корнями растений из почвы минеральных веществ и воды, с другой — внесение растениями в почву различных органических веществ как из надземных органов с опадом и осадками, так и из корневых систем в результате их дыхания, выделений (коллоидов) и отмирания части корней и корневищ. Масштаб этих миграций весьма значителен. Так, фитоценозы ежегодно выкачивают из почвы центнеры и десятки центнеров минеральных веществ и воды. В то же время фитоценозы вносят в почву в виде опада из листьев, ветвей, цветков, плодов, стеблей, корней десятки тонн сухого органического вещества и центнеры (до десятков) солевых элементов и азота (Мина, 1951; Базилович, 1955; Ремезов, Быкова, Смирнова, 1959; Молчанов, 1961а, б; Ovington, Madgwick, 1959, и др.). В ходе этих миграций осуществляется местный биологический круговорот вещества и энергии и происходит биогенная аккумуляция как основных элементов минеральной пищи растений (особенно P, S, Ca, K, Mn) в верхних горизонтах почвы, так и ряда микроэлементов.

Эти основные взаимодействия фитоценоза и почвы дополняются разнообразными другими контактами их, затрагивающими как физические и химические стороны биогеоценотического метаболизма, так и различные свойства почвы и растительного сообщества. Общеизвестны, например, взаимозависимости фитоценозов (состава, структуры, производительности) и таких свойств почвы, как тепловой режим, кислотность, влажность аэрация и др.

Очень существенное и специфическое значение имеет механическое взаимодействие фитоценозов с почвами. Оно обеспечивает правильную ориентировку растений в воздушной среде по отношению к источнику энергии и определяет устойчивость фитоценозов и почвы от разрушительного действия силы тяжести, ветра и текучей воды.

Большая часть связей фитоценоза с почвой опосредована и усложнена деятельностью фауны (особенно подстилочных и почвенных животных), грибов, бактерий и других микроорганизмов, перерабатывающих и разлагающих органические вещества, поступающие на почву и в почву в опаде, трупах и выделениях растений. Особенно велико значение низших грибов и бактерий, которые, благодаря своей массовости, скорости размножения и высокой химической активности, в сильной степени влияют на обменные процессы между корнями и почвенной средой. Особенно тесно весь обмен в системе фитоценоза — почва опосредован микроорганизмами в лесных сообществах с широким распространением микоризы.

Все связи фитоценозов с почвой очень подвижны и теснейшим образом зависят от климатических условий, особенно от гидротермического режима экотопов — этого начала начал всяких обменных взаимодействий. Они ослабевают или совсем замирают в периоды, неблагоприятные по сочетанию тепла и влаги как для жизнедеятельности корневых систем, микроорганизмов и почвенной фауны, так и для всех физических и химических процессов, идущих в почвенной толще. В той или иной мере эти спады во взаимодействиях растительности с почвой свойственны большинству растительных сообществ суши, испытывающих закономерные паузы в своей жизнедеятельности с наступлением холодов, или длительно устойчивых засух, или затоплений. И только в дождевых тропических лесах

и в некоторых разностях субтропических лесов биогеоценологические связи фитоценозов с почвой, по-видимому, непрерывны и более или менее равномерно напряжены в течение круглого года. Паузы или ослабления во взаимодействиях растительности с почвой в природе сильно варьируют по продолжительности и глубине, и различие отдельных участков в этом отношении может иметь существенное значение среди признаков при построении биогеоценологических классификаций как важный показатель особенностей биогеоценологического метаболизма.

Кроме годовой периодичности, отмечаются также внутрисезонные, погодные и суточные колебания в связях фитоценозов с почвой, обусловленные изменениями в гидротермическом режиме и суточной и сезонной неравномерностью биогеоценологической работы отдельных растений и фитоценозов в целом.

Характер связей фитоценозов с почвами существенно меняется в зависимости от видового состава растений, особенно детерминантов, структуры сообщества (особенно подземной), возраста растений, густоты их стояния и пр. Достаточно напомнить изменение связей, наблюдаемое при сменах древесных пород, например хвойных лиственными, когда глубоко преобразуются количество и качество органического опада, структура и состав подстилки, глубина распространения корней, состав их выделений, увлажнение почвы, ее кислотность, тепловой режим, состав фауны, микроорганизмов и степень заселенности ими почвенных горизонтов.

Толща субстрата, в которой разворачивается взаимодействие фитоценоза и почвы в природе, варьирует в очень широких пределах — от нескольких сантиметров до одного-двух десятков метров, что объясняется, с одной стороны, морфологическими особенностями разных видов растений, с другой — физико-химическими свойствами почв. Как правило, взаимодействие фитоценозов с почвой на наибольшую глубину разворачивается в лесах (у нас особенно в дубовых), а на минимальную — в моховых и лишайниковых тундрах. Глубоко уходят в почву корни многих пустынных и степных растений. У люцерны и верблюжьей колючки, например, стержневой корень углубляется в почву на 15—18 м. В лесах глубже всего корни проникают на мощных и рыхлых почвах удовлетворительного или хорошего плодородия, с хорошим увлажнением и хорошей аэрацией. Наоборот, толща взаимодействия резко уменьшается в результате заболоченности почвы, неглубокого залегания вечной мерзлоты, твердых горных пород, грунтовых вод, засоленных горизонтов, а также сухости и бедности почвы.

Связи фитоценозов с почвой не интегральны на всю толщу почвы, а закономерно меняются от одного генетического горизонта к другому. Особенно напряженно и сложно взаимодействие фитоценоза с почвой осуществляется в верхних гумусовых горизонтах последней, где располагается главная масса наиболее деятельных корней всех растений фитоценоза, скапливаются основные массы грибов, бактерий, насекомых, мертвого органического вещества и концентрируются наивысшие запасы элементов минерального питания растений. В глубине почвы взаимодействие ослабевает и упрощается в связи с уменьшением насыщенности почвенных горизонтов корневыми системами и обеднением их видового состава.

В пределах однородного климатического режима связи фитоценозов с почвой — главнейший фактор, определяющий свойства и продуктивность фитомассы биогеоценоза. Вместе с тем они наиболее доступны для регуляции и управления.

Связи фитоценоза с фауной

Связи фитоценоза с фауной, в отличие от связей с атмосферой и почвой, присущи всем растительным сообществам суши и гидросферы, хотя для существования фитоценозов и их нормальной биогеоценологической

работы многие из этих связей не только не обязательны, но излишни и даже вредны.

Связи представлены как прямыми, так и косвенными взаимодействиями, причем они глубоко затрагивают как обменные процессы, так и многие другие стороны жизни растений и животных (опыление цветков, разнос плодов и семян, образование ядов, разнообразных колючек, у животных — мимикрия, разнообразные структурные адаптации и т. п.).

В биогеоценотическом отношении наибольший интерес и значение имеют взаимодействия фитоценозов с фитофагами и сапрофагами, трансформирующими органическое вещество, создаваемое зелеными растениями. Деятельность подстилочных и почвенных сапрофагов ускоряет разложение органических веществ и общий круговорот их в природе, обогащает почву растворимыми соединениями, улучшает физические свойства почвы (аэрацию, структуру, водопроницаемость), а следовательно, и условия минерального и водного питания, роста и дыхания растений. Фитофаги, пожирая те или другие части живых растений или высасывая из них соки, естественно, в какой-то мере затрудняют и осложняют жизнедеятельность растений, снижают накопление органического вещества, усиливают дыхание, усиливают расход различных защитных веществ — смол, камедей и т. п., но в «среднем» в природе эта деятельность не имеет большого разрушительного масштаба и не нарушает «нормальной» уравновешенной работы биогеоценоза в целом. Однако иногда фитофаги концентрируются на отдельных участках земной поверхности в огромных количествах и своей истребительной деятельностью приводят в катастрофическое расстройство и фитоценоз и весь биогеоценотический обмен (например, налеты саранчи на поля и сады; массовое размножение гусениц таких бабочек, как непарный шелкопряд в дубовых лесах, сибирский шелкопряд в кедровых лесах, целиком уничтожающий громадные лесные массивы кедровой тайги, личинок майского жука в сосновых молодняках и т. п.). Такие явления, хотя и вписываются в общий строй природы (биосферы) как присущая ей вполне нормальная закономерность, для развития каждого конкретного биогеоценоза совершенно необязательны, случайны, впадают в строй его жизни и обмена ярко выраженным диссонансом. Мы не говорим уже о совершенной нежелательности, больше того, недопустимости таких нарушений биогеоценотического обмена в фитоценозах с народнохозяйственной точки зрения. Местами большие разрушения растительным сообществам наносят также млекопитающие, например лоси молоднякам сосны, мышевидные грызуны урожаю семян древесных пород, всходам и молодому подросту, зайцы — молоднякам осины и других деревьев, в результате чего могут существенно изменяться состав пород в лесу и общий ход биогеоценотического обмена.

Помимо разнообразных прямых влияний фауны на фитоценоз, сводящихся в основном к пожиранию и к превращениям растительного материала, имеется еще обширный круг разнообразных косвенных воздействий фауны на растительное сообщество, из которых местами крупное значение приобретают удобрение почвы (например, в лесах под колониями птиц, на пастбищах), уплотнение почвы (на звериных тропах, лежбищах, у водоемов и на пастбищах), в других случаях, наоборот, разрыхление почвы (например, кабанами, кротами, дождевыми червями). Нередко эти воздействия сопровождаются серьезными изменениями в составе и структуре растительных сообществ, например в усилении роли нитрофилов в покрове лесов, появлении и разрастании сорняков и т. п. Деятельность некоторых представителей фауны приводит к перераспределению в сообществах опада, усилению микродифференцировки среды (муравьиные кучи, выбросы земли кротами) и созданию пестроты в горизонтальном сложении биомассы фитоценозов. В тропических лесах некоторые насекомые (термиты) играют существенную роль в минеральном питании эпифитов, под-

нимая на деревьях на довольно большую высоту значительное количество земли (Воронов, 1960).

Связи фитоценозов с фауной весьма динамичны и изменяются в количественном и в качественном отношении в зависимости от сезонных и погодных изменений кормовой ценности фитомассы и ее составляющих, а также в зависимости от сезонных и погодных изменений других компонентов биогеоценоза. В умеренных широтах взаимодействие фитоценозов с фауной в целом резко сокращается и упрощается в зимнее время года в связи с отлетом или спячкой значительной части животного населения и насекомых. С другой стороны, у остающейся в активном состоянии части фауны контакты с фитоценозом сильно преобразуются, главным образом из-за того, что летние корма или погребены под снегом, или сильно выщелочены от питательных веществ и животные вынуждены переходить на питание надземными частями древесных и кустарниковых пород, которые летом не поедались.

Подобно связям других компонентов биогеоценоза взаимодействие фитоценозов с фауной не интегрально во всей толще биогеоценозов и, не говоря уже о дифференциации надземных и подземных связей, отчетливо различно по ярусам и парцеллам.

Связи фитоценозов с фауной, естественно, сильно изменяются от экотопа к экотопу, что в отношении почвенной фауны хорошо было показано В. Я. Шиперовичем (1937).

Связи фитоценоза с микроорганизмами

Связи фитоценоза с микроорганизмами наблюдаются в любой заросли растений, они очень разнообразны, сложны, подвижны, противоречивы и в то же время еще крайне недостаточно исследованы. В сухопутных фитоценозах они осуществляются через атмосферу и почву, могут быть контактными и разносторонне опосредованными, положительными и отрицательными, облигатными и факультативными, узкоспецифичными и тотальными.

В основе связей лежит, с одной стороны, взаимообмен продуктами жизнедеятельности высших растений и микроорганизмов в процессе питания или непосредственно, через клеточный метаболизм (у симбионтов, паразитарных микроорганизмов), или через почвенные растворы, воду, воздух, с другой стороны, преобразование условий жизни и работы (светового режима, тепла, влажности, химизма субстрата, растворимости веществ, газового состава атмосферного и почвенного воздуха и пр.) высшими растениями для низших и микроорганизмами для высших растений. Для высших растений фитоценоза особенно важна деятельность сапрофитных почвенных микроорганизмов, разлагающих отмирающее органическое вещество в подстилке и почве и освобождающих для нового использования высшими разнообразные минеральные вещества. Эта связь универсальна, она взаимно необходима для высших и микроорганизмов и занимает центральное место в биологическом круговороте веществ и энергии. В разных экотопах эта связь, конечно, конкретизируется по-разному, поскольку разветвляется в разных условиях жизнедеятельности, осуществляется разными организмами (как высшими, так и низшими) в различном масштабе, с различной интенсивностью и с различным результатом. Внешним выражением этого разнообразия могут служить количество, качество и состояние органического вещества на поверхности почвы (подстилка, торф) и в почве (мощность гумусового слоя, его окраска, сложение).

Очень важны с биогеоценозической стороны симбиотические связи высших растений с микроорганизмами. Они существенно интенсифицируют обмен между фитоценозом и почвой, помогают высшим растениям добывать из почвенных растворов и почвенного воздуха не только воду

и минеральные вещества, но и некоторое количество органических веществ. В лесах эти связи представлены особенно широко симбиозом высших растений и грибов. Они выражены всюду, но особенный размах и значение приобретают в тех экотопах, где по тем или другим причинам (недостаток аэрации почвы, ее тепла, высокой актуальной кислотности) вода и большая часть минеральных веществ находятся в формах, недоступных или трудно доступных для непосредственной утилизации высшими растениями. В таких случаях едва ли не все высшие участники ценозов переходят на микотрофный тип минерально-водного питания. Многочисленные опыты показывают, что этот симбиоз очень благотворно влияет на жизнь высших растений. У древесных пород, например, усиливается рост надземных и подземных органов, увеличиваются объем и поверхность листьев, возрастают устойчивость и приживаемость растений.

Важны также симбиотические связи высших с микроорганизмами, способными к фиксации молекулярного азота атмосферы (клубеньковые бактерии на корнях бобовых, ольхи, доха). Они способствуют не только улучшенному питанию особей, включенных непосредственно в этот симбиоз, но и накоплению связных форм азота в почве при отмирании корней и колоний азотфиксирующих микроорганизмов. В лесах эти связи имеют, правда, гораздо меньшее распространение и значение, чем микоризная связь.

Связи фитоценозов с микроорганизмами наиболее тесны, многообразны и крупномасштабны в прикорневой зоне высших растений, в непосредственной близости к источнику разнообразных выделений высших растений в почву. Количество микроорганизмов в этой зоне в сотни раз превышает содержание их в более удаленных от ризосферы зонах почвы и создает впечатление микробного чехла, сплошным слоем окружающего корни растений и контролирующего весь обмен корней с почвенным растением (Красильников, 1958). Возможно, что последняя мысль в известной степени гиперболизирует фильтрующее значение ризосферного чехла микроорганизмов и в действительности между корнями растений и почвой имеются и непосредственная связь и обмен (Петербургский, 1959). Однако едва ли можно сомневаться в значительности для обмена веществ между фитоценозом и почвой концентрации микроорганизмов в непосредственной близости к акцепторным и выделительным поверхностям подземных органов высших растений. Согласно опытам Н. Г. Холодного (1951б), «корни в сущности питаются клетками микробов, находящимися в состоянии лизиса, посмертного растворения, которое, как известно, сводится в основном к ферментативному распаду более сложных органических веществ бактериальных клеток на более простые». С другой стороны, разнообразные выделения, в том числе и летучие органические вещества корней высших растений, интенсивно усваиваются различными специализированными группами микроорганизмов ризосферы.

Все взаимодействия фитоценоза с микроорганизмами пребывают в тесной зависимости от сопровождающих их условий и широко видоизменяются в природе от одного сообщества к другому. Меняются масштабы процессов, состав взаимодействующих групп высших и микроорганизмов, ход их взаимодействия и его результаты (Красильников, 1958).

Следует заметить, что подавляющая масса опытных материалов по связям фитоценозов с микроорганизмами относится к почвенной микрофлоре и к ее взаимодействиям с корнями высших растений, тогда как связи фитоценозов с микроорганизмами атмосферы еще слабо затронуты изучением.

2. ОСНОВНЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ, ПРОТЕКАЮЩИЕ В ФИТОЦЕНОЗАХ, И ИХ РОЛЬ В ОБМЕНЕ ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ

Биогеоценотическая работа растительных сообществ и связь их с другими компонентами биогеоценоза осуществляются через физиологические процессы, происходящие в растительных организмах. Поэтому для лучшего понимания места, роли и значения фитоценозов в биогеоценотическом метаболизме необходимо детальнее разобраться в материально-энергетических аспектах важнейших физиологических процессов. Таких процессов четыре: фотосинтез, дыхание (из которых в сумме составляет баланс соединений углерода), водообмен и обмен минеральных веществ. Результатом этих процессов является рост растений. Протекание процессов обмена веществ и энергии в растительных организмах характеризуется некоторыми особенностями, отличающими их от соответствующих процессов, с одной стороны, в неживой природе, а с другой — в животных организмах. Для протекания процессов обмена веществ у живых организмов необходимо особое строение среды — живой материи, наличие в ней определенной пространственной, весьма лабильной структуры.

Поддержание этой лабильной структуры требует относительного постоянства внутренней среды организма. Однако большая расчлененность растительного организма (большое отношение поверхности к объему), обусловленная тем, что контакт со средой и поглощение энергии и вещества у растений происходят на поверхности организма, делает невозможным поддержание строгого постоянства внутренней среды. Так, например, растения не могут активно регулировать свою температуру и лишь относительно регулируют водный режим тканей. Это обуславливает большую, чем у животных, зависимость процессов жизнедеятельности от условий среды.

Оценка биогеоценотической роли физиологических процессов должна учитывать две важнейшие стороны — 1) качественную: а) роль процесса в рассеивании или аккумуляции энергии и б) качественный состав продуктов, вовлекаемых в круговорот, и конечных продуктов реакции и 2) количественную (масса веществ и количество энергии, вовлекаемых в биологический круговорот).

БАЛАНС СОЕДИНЕНИЙ УГЛЕРОДА В ФИТОЦЕНОЗАХ

Фотосинтез

Фотосинтез — основной процесс, в результате которого создается органическое вещество. Суммарное уравнение этого процесса имеет следующий вид: $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} + 674 \text{ ккал} = \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$, или, иначе говоря, для создания молекулы углевода необходимы углекислый газ, вода и энергия извне. Эта энергия поглощается зелеными пигментами листа (хлорофиллами а и б) в виде квантов видимого света. Световая энергия, поглощаемая листьями и деятельная в процессе фотосинтеза (в пределах длины волн от 380 до 700 *мкм*) получила название фотосинтетически активной радиации — ФАР. Газообмен в основном идет через устьица и отчасти через мельчайшие отверстия в кутикуле листа. Таким образом, акцепторной поверхностью в процессе фотосинтеза является поверхность листьев. Наряду с углеводами при фотосинтезе образуются и другие органические вещества — белки и липоиды; однако, как правило, углеводы преобладают.

Из поглощенной хлорофиллом энергии только $\frac{1}{4}$ превращается в энергию химических связей. Остальные $\frac{3}{4}$ поглощенной энергии рассеиваются в виде тепла. Причина этого лежит в самом механизме сложной

многоступенчатой реакции фотосинтеза, которая скрывается под суммарным уравнением фотосинтеза.

При этом одной из ступеней в переносе и накоплении энергии при фотосинтезе является образование макроэнергетических (т. е. богатых энергией) фосфатных связей. Это очень важное обстоятельство связывает фотосинтез, с одной стороны, с условиями фосфатного питания, а, с другой, — как будет показано ниже, с дыханием.

Исходя из количества солнечной радиации, достигающей поверхности Земли и активной в процессе фотосинтеза, можно рассчитать максимально возможную годовую продукцию органического вещества в фитоценозах земного шара. Так, по данным Клешина (1954), на 1 см² поверхности за год на экваторе падает 70 ккал общей радиации (или 35 ккал ФАР). Поглощается растительностью 0,8. При использовании 25% на фотосинтез получим 7—10⁸ ккал/га. Согласно уравнению фотосинтеза, такая энергия соответствует ассимиляции 178 г/га клетчатки из 275 г СО₂.

Однако, как показывают опытные данные, средняя годовая фиксация углерода территориями воды и суши значительно меньше рассчитанной (табл. 36).

Т а б л и ц а 36

Годичная продуктивность территорий Земли
(Рабинович, 1951)

Местообитание растения	Средняя годовая фиксация углерода, т/га	То же в пересчете на клетчатку, т/га *	Местообитание растения	Средняя годовая фиксация углерода, т/га	То же в пересчете на клетчатку, т/га *
Океаны	3,75	8,9	Пашни	1,48	3,5
Суша вся (среднее)	1,30	3,1	Степи	0,35	0,8
Леса	2,50	5,9	Пустыни	0,04	0,1

* Пересчитано нами.

Низкие величины годового прироста органического вещества на всей территории океанов и суши отчасти объясняются тем, что здесь не исключены территории, не покрытые или слабо покрытые растительностью. Но даже и для территорий с густой растительностью, например лесов, реально полученные величины годичной продукции органического вещества фитоценозами приблизительно в пять раз меньше возможных. Отсюда следует, что процент использования световой энергии на фотосинтез (КПД) значительно ниже, чем следует из теоретических ожиданий.

Экспериментально полученные разными авторами величины КПД для фотосинтеза в среднем составляют в естественных условиях 0,5—2% (Иванов, 1946; Рабинович, 1951; Ничипорович, 1955; Ovington, 1961; Wassink, 1959).

При очень слабом свете иногда получают значения КПД фотосинтеза наземных растений, равные 15—20%. У водорослей наивысшие полученные экспериментальные значения КПД фотосинтеза составляют 24%. Высокие КПД фотосинтеза получают в посевах сельскохозяйственных растений при хорошей агротехнике. Согласно расчетам, в отдельные периоды КПД использования света на фотосинтез в посевах свеклы достигает 7—9%, картофеля 5%, ячменя 13,5% (Wassink, 1959), но лишь на короткое время.

Чтобы объяснить резкое расхождение между потенциальными возможностями фотосинтетического аппарата фитоценозов и реально получающимися годовыми продуктивностями их, рассмотрим те элементы, из которых складывается общее количество синтезированного органического

вещества. Суммарное количество вещества, образованное фитоценозом за определенный период, зависит от: 1) интенсивности процессов обмена, т. е. количества вещества, подвергнувшегося превращению под действием единицы растительной массы (поверхности) за единицу времени; 2) рабочего времени процесса; 3) работающей массы (поверхности).

Это — общие положения, которые применимы ко всем процессам жизнедеятельности растений.

Если приложить сказанное конкретно к процессу синтеза органического вещества, то мы получим уравнение, в свое время предложенное Л. А. Ивановым (1941а):

$$M + m = fPT - aP_1T_1,$$

где M — масса растений;

m — вес отмерших частей;

f — интенсивность фотосинтеза;

P — рабочая поверхность листьев;

T — время;

a — интенсивность дыхания;

P_1 — масса (живых частей);

T_1 — время.

Иначе говоря, суммарная органическая масса, образованная растениями, является результирующей двух противоположно направленных процессов — фотосинтеза и дыхания. Из уравнения фотосинтеза и предположения, что в средних широтах на 1 см^2 земной поверхности в середине летнего дня падает $0,5 \text{ кал}$ физиологически активной радиации (ФАР) с длиной волны $380\text{—}700 \text{ м}\mu\text{к}$, можно рассчитать, что наивысшая теоретически возможная интенсивность фотосинтеза равна приблизительно 150 мг CO_2 на 1 дм^2 листа в час.

Максимальные величины фотосинтеза, полученные экспериментально Вильштеттером и Штолем в искусственных оптимальных условиях (при температуре 25° , содержании CO_2 5% и освещенности 48 тыс. лк), колеблются у разных видов в пределах $17\text{—}80 \text{ мг/дм}^2$ в час. При этом в большинстве случаев колебания в интенсивности фотосинтеза, обусловленные видовой специфичностью, невелики ($30\text{—}45 \text{ мг/дм}^2 \cdot \text{час}$) и крайние отклонения, приведенные выше, встречаются редко. Наивысшие значения интенсивности фотосинтеза получены у сельскохозяйственных растений.

В естественных условиях максимальная интенсивность фотосинтеза, как правило, не достигает величин, приводимых Вильштеттером и Штолем.

В табл. 37, заимствованной у Габриельсен (Gabrielsen, 1960), мы приводим данные о максимальных величинах фотосинтеза, полученных разными авторами в естественных условиях. Наиболее высокие значения в этой таблице принадлежат горным, арктическим, сельскохозяйственным растениям, наиболее низкие — лесным теневыносливым видам и тропическим растениям. Не обнаружено больших различий в максимальных величинах интенсивности фотосинтеза между деревьями и травами, так же как этого не отмечено у Вильштеттера и Штоля в отношении потенциальной интенсивности фотосинтеза. Из других групп растений (не цветковых) наиболее низкие значения обнаружены у мхов ($0,5\text{—}2,3 \text{ мг/дм}^2$ в час) и лишайников ($2,0\text{—}8,2$), тогда как у папоротников и морских водорослей интенсивность фотосинтеза колеблется в тех же пределах, что у видов, приведенных в таблице (соответственно $7,5\text{—}11,2$ и $1,8\text{—}14,9$).

Обобщение литературных данных по интенсивности фотосинтеза в естественных условиях провел и Вердуин (Verduin, 1953); в ряде случаев он использовал те же источники, что и Габриельсен. По его данным, фотосинтез деревьев и кустарников умеренной зоны составляет примерно 75%

Максимальные величины фотосинтеза (в мг/дм² час) в естественных условиях
(Gabielsen, 1960)

Растение	Качество листьев	Температура, °C	Интенсивность фотосинтеза	Растение	Количество листьев	Температура, °C	Интенсивность фотосинтеза
<i>Sinapis alba</i> . . .	Световые	20	26,4	<i>Betula verrucosa</i> .	Световые	20	6,8
<i>Raphanus sativus</i> .	Теневые	29	35,0	<i>Fraxinus excelsior</i>	»	20	11,0
<i>Oxalis acetosella</i> .	Теневые	20	1,8		Теневые		4,6
» » . . .	»	18	4,8		Световые		21,6
<i>Statice limonium</i> .	Световые	20	6,4		Теневые		7,4
<i>Chamaenerium latifolium</i>	»	20	15,4	<i>Corylus maxima</i> .	Световые	20	12,6
<i>Anemone nemorosa</i>	»	20	17,2	<i>Cassia fistula</i> . .	»	28	12,6
<i>Alchimilla minor</i> .	»	20	8,2	<i>Stelechocarpus burahoe</i>	Теневые	32	2,9
<i>Alchimilla</i> sp. п	»			<i>Phoenix dactylifera</i>	Световые	29	3,4
<i>A. alpina</i> . . .		14	41—90				

от фотосинтеза трав. Это касается диких растений, тогда как фотосинтез садовых деревьев протекает так же интенсивно, как и сельскохозяйственных травянистых растений. Данные, собранные обоими авторами, хорошо согласуются со взглядами О. В. Заленского (1954), который считает, что максимальная интенсивность фотосинтеза выше у растений, растущих в условиях больших колебаний температуры, близ крайних пределов существования растительности — в горах и на крайнем севере. Во влажных тропиках, где температурные условия исключительно равномерны, максимальные величины фотосинтеза низки (табл. 38).

Т а б л и ц а 38

Пределы изменений максимальной интенсивности фотосинтеза и дыхания у разных видов растений в различных климатических условиях земного шара (в мг/дм² в час)
(Заленский, 1954)

Область	Число исследованных видов	Фотосинтез		Дыхание	
		от	до	от	до
Тропики	28	0,9	11,0	0,1	0,9
Крайний Север	17	3,8	21,3	1,8	10,5
Умеренный пояс:					
Лесная и степная зоны .	56	1,6	25,7	2,8	20,0
Субтропики	20	2,8	48,6	1,9	15,3
Пустыни	26	1,5	68,5	9,0	26,4
Высокогорья	63	4,0	100,2	5,1	34,6

Если максимальная интенсивность фотосинтеза в природных условиях ниже потенциально возможной, то средние величины лежат обычно еще ниже. При этом изменения величин фотосинтеза в разных климатических зонах выражены для средней интенсивности фотосинтеза гораздо слабее, чем для максимальной. Это объясняется тем, что наиболее высокие максимальные величины интенсивности фотосинтеза там, где фотосинтез под-

вержен наибольшим колебаниям, тогда как в равномерных и благоприятных условиях фотосинтез протекает наиболее ровно, но не достигает большой интенсивности.

Первая причина, обуславливающая низкую интенсивность фотосинтеза в естественных условиях, — это недостаток CO_2 в воздухе. Изучение зависимости интенсивности фотосинтеза от концентрации CO_2 показало, что в пределах концентраций от 0 до 0,1—0,3% по объему интенсивность фотосинтеза изменяется прямо пропорционально содержанию CO_2 . В более высоких пределах концентраций фотосинтез уже не увеличивается, т. е. достигается насыщение фотосинтеза по CO_2 . Среднее же содержание CO_2 в приземном слое воздуха на открытом месте составляет 0,03%, или в 3—10 раз ниже насыщающего. Искусственное обогащение атмосферы углекислотой приводит к значительному повышению интенсивности фотосинтеза. Внутри фитоценозов содержание CO_2 в воздухе может сильно отличаться от среднего.

С одной стороны, почва, в которой интенсивно идут процессы разложения органического вещества, выделяет большие количества CO_2 . Поскольку ветер в густом лесу практически отсутствует (Ткаченко, 1955), эта углекислота остается в приземном слое воздуха и лишь на месте ассимилируется растениями в светлые часы суток. Поэтому на исходе ночи, когда ассимиляция отсутствует, в нижних слоях воздуха в лесу содержание CO_2 может достигнуть насыщающих концентраций.

Некоторые данные говорят о том, что особенно высоко содержание CO_2 в атмосфере тропических лесов, где процесс разложения органического вещества в почве протекает особенно интенсивно. Днем CO_2 поглощается листвой, и особенно сильно из того слоя воздуха, где расположены кроны больших деревьев. Поэтому днем на уровне кроен содержание CO_2 в воздухе значительно ниже среднего. Расчеты показывают, что если нет значительного перемещения воздушных масс, то за день листья могут поглотить до 20—25% CO_2 из запасов слоя воздуха 0—50 м. Вследствие этого в фитоценозах содержание CO_2 обнаруживает ярко выраженную суточную динамику и значительные различия по высоте, чего нет на открытых местах. Это хорошо иллюстрируется данными Губера (Huber, 1952, 1960), приведенными на рис. 17.

Фактором, оказывающим значительное влияние на интенсивность фотосинтеза, является свет. Мы показали выше, что интенсивность фотосинтеза при тех величинах солнечной энергии, которые получает земная поверхность, могла бы быть значительно выше наблюдаемой. Отсюда можно было бы сделать вывод, что свет не является основным фактором, ограничивающим фотосинтез в природных условиях. Однако не следует забывать, что мы вели свои расчеты исходя из того, что на растения падает прямой солнечный свет в середине летнего дня. Если же рассматривать условия слабого освещения — в ранние утренние или поздние вечерние часы, а также возможность взаимного затенения растений, то эту точку зрения придется изменить.

Кривая зависимости интенсивности фотосинтеза от света по форме идентична кривой зависимости фотосинтеза от концентрации CO_2 : при низкой освещенности интенсивность фотосинтеза прямо пропорциональна количеству световой энергии, а при высокой — не зависит от нее (область светового насыщения).

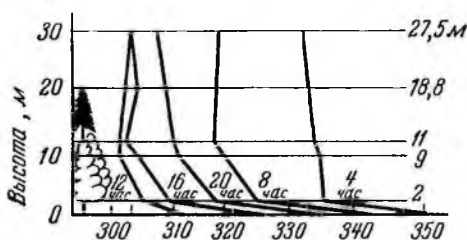


Рис. 17. Динамика содержания CO_2 в воздухе в лесу на различных высотах над поверхностью почвы (из Huber, 1960)

Интенсивность света при насыщении — одна из двух кардинальных точек на световой кривой фотосинтеза. Второй важной характеристикой является положение компенсационного пункта, т. е. интенсивности света, при которой поглощение CO_2 при фотосинтезе равно ее выделению за счет дыхания, а суммарный газообмен равен нулю. Положением компенсационной точки в большой степени определяется относительная теневыносливость вида (Любименко, 1909). Исследованием формы кривой зависимости фотосинтеза от внешних факторов и ее объяснением много занимались К. А. Тимирязев (1957) и Блекман (Blackman, 1905). Последний создал теорию так называемых ограничивающих факторов, согласно которой область насыщения процесса обусловлена ограничением скорости процесса со стороны другого фактора, который в данное время находится в недостатке. Например, если достигнуто насыщение для световой кривой фотосинтеза, то дальнейшее возрастание может зависеть от увеличения концентрации CO_2 . В последнее время исследованием формы кривой зависимости интенсивности фотосинтеза от света занимался Габриельсен (Gabrielsen, 1960), который установил, что в области низкой напряженности света ход кривой определяется концентрацией активных (хлорофилл) и неактивных (антоцианы, каротиноиды) пигментов листа, структурой фотосинтезирующих органов, а также спектральным составом падающего света.

Величина фотосинтеза при световом насыщении определяется концентрацией CO_2 в воздухе, температурой, водоснабжением, минеральным питанием, состоянием устьиц и состоянием биохимических систем листа. Освещенность, при которой достигается световое насыщение, зависит от вида растения (теневыносливое или светолюбивое) и условий формирования фотосинтетического аппарата: у теневых листьев (сформировавшихся при слабом освещении) она лежит около 4—8 тыс. $\mu\text{к}$ (примерно $1/30$ от полного солнечного освещения в полдень), а у световых — около 40 тыс. $\mu\text{к}$ ($1/3$ полного солнечного освещения); при оптимальных условиях лишь у некоторых видов растений световое насыщение достигается при полном солнечном освещении или даже при более высоком.

Анализ кривых зависимости интенсивности фотосинтеза от количества падающей радиации и концентрации CO_2 показывает, что растения земного шара в прошлом были приспособлены к иным атмосферным условиям, чем современные: к более слабому освещению и более высокому содержанию CO_2 в воздухе. По-видимому, такими были условия жизни на Земле в период расцвета древесной растительности (Комаров, 1961).

Таким образом, недостаток CO_2 в современной атмосфере — одна из главных причин снижения интенсивности фотосинтеза. Свет и углекислота, как явствует из уравнения фотосинтеза, это факторы, участвующие непосредственно в процессе фотосинтеза и поэтому оказывающие на него прямое влияние.

Кроме них имеется еще ряд факторов, от которых в сильной степени зависит интенсивность фотосинтеза, но которые влияют на фотосинтез в основном косвенно, через изменение внутреннего состояния организма. К таким факторам надо отнести прежде всего температуру воздуха, условия водоснабжения и минерального питания.

Для процесса фотосинтеза характерно, что он ограничен довольно узкими температурными рамками — от -6 до $38-40^\circ$ (Иванов и Коссович, 1930; Zeller, 1951; Larcher, 1961). Крайние температуры оказывают не только прямое угнетающее действие на фотосинтез, но имеют и длительное последствие, связанное с повреждением фотосинтетического аппарата (Семихатова, 1960). Это обстоятельство приводит к значительному ограничению рабочего времени фотосинтеза. Только во влажных тропиках фотосинтез может протекать в светлые часы суток в течение всего года. В других климатических зонах он прерывается: в жарком засушливом климате из-за перегрева листьев ежедневно на несколько часов или в местностях

крайне засушливых, на весь сухой и жаркий период; в средних широтах перерыв фотосинтеза охватывает длительный морозный период. Рассмотрение влияния температуры на фотосинтез в тех температурных рамках, при которых он возможен, показывает, что с повышением температуры на 10° скорость ассимиляции увеличивается примерно вдвое. т. е. на языке химиков температурный коэффициент (Q_{10}) для фотосинтеза равен 2; у чисто фотохимических реакций он близок к 1. Повышение Q_{10} для фотосинтеза по сравнению с другими фотохимическими реакциями объясняется многоступенчатостью процесса фотосинтеза и участием в нем наряду со световыми также и темновых реакций.

Значительное влияние температуры на фотосинтез — вторая причина более низкой интенсивности фотосинтеза по сравнению с возможной, поскольку температуры в большинстве климатических зон земного шара резко колеблются и в большую часть времени далеки от оптимальных.

Третьей причиной являются неблагоприятные условия увлажнения. Лишь у водных организмов водоснабжение всегда оптимально и благоприятно, и в большой мере вследствие этого толща океанов представляет собой лучшую среду для синтеза органического вещества, чем территория суши (табл. 36).

Для листьев наземных растений всегда характерен небольшой водный дефицит, который может значительно увеличиться как при усилении иссушающего действия атмосферы, так и особенно при ухудшении условий водоснабжения. Это приводит к снижению, а в крайних случаях к полному прекращению фотосинтеза.

Наконец, четвертой причиной может являться недостаточное или неправильное минеральное питание. Обо всем этом мы скажем подробнее ниже, в соответствующих разделах главы.

Значительное влияние оказывают на фотосинтез внутренние факторы, например возраст листа. Молодой лист, содержащий мало хлорофилла, начинает фотосинтез через 3—9 дней после распускания (Курсанов и др., 1933; Stalfelt, 1960). По мере его зеленения и прекращения froста листовой пластинки интенсивность фотосинтеза все возрастает. Весьма вероятно, что отсутствие фотосинтеза в первые дни после распускания связано с тем, что у интенсивно растущих листьев поглощенная световая энергия идет на синтез макроэргических фосфатных связей, фотовосстановление нитратов и другие процессы, а на ассимиляцию CO_2 ее не хватает. Осеннее пожелтение листьев вызывает снижение интенсивности фотосинтеза.

Следует также отметить резкое различие в отношении периода ассимиляции между двумя группами растений: вечнозелеными и листопадными. У первых фотосинтез хотя и прерывается в неблагоприятное время года, но быстро возобновляется, как только оно минует, так как сохранен ассимиляционный аппарат. У вторых еще требуется длительное время на восстановление ассимиляционного аппарата. Смена листьев или хвои у вечнозеленых растений происходит постепенно. Листовой аппарат живет много лет.

Многолетние листья и хвоя имеют меньшую интенсивность фотосинтеза, чем однолетние (Иванов и Коссович, 1930).

Влияние возраста хвои сосны на интенсивность ассимиляции (в мг/г/час) видно из следующих данных:

	Однолетняя		Двухлетняя	
Ярус ветки снизу	1	5	1	5
Интенсивность фотосинтеза	2,10	2,07	1,65	1,28
	2,76	2,42	1,92	1,86
Ярус ветки	1	15	1	15
Интенсивность фотосинтеза	1,60	1,67	2,00	1,80

Так же сильно на интенсивности фотосинтеза сказывается возраст растения (табл. 39).

Т а б л и ц а 39

Влияние возраста сосны на интенсивность ассимиляции
(Иванов и Коссович, 1930)

Условия освещения	Качество хвои	Возраст дерева, лет	
		12	80
		Интенсивность фотосинтеза, мг/г в час	
S — прямое солнце	Световая	2,10	1,18
S ₀ V ₁ — сплошная облачность	»	1,62	1,15
V в тени	Теневая	0,17	0,24
C экраном	»	0,07	0,10

По данным Е. В. Юриной (1957), фотосинтез у трех-четырёхлетних деревьев протекает в 1,5—2 раза интенсивнее, чем у 16—20-летних в тех же условиях. Тесное взаимодействие внутренних и внешних факторов обуславливает в природных условиях характерный суточный и сезонный ход процессов фотосинтеза.

Большинство исследователей отмечает, что в условиях достаточного водоснабжения даже при безоблачном небе с постепенным плавным нарастанием интенсивности солнечной радиации к полудню и снижением к вечеру дневной ход фотосинтеза очень редко выражается симметричной одновершинной кривой (Stocker, 1956).

Чаще всего в полдень наблюдается более или менее значительная депрессия фотосинтеза, вследствие чего кривая становится двухвершинной. Если условия существования растения неблагоприятны, то симметричная двухвершинная кривая фотосинтеза сменяется одновершинной асимметричной, со сравнительно высокой интенсивностью фотосинтеза в первую половину дня и очень низкой интенсивностью его в послеполуденные часы. Особенно характерны такие кривые для засушливых местообитаний.

Как показал Заленский (1956), форма кривой фотосинтеза и его интенсивность могут в одних и тех же условиях значительно варьировать в зависимости от видовых особенностей растения.

Влияние климатических условий накладывает значительный отпечаток и на сезонный ход фотосинтеза (рис. 18).

В зоне тайги, где увлажнение достаточное (а в ряде случаев избыточное), интенсивность фотосинтеза повышается до конца июля, а затем снижается к концу сезона. Это вызвано как влиянием возраста листвы, о котором мы уже говорили, так и возрастанием длины дня, интенсивности солнечного освещения и температуры воздуха. Но наряду с этим интенсивность фотосинтеза в короткие промежутки времени может резко и неритмично колебаться, что связано с преобладанием в этом климате динамического типа погоды (Алексеев, 1948) с большим количеством циклонов и антициклонов, резкими колебаниями температуры воздуха, условий освещения и влажности. В лесостепной, и особенно степной зоне максимальная величина фотосинтеза отмечена в первую половину вегетационного периода (начало — середина июня), так как в это время условия водоснабжения и температуры наиболее благоприятны для осуществления нормальной жизнедеятельности. Во вторую половину лета недостаток влаги и сильный перегрев вызывают депрессию фотосинтеза, а в случае очень сильной засухи — раз в несколько лет — и отмирание фотосинтетического аппарата.

В еще более сухих условиях, например в Средней Азии, как показали исследования Заленского (1940), сбрасывание листвы в сухое время года

происходит ежегодно. То же самое характерно для лесов Средиземноморья (Walter, 1951). Наоборот, во влажных тропических лесах сезонный ритм фотосинтеза совсем не выражен — процесс протекает с постоянной скоростью в течение круглого года (Gessner, 1960).

Мы разобрали, какие факторы могут ограничивать продуктивность фитоценозов, влияя на нее через интенсивность и рабочее время фотосинтеза. Столь же сильное влияние эти факторы могут оказывать на второй множитель, определяющий темпы нарастания биомассы в фитоценозах, — поверхность листьев на единице площади, занятой фитоценозом (Leaf-area index, по терминологии англичан). Как мы увидим далее, эта величина зависит почти исключительно от притока солнечной радиации на земную поверхность. Для того чтобы понять механику этой зависимости, обратимся к особенностям светового режима внутри фитоценозов.

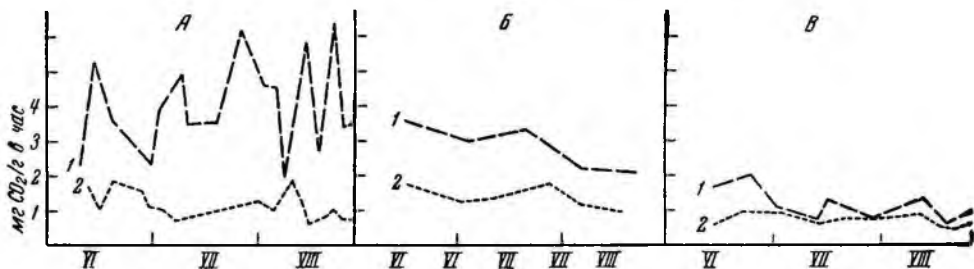


Рис. 18. Сезонный ход фотосинтеза и дыхания листьев древесных пород в различных климатических зонах (Иванов, Гулидова, Цельникер и Юрина, 1963) ($mg\ CO_2/g$ в час) 1 — истинный фотосинтез; 2 — дыхание; А — Кадниковское лесничество, тайга; Б — Теллермановское лесничество, лесостепь; В — Деркульская лесная станция, степь |

Один слой листьев, почти независимо от вида растений, расположенный горизонтально и покрывающий всю занятую ими поверхность без просветов, поглощает около 80% солнечных лучей с длиной волны 380—700 мкм (фотосинтетически активная радиация, сокращенно ФАР) и примерно равные доли (около 10%) отражает и пропускает. Почти не поглощается инфракрасная радиация, и поэтому под поглощающим слоем листьев будет существовать так называемая инфракрасная тень. Наряду с этим поглощение света в границах ФАР также различно для разной длины волн: синие и красные лучи поглощаются сильнее, чем зеленые. Вследствие этих обстоятельств количество света, прошедшее через один слой листьев, будет составлять всего 10% от падающего на открытом месте и, кроме того, этот свет будет обогащен зелеными лучами, которые слабо используются растениями на фотосинтез (Клепшин, 1954). Как можно видеть из световых кривых фотосинтеза различных растений, в этих условиях освещения у второго слоя листьев, расположенного под первым, баланс органического вещества все еще будет положительным; второй слой листьев, в свою очередь, пропускает 10% падающей на него ФАР, т. е., считая в долях, от полного солнечного освещения 10% от 10%—1%. После поглощения солнечной радиации тройным слоем листьев на четвертый упадет только 0,1% от ФАР на открытом месте.

Условия освещения для третьего и четвертого слоя горизонтально расположенных листьев лежат уже в пределах освещенности в световой компенсационной точке фотосинтеза. Для световых листьев это примерно соответствует 0,71% от полного солнечного освещения. Однако по мере увеличения затенения листьев меняется их структура — со световой на теневую и, следовательно, компенсационная точка сдвигается в область более слабого освещения (до 0,1% от полного солнца). Кроме того, чем ближе

к Земле, тем больше содержание CO_2 в воздухе, и это тоже отчасти компенсирует недостаток света для интенсивности ассимиляции. Поэтому и четвертый слой горизонтально расположенных листьев еще может иметь баланс органического вещества слабоположительный или близкий к 0 и, следовательно, эти листья могут еще существовать, не отмирая. Таким образом, максимальная площадь листьев сомкнутого фитоценоза определяется положением световых компенсационных точек фотосинтеза для нижних листьев и количеством света, пропускаемого через верхний полог.

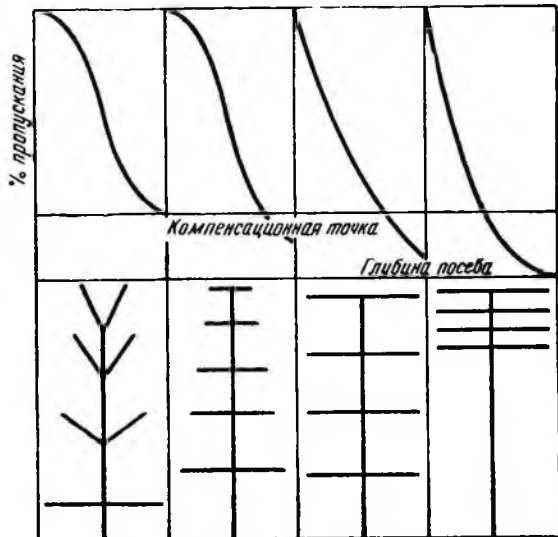


Рис. 19. Освещенность на различной высоте в посевах сельскохозяйственных растений в зависимости от расположения листьев в пространстве (из Blackman и Black, 1959)

Верхние кривые — процент пропускания света посевами на различной высоте; нижние — схема расположения листьев на растениях

Блекманом (Blackmann и Black, 1959), Гуляевым и сотрудниками лаборатории Ничипоровича для посевов сельскохозяйственных растений. На рис. 19 мы приводим схему, предложенную Блекманом, иллюстрирующую полученные им результаты. Наряду с углом наклона листьев, как видно из приведенной схемы, имеет значение и их взаимное расположение по вертикали. Очевидно, для высоких растений, даже при горизонтальном листорасположении, «Leaf-area index» будет несколько больше, чем для низких. Кроме того, естественно, он будет тем больше, чем больше данная территория получает ФАР, т. е. больше к экватору и меньше к полюсам.

Итак, по мере смыкания фитоценозов в них одновременно происходят: увеличение суммарной поверхности ассимиляционного аппарата, дифференцировка листьев или хвои на световые и теневые и, наконец, снижение средней интенсивности ассимиляции за счет затенения нижних листьев. А поскольку общая продуктивность фитоценоза является произведением суммарной поверхности ассимиляционного аппарата и интенсивности ассимиляции, наиболее продуктивными будут фитоценозы с какой-то оптимальной величиной суммарной листовой поверхности. Многочисленные данные, собранные Ничипоровичем и его сотрудниками (1961), свидетельствуют о том, что в наиболее урожайных посевах сельскохозяйственных растений эта оптимальная поверхность листьев в 4—5 раз больше площади посева (на 1 га площади посева приходится 40—50 тыс. m^2 листьев).

Из всего сказанного следует, что площадь листьев в сомкнутом фитоценозе при горизонтальном листорасположении может в четыре раза превышать площадь земной поверхности, на которой он растет.

Однако в фитоценозах горизонтальное расположение наблюдается только в нижнем слое листьев, а верхние листья расположены под углом, близким к вертикали. Вследствие этого пропускание света верхним слоем листьев сильно увеличивается, а отсюда возрастает и число слоев листьев, могущих использовать солнечный свет для фотосинтеза с положительным балансом органического вещества.

Данные о пропускании света в зависимости от угла наклона плоскости листа по отношению к горизонтالي экспериментально получены

В лесу взаимное приспособление растений для максимально выгодного использования падающей световой энергии идет по линии дифференцировки фитоценоза на ярусы. При формировании фитоценоза наблюдается ярко выраженная возрастная динамика: в молодом возрасте, после смыкания верхнего яруса древостоя (стадия жердняка), имеется только один ярус, а остальные из-за недостатка света отсутствуют. На нижних ветках деревьев при этом формируются теневые листья (хвоя) с иными свойствами: более низкой интенсивностью дыхания и более низкой освещенностью в компенсационной точке.

Хорошей иллюстрацией этого положения служат данные Н. А. Хлебниковой (1961). Согласно ее наблюдениям, в сомкнутых чистых насаждениях сосны 17-летнего возраста у хвои в верхней части кроны деревьев I класса роста дыхание при 20—25° равнялось 1,1 мг/г в час, а компенсационная точка лежала при 0,07—0,08 кал/см² в 1 мин. (около 700—800 лк). У хвои нижней части кроны дыхание равнялось 0,36 мг/г в час, а компенсационная точка — 0,01 кал/см² в 1 мин.

Соотношение световой и теневой листвы в древостое зависит от степени его сомкнутости. Так, по данным М. Я. Оскреткова (1953), при полноте 0,4—0,5 доля световой хвои у сосны в возрасте 33 лет составляет 57% от поверхности всей хвои, а при сомкнутости 1,0—1,1—49%. Преобладание теневой хвои или листьев для деревьев очень невыгодно, так как интенсивность ассимиляции при световом насыщении и, следовательно, максимально возможная величина ассимиляции у нее значительно ниже, чем у световой хвои (табл. 40).

Т а б л и ц а 40

Интенсивность фотосинтеза хвои сосны в разных условиях освещения
(Иванов и Коссович, 1930)

Условия освещения	Теневая хвоя		Световая хвоя	
	Интенсивность фотосинтеза, мг/час			
	на 1 г	на 50 см ²	на 1 г	на 50 см ²
Зона отмирания	0,49	0,47	0,21	0,31
Рассеянный свет	1,84	1,77	1,18	1,73
Полный солнечный свет . . .	1,42	1,36	1,74	2,55

В условиях освещения, при которых баланс органического вещества у ветвей становится отрицательным, происходит их отмирание (зона очищения ствола). По мере дальнейшего роста насаждения под полог попадают деревья того же вида, отставшие в росте. Происходит дифференцировка древостоя на классы роста. Деревья III класса роста, находящиеся в плохих условиях освещения, очень слабо ассимилируют, баланс органического вещества становится у них отрицательным и вследствие этого они погибают.

Данные о производительности деревьев разного класса роста получил Бойсен-Иенсен (Boysen-Jensen, 1932), один из первых исследователей баланса органического вещества в лесу. Для 12-летнего ясеневое леса в Дании он приводит следующие данные (табл. 41).

Деревья другого вида, более теневыносливого, чем деревья господствующего вида, могут под пологом выжить и образуют второй ярус. По мере старения и размыкания древесного полога под ними поселяются кустарники и теневыносливые травы, образуя третий и четвертый ярусы фитоценоза. Таким образом, в различных возрастных стадиях ассимилирующая поверхность фитоценоза составлена из разных элементов, что схематически показано на рис. 20. Растения нижних ярусов живут в условиях

несколько повышенной концентрации CO_2 (по сравнению с верхними ярусами) и сильно измененного светового режима. Поскольку верхний полог, составленный из крон деревьев, никогда не бывает сплошным, а в нем имеются просветы, на листья нижних ярусов падают солнечные блики, которые передвигаются как вследствие изменения положения солнца в

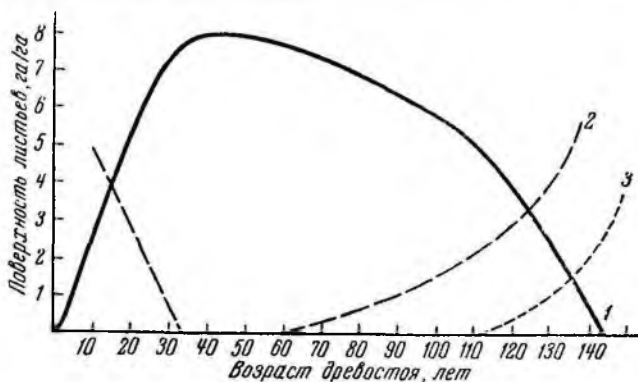


Рис. 20. Схема возрастной динамики листовой поверхности различных ярусов лесных фитоценозов

1 — господствующий ярус древостоя; 2 — травяной покров; 3 — подлесок

течение дня, так и вследствие качания ветвей. Поэтому свет в нижних ярусах леса будет мелькающим, что, несомненно, скажется на протекании фотосинтеза. К сожалению, вопрос этот совсем не изучен. Если в солнечных бликах радиация не изменена по спектральному составу, а лишь несколько ослаблена, то в тенях, как мы уже указывали, проникающая радиация обогащена инфракрасными и отчасти зелеными лучами. Наряду

Т а б л и ц а 41

Производительность разных классов роста деревьев

Показатель	Класс роста			Сумма
	I	II	III	
Поверхность листьев, тыс. $\text{м}^2/\text{га}$	27,74	17,07	8,07	52,68
Брутто-продукция, $\text{т}/\text{га}$	6,35	3,33	0,80	10,48
Продукция 1 тыс. м^2 *листвы	0,23	0,19	0,09	—

* Рассчитано нами.

с этим через просветы в верхнем пологе к радиации, профильтрованной сквозь листву, в тени примешивается радиация от голубого неба, и поэтому теневой свет будет обогащен синими лучами. Степень этого обогащения зависит от количества просветов, или, иначе, от сомкнутости крон верхнего яруса. Следовательно, если в сомкнутом лесу можно говорить об «инфракрасной» и «зеленой» тени, то в лесу с небольшой сомкнутостью тень будет синей. Впервые на это указал Зейбольд (Seybold, 1936), а детальные исследования были проведены Акуловой, Хазановым, Цельникер и Шишовым (1964). На рис. 21 мы даем схематическое изображение результатов, полученных этими авторами. Таким будет световой режим под пологом леса при прямой солнечной радиации. Если же солнце будет закрыто облаками, то свет под пологом будет почти неизменным по спектральному

составу, исчезнут тени и блики и вся площадь будет освещена приблизительно одинаково; наконец, процент пропускания света кронами значительно увеличится. Отсюда следует, что изменения интенсивности света во времени, связанные с движением облаков и затенением ими диска солнца, в лесу будут значительно слабее, чем на открытом месте. Процент пропускания света на полог леса в зависимости от состояния солнца дан нами на рис. 21.

Количество и качество света, проникающего под полог, являются фактором, регулирующим степень развития листовой поверхности в нижних ярусах леса. Регуляция производится, с одной стороны, за счет отмирания отдельных ветвей и целых растений, о которой уже говорилось выше, а с другой — за счет прямого действия качества и количества света на ростовые процессы. В частности, имеются данные, что прямой солнечный свет с большим количеством красных и желтых лучей тормозит рост верхушки дерева и способствует боковому ветвлению, при котором развивается большая листовая поверхность; рассеянный свет малой интенсивности с преобладанием синих лучей, наоборот, способствует росту верхушки и тормозит появление боковых ветвей (Леман, 1961; Крокер, 1951).

Этим объясняется зонтикообразная форма крон деревьев в верхнем ярусе дождевого тропического леса и пирамидальная — у тех же видов в нижнем ярусе (Ричардс, 1961) (рис. 22).

Для регулирующей роли света большое значение имеет не только световой режим в период вегетации, но и его сезонная динамика. В этом отношении леса, в которых верхний полог вечнозеленый, сильно отличаются от листопадных лесов. Если у первых поглощение света верхним пологом очень мало меняется в течение всего года, то у последних в годичном цикле резко различаются две стадии — так называемая светлая, когда ассимиляционный аппарат отсутствует и свет поглощается только скелетными частями деревьев, и «затененная» — при наличии листвы. У растений нижних ярусов листопадных лесов возможно дополнительное приспособление к световым условиям под пологом господствующего яруса — сдвигание периода вегетации на то время, когда верхний ярус находится в безлистном состоянии. Это было хорошо показано В. А. Кожевниковым (1950). Подробные исследования сезонного ритма фотосинтеза у лесных трав проводил Даксер (Daxer, 1934). Он определил, что у трав с зимующими под снегом листьями — обычных обитателей листопадных лесов — максимальный синтез органического вещества идет в то время, когда верхний полог

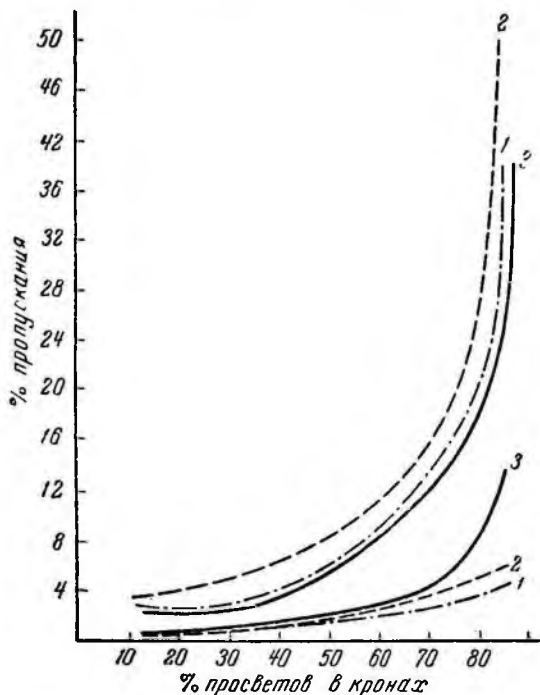


Рис. 21. Количество и спектральный состав света под пологом леса в зависимости от сомкнутости крон (из Акуловой, Хазанова, Цельникер и Шишова, 1964)

1 — красные лучи; 2 — зеленые лучи; 3 — синие лучи; верхние кривые — при рассеянном свете (S_0), нижние — при прямом солнечном свете (S)

стоит без листвы. После распускания листвы у деревьев интенсивность фотосинтеза резко падает, так что баланс органического вещества оказывается близким к нулю. Указания подобного рода имеются у Транквиллини (Tranquillini, 1960).

Большинство кустарников умеренного климата, так же как и травы, в листопадных лесах приспособляется к условиям существования под пологом тем, что распускают листву раньше, а сбрасывают ее позже, чем

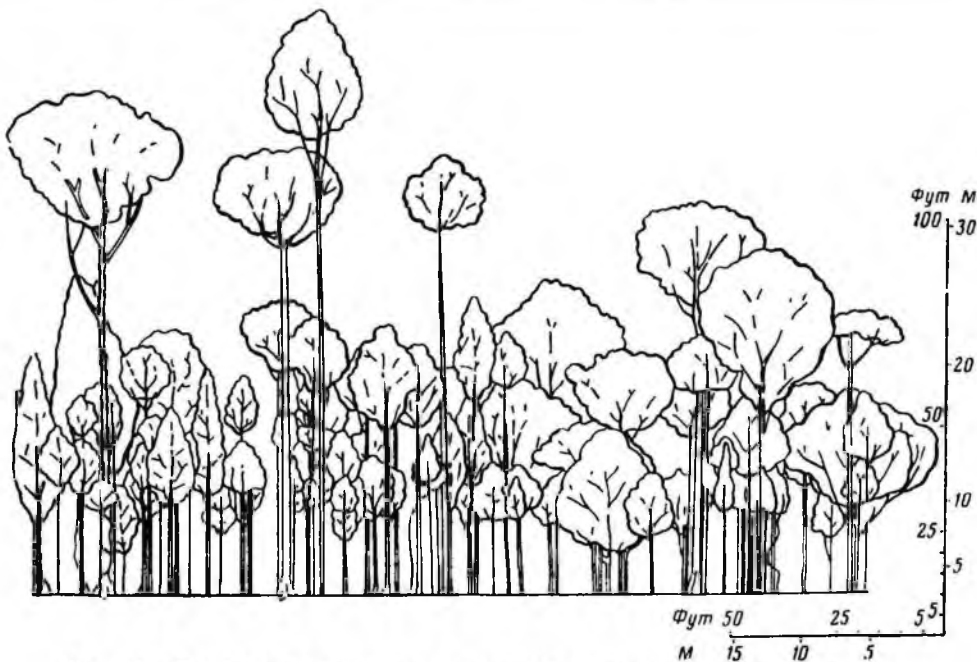


Рис. 22. Профильная диаграмма первичного дождевого тропического леса (Ричардс, 1961)

деревья (Бяллович, 1954). Из табл. 42 ясно видно влияние состояния верхнего полога на фотосинтез растений нижних ярусов. После распускания листвы верхнего полога интенсивность фотосинтеза трав падает, но увеличивается процент использования световой энергии на фотосинтез. Поэтому травы и кустарники могут выживать в таких световых условиях, в которых гибнет подрост древесных пород. Выживание последнего под материнским пологом возможно или при сильном разреживании полога, или в том случае, если подрост обладает значительно более высокой степенью теневыносливости, чем материнский полог.

Подводя итоги сказанному, отметим, что большая высота лесных фитоценозов, наличие ярусности и растений разных видов, отличающихся друг от друга положением листьев в пространстве, степенью теневыносливости и ритмом развития, позволяют сделать предположение, что в лесах оптимальная суммарная листовая поверхность всех компонентов, обеспечивающая максимальную продуктивность работы фитоценоза, несколько выше, чем в посевах сельскохозяйственных культур. К сожалению, вследствие трудоемкости определения суммарной листовой поверхности всех растений леса данные подобного рода в литературе отсутствуют. Лишь в работе Павловой, Давыдовой и Цельникер (1964) указывается суммарная ассимиляционная поверхность растений в двух типах леса: липодубняке лещиновом 70 лет, с сомкнутостью верхнего яруса 0,5 и травяным покровом из осоки и медуницы (70 тыс. $m^2/га$) и сосняке дубово-лещиновом 110 лет, с сомкнутостью сосны 0,4. В большинстве опубликованных

*Интенсивность фотосинтеза (в мг/г·час) у растений разных ярусов и процент использования солнечной энергии на фотосинтез**
(по данным И. С. Малкиной) Серебряноборское лесничество, Московская область

Ярус	I				II					
	май	июнь	июль	август	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь
<i>Интенсивность фотосинтеза</i>										
Деревья и кустарники	2,8	1,9	1,5	1,6	1,2	2,5	1,8	1,3	1,3	—
Травы	2,6	0,8	1,5	1,8	2,1	1,9	1,0	1,0	2,0	1,6
<i>Процент использования световой энергии на фотосинтез, %</i>										
Деревья и кустарники	1,2	1,8	2,1	2,0	1,7	1,7	3,7	3,5	3,0	—
Травы	2,6	10,2	16,2	18,1	—	2,0	6,1	7,7	6,5	7,6

П р и м е ч а н и е. I. Липо-дубняк лещиновый. Сомкнутость крон 0,5, возраст — 70 лет. Первый ярус состоит из дуба и липы, в подлеске лещина, в травяном покрове господствуют осока волосистая и медуница. II. Сосняк дубово-лещиновый, 110 лет, сомкнутость крон 0,4. Первый ярус состоит из сосны, второй — из дуба, в подлеске лещина, в травяном покрове господствуют черника и ландыш.

работ, где говорится о количестве листвы или хвои на единицу площади древостоя, во-первых, исследователи проводили определения только для древесного яруса и очень редко для трав и кустарников. Во-вторых, в большинстве случаев определялась не поверхность листьев, а их масса. Последнее, правда, не так уж страшно, так как между массой и поверхностью имеется довольно тесная прямолинейная зависимость: 1 дм^2 поверхности листьев весит около 1,5 г. Для хвои коэффициент пересчета составляет около 2. В табл. 43 мы приводим данные разных авторов о количестве листвы и хвои в сомкнутых древостоях. Большинство данных относится к стадии жердняка, когда фитоценоз был составлен из одного древесного яруса.

Из приведенной таблицы следует, что поверхность листьев древесного яруса, как правило, колеблется в пределах 4—6 га/га для лиственных пород и 9—12 га/га для хвойных. Различие между хвойными и лиственными породами в отношении площади листьев объясняется, с одной стороны, многолетней жизнью хвои; с другой стороны, обычно для лиственных при вычислении величины поверхности расчет ведется только на одну сторону листа, тогда как для хвои, не имеющей такой уплощенной формы, как пластинка листа, учитывается поверхность со всех сторон. Это правильно, если нужно вычислить поверхность хвои, которая может фотосинтезировать, но совершенно неправильно, если нужно рассчитать, какое затенение в нижних ярусах создает поверхность хвои, ибо затенение будет пропорционально не поверхности хвои, а ее проекции на нижележащие плоскости. Расчет величины поверхности проекции хвои показывает, что она очень близка к одинарной поверхности листьев в лиственных лесах.

Второй вывод, который следует из табл. 43, — отсутствие резких различий по поверхности ассимиляционного аппарата между древостоями различных зон. И это понятно, так как лимитирующим фактором в развитии листвы является свет, а в летние месяцы количество радиации, падающей на 1 см^2 в минуту, мало меняется с изменением географической широты местности (Калитин, 1938).

Можно было бы ожидать значительного увеличения площади листьев в дождевых тропических лесах вследствие увеличения притока радиации и

Листовая масса (в т/га) и поверхность листьев (в га/га) в сомкнутых древостоях различных лесорастительных зон

Зона	Древостой	К у б ь	Возраст, лет	Место исследования	Листовая масса	Поверхность листьев	Автор
<i>Лиственные породы</i>							
Лесная зона	Березняк-черничник		30	Германия	6,6	5,0	А. А. Молчанов, 1952, Polster, 1950
	Березняк	1,0	22	Подмосковье	4,9	—	В. В. Смирнов, 1961
	»	1,0	24	Чувашская АССР	12,3	8,5	М. Д. Данилов, 1953
	»	—	—	Дания		4,6	Ellenberg (цит. по Walter, 1951)
	Осинник			Сев. Америка, Кордильеры, 2700 м над ур. м.		8,2	Vareschi (цит. по Gessner, 1960)
	»	1,0	25	Чувашская АССР	6,9	4,1	М. Д. Данилов, 1953
	Дубняк		20	Там же	8,3	5,5	Он же
	Дубняк грабовый			Дания		8,9	Ellenberg (цит. по Walter, 1951)
	Букняк		65	»	7,9	5,5	Moller, 1945
	Липняк		40	Чувашская АССР	5,7	4,1	М. Д. Данилов, 1953
Ясенник	1,0	12	Дания		5,4	Boysen-Jensen, 1932	
Дубняк с ясенем		25	Воронежская обл.	8,0	4,5	П. Б. Раскатов, 1940	

Среднее по лесной зоне . . . 5,8±0,5

Лесостепь	Дубняк		40	Воронежская, обл. Теллермановское лесничество	8,2	5,5	Н. Ф. Полякова, 1957
	»		15	»	4,4	4,1	Т. А. Алексеева, 1957 а, б
	Дубняк с кле-ном		15	Там же		4,7	Она же
	Осинник		25	» »	10,0	5,1	В. В. Смирнов, 1957

Среднее по лесостепной зоне . . . 4,9±0,1

Степь	Дубняк с кле-ном		30	Белые Пруды	8,0	5,0	И. В. Гулидова, 1955
	Дубняк с ясе-нем	1,0	17—20	Луганская обл., Деркульская станция	8,0	5,0	Ю. Л. Цельникер, 1958а
	Дубняк		20	Волгоградская обл.		3,8	Л. К. Серебрякова, 1958
	Клеовник		40	Там же	8,0	4,5	Она же
	Дубняк с ясе-нем		14	Николаевская обл.	6,7	6,3	Е. Г. Кучерявых, 1954

Зона	Древостой	Сомнунность	Возраст, лет	Место исследования	Листовая масса	Поверхность листьев	Автор
Степь	Дубняк с ясенем		24	Николаевская обл.	12,9	10,5	Е. Г. Кучерявых
	»		23	Луганская обл., Деркульская станция	6,4	—	Н. Ф. Полякова-Минченко, 1961
	Дубняк с кустарниками	0,9— —1,0	15— —16	Ростовская обл.	10,5	—	В. Ф. Кольцов, 1954
	Дубняк с ясенем и кустарниками		4	» »	5,88	—	» »
	Дубняк с ясенем	0,8— —0,9	56— —57	» »	12,2	—	» »

Среднее по степной зоне

5,8±0,9

Х в о й н ы е п о р о д ы

Тайга	Сосняк						
	»		33	Московская обл., Прокудин бор		9,3	А. А. Молчанов, 1949
	»		27	Чувашская АССР		9,7	М. Д. Данилов, 1953
	»		12	Московская обл.	12,6	6,0	А. В. Савина, 1949
	»		24	Брянская обл.		9,0	Челядинова, 1941
	Лиственничник с кедром			Германия Альпы, 1800 м над ур. м.	12,5	11,7	Polster, 1950 (по Gessner, 1960)
	Ельняк		37	Вологодская обл.		11,3	В. В. Смирнов, 1961
	»		37	Ленинградская обл.	20,8		А. Л. Кощеев, 1955
	»			Германия	31,0		Polster, 1950
	Насаждение дугласии			»	40,0		Он же
	Лиственничник			»	13,9		» »

Среднее по зоне тайги

9,5±0,4

времени работы ассимиляционного аппарата. Но, по-видимому, это не так. Несмотря на то, что тропический дождевой лес значительно выше лесов умеренного климата и по всей высоте заполнен листвой, верхний ярус его разрежен, свет проникает в глубь древостоя и количество листьев существенно не увеличивается по сравнению с лесами умеренного климата (Ричардс, 1961).

Совершенно очевидно, что суммарная поверхность листьев никогда не достигает оптимальной в тех условиях, где рост ограничивается не светом, а другими факторами, и где невозможно образование сомкнутого растительного сообщества. Например, для засушливых территорий Средней Азии характерны древостой с малой сомкнутостью.

Возможны также такие случаи, когда почвенные и климатические условия благоприятствуют образованию растительного, в частности лесного, ценоза и в первые годы он хорошо растет и может достигнуть сомкнутого состояния. Но в результате жизнедеятельности фитоценоза условия существования его ухудшаются. В этих условиях существование сомкнутого ценоза оказывается недолговечным и максимально возможная поверхность фотосинтетического аппарата сохраняется лишь очень короткий срок. Та-

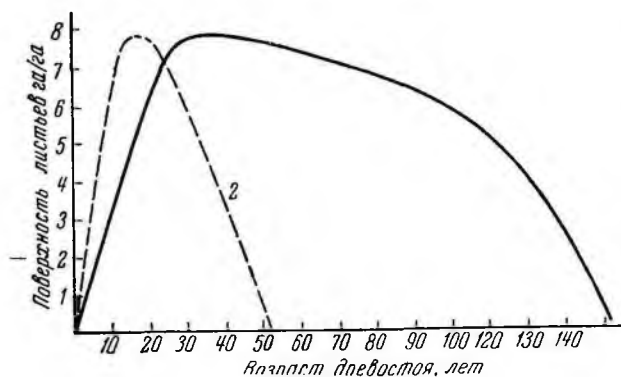


Рис. 23. Возрастная динамика поверхности листьев древостоев в лесах умеренного климата
1 — лесная зона; 2 — степная зона

кая динамика поверхности листьев отмечена в искусственных лесных насаждениях степи. Схему возрастной динамики поверхности листов древостоев в разных зонах мы даем на рис. 23.

Подводя итоги разделу, посвященному фотосинтезу, мы можем отметить следующее:

1. Биогенотическая роль процесса фотосинтеза заключается в создании органического вещества и в аккумуляции солнечной энергии в химических связях.

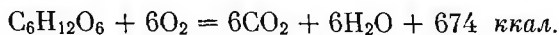
2. Количество аккумулированной при фотосинтезе энергии составляет в среднем 0,5—2% от поступающей на земную поверхность. Лишь для толщ океанов и лесов процент аккумулированной энергии существенно выше (около 9% для океанов и 5% для лесов).

3. Количество вещества и энергии, ассимилированное в процессе фотосинтеза, в более благоприятных условиях регулируется интенсивностью фотосинтеза, а в крайних для существования условиях — величиной акцепторной поверхности.

4. Основным фактором, ограничивающим интенсивность фотосинтеза наземных растений, имеющим всеобщее значение для территорий земного шара, служит недостаток CO_2 в атмосфере.

Дыхание

Если фотосинтез с точки зрения биогенотолога — положительная статья в балансе органического вещества, то дыхание — отрицательная статья баланса. Суммарное уравнение этого процесса, так же как и процесса горения, равно:



Освободившаяся энергия выделяется в виде тепла. Биологическое окисление, т. е. дыхание, протекает по тому же суммарному уравнению, что и горение. Однако аналогия между этими двумя процессами является далеко не полной. Прежде всего, дыхание — это медленное окисление. Многоступенчатость этого процесса приводит к тому, что освобождение энергии при дыхании происходит постепенно и она может быть использована на сопряженные с дыханием биосинтезы. В результате возникают вещества с еще более высоким энергетическим уровнем, чем углеводы, например белки и жиры. Но наиболее важной функцией дыхания является поддер-

жание структуры живой ткани за счет выделяющейся при дыхании энергии. Лишь часть освобожденной при дыхании энергии превращается в тепло и обесценивается. Доля «полезной» и «бесполезной» энергии дыхания зависит от состояния растения (Жолкевич, 1961). Главную роль в переносе энергии в процессе дыхания играет система макроэргических фосфатных связей — та же, что и в фотосинтезе. Энергия дыхания необходима также для активного поглощения корнями воды и минеральных элементов, о чем мы скажем ниже.

Связь дыхания со всеми без исключения процессами взаимных превращений веществ в организме осуществляется не только путем переноса энергии, но также созданием промежуточных продуктов, являющихся в большинстве случаев продуктами неполного окисления углеводов. К ним относятся органические кислоты, превращающиеся одна в другую в ряде обратимых реакций (так называемый цикл Кребса). Аминированием эти органические кислоты превращаются в аминокислоты, связывая таким образом углеводный и белковый обмен. Ряд побочных вторичных превращений связывает, с другой стороны, углеводный обмен с липоидным. Процесс дыхания, в противоположность фотосинтезу, не имеет специализированного органа для своего осуществления. Дышат все живые ткани растения, хотя и с разной интенсивностью. Соотношением процессов фотосинтеза и дыхания собственно и определяется производительность фитоценоза.

О значении дыхания листьев для определения степени теневыносливости мы уже говорили. Здесь нужно лишь указать, что зависимость интенсивности дыхания от внешних и внутренних факторов иная, чем для процесса фотосинтеза. Вследствие этого при различных внешних условиях может меняться соотношение интенсивности обоих процессов, а следовательно, и степень теневыносливости вида. Дыхание растений в значительно большей степени, чем фотосинтез, зависит от температуры. Температурный коэффициент для дыхания колеблется чаще всего в пределах 3—4 (Джеймс, 1956). При этом температурные границы дыхания шире, чем для фотосинтеза, и заметное дыхание отмечается при температурах —12, —15°, а также выше 40°. Это отражается, в частности, на положении компенсационной точки — при высоких температурах она лежит при более высокой интенсивности света, чем при низких (Pisek a. Knapp, 1959).

Т а б л и ц а 44

Средняя интенсивность истинного фотосинтеза и дыхания в разных лесорастительных зонах в мг/г в час

(Иванов, Гулидова, Цельникер и Юрина, 1963)

Зона	Фотосинтез				Дыхание				Доля дыхания, в газообмене, %			
	Береза бородавчатая	Дуб черешчатый	Ясень пушистый	Клен остролиственный	Береза бородавчатая	Дуб черешчатый	Ясень пушистый	Клен остролиственный	Береза бородавчатая	Дуб черешчатый	Ясень пушистый	Клен остролиственный
Средняя тайга	4,8	—	—	—	0,5	—	—	—	10	—	—	—
Хвойно-широколиственные леса	—	3,1	3,2	2,7	—	0,7	0,5	0,5	—	23	16	19
Лесостепь	—	2,6	—	1,4	—	1,0	—	0,6	—	39	—	43
Степь	—	1,2	1,5	1,1	—	0,6	0,5	0,6	—	50	30	55

Значительное влияние на величину дыхания оказывает водоснабжение растения: избыточное водоснабжение (которое часто вызывает анаэробные условия, например при затоплении почвы) угнетает дыхание, а недостаточное водоснабжение в начальной стадии воздействия вызывает повышение интенсивности дыхания. Но при этом КПД дыхания резко меняется — энергия, выделяемая при дыхании, перестает использоваться на биосинтезы и бесполезно рассеивается в виде тепла (Жолкевич, 1961).

Есть данные, что условия освещения могут оказывать воздействие на интенсивность дыхания листьев (Заленский, 1957; Воскресенская, 1962), однако по этому вопросу нет единой точки зрения.

Результатом совместного влияния многих внешних и внутренних факторов на фотосинтез и дыхание является закономерное изменение соотношения фотосинтеза и дыхания в разных климатических зонах (табл. 44).

При продвижении к более жарким и засушливым условиям интенсивность истинного фотосинтеза снижается и возрастает доля дыхания в газообмене, что отрицательно сказывается на балансе органического вещества.

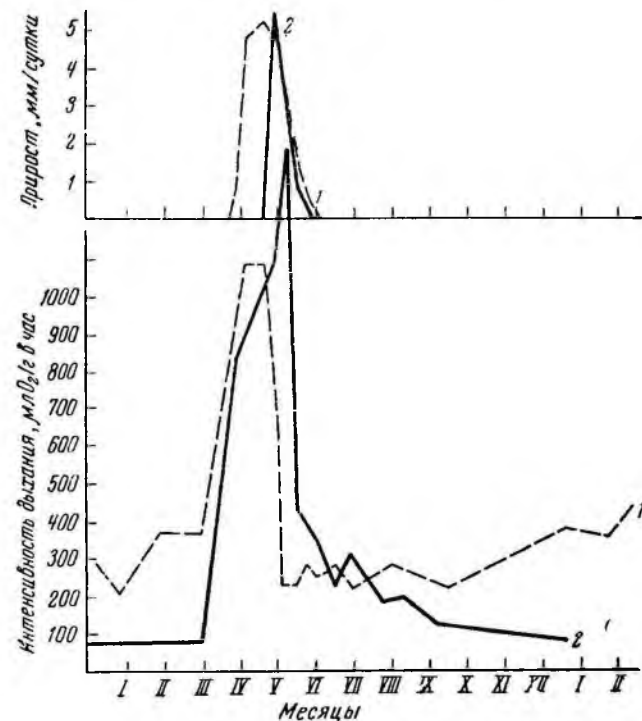


Рис. 24. Прирост побегов в длину и интенсивность дыхания побегов (по данным Цельникер и Давыдовой)
 .. Сверху — прирост, снизу — дыхание; 1 — бузина красная;
 2 — ясень пушистый

ва. Такие соотношения характерны для континентального климата, а во влажном тропическом климате дыхание значительно слабее фотосинтеза.

Интенсивность дыхания, так же как интенсивность фотосинтеза, закономерно изменяется в течение года, причем эти изменения отчасти связаны с годовым ходом метеорологических элементов, а отчасти — с состоянием растения (Pisek a. Knapp, 1959). Так, например, Поллок (Pollock, 1953) установил, что почки клена и древесина ствола при одних и тех же температурах гораздо интенсивнее дышат в апреле, чем в октябре — ноябре.

Повышение дыхания связано с выходом из периода покоя и началом ростовых процессов. Связь между интенсивностью дыхания почек и точек роста побегов с ростом побега хорошо видна на кривых, приводимых нами на рис. 24.

Значительное усиление дыхания весной или в начале лета во время роста новых побегов у вечнозеленых растений приводит к снижению величины наблюдаемого фотосинтеза (Neuwirth, 1959) (рис. 25). Средняя интенсивность дыхания листьев и хвои за вегетационный период в сильной степени зависит от видовых особенностей растения, в чем

можно убедиться на примере данных, полученных Польштером (Polster, 1950).

Порода	Интенсивность дыхания, м/в. час	Порода	Интенсивность дыхания, мг/г. час
Береза	2,01	Лиственница . . .	0,73
Дуб	1,64	Дугласия	0,64
Бук	1,00	Ель	0,46
Сосна	0,78		

Характерно, что в ряду пород, приведенных в таблице, хвойные по интенсивности дыхания заняли последние места, а лиственные — первые. Это отмечено и для других физиологических процессов — фотосинтеза и транспирации.

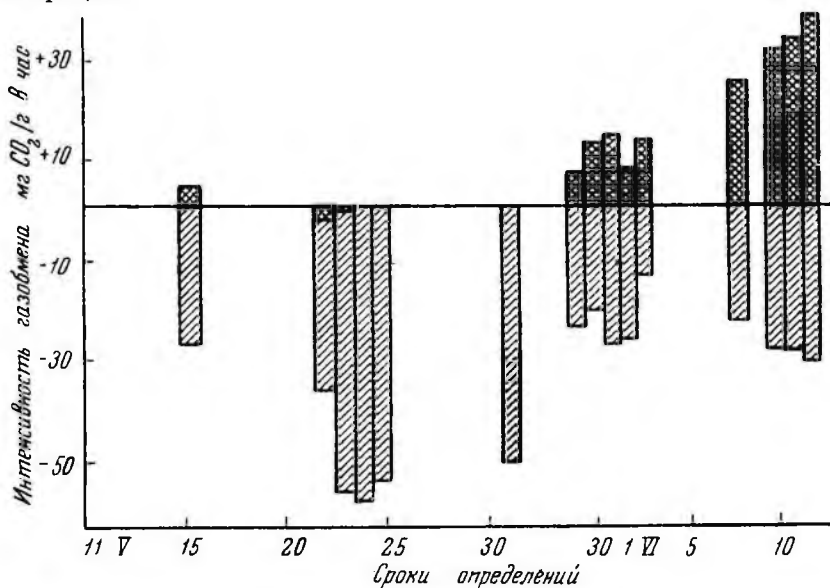


Рис. 25. Интенсивность дыхания и наблюдаемого фотосинтеза во время распускания побегов у хвойных (Neuwirth, 1959)

Штриховка — интенсивность дыхания, двойная штриховка — наблюдаемый фотосинтез

Наряду с листьями энергичное расходование органического вещества за счет дыхания осуществляют и другие живые части растения — корни, ветви и стволы. Однако данные по интенсивности дыхания ствола и ветвей в литературе весьма скудны. Интенсивность дыхания корней древесных пород была изучена Эйдманом (Eidmann, 1943, 1950). Данные из его работы мы приводим в табл. 45.

Сравнивая данные Эйдмана и Польштера, полученные в близких климатических условиях средней Германии, можно отметить, что интенсивность дыхания корней значительно ниже интенсивности дыхания листьев, но все же достаточно велика. Максимальной интенсивности дыхание корней достигает при температуре почвы 17—22°, а затем снижается (Eidmann, 1943). Несколько ниже, чем у корней, интенсивность дыхания надземных осевых частей — ствола и ветвей. Весьма характерно, что интенсивность дыхания ветвей сильно уменьшается с увеличением их толщины (табл. 46). По-видимому, здесь имеет значение то, что с увеличением толщины уменьшается относительное участие живых «дышащих» элементов в построении ветвей, и то, что утолщение ветви приводит к уменьшению отношения поверхности к объему ветви и затрудняет процесс диффузии газов и газообмен с наружной средой. По Вальтеру (Walter, 1951), отно-

сительные потери вещества (в % от веса ствола) на дыхание уменьшаются с возрастанием размеров ствола:

Высота дерева, м	Бук	Ясень	Ель	Высота дерева, м	Бук	Ясень	Ель
5,9	11,0	12,5	8,0	20,9	6,3	6,2	4,8
10,9	9,1	10,1	6,6	25,9	5,4	5,0	4,2
15,9	7,6	8,0	5,6	30,9	4,8	4,2	3,7

Однако поскольку ствол, ветви и корни составляют преобладающую массу дерева, то расходы на их дыхание, несмотря на малую интенсивность его, весьма значительны и возрастают с возрастом. По данным Польстера (Polster, 1950), на дыхание может тратиться до 60% вещества, образованного при фотосинтезе.

Т а б л и ц а 45

Интенсивность дыхания корней
(Eidmann, 1950)

Вид	Интенсивность дыхания	
	в мг на 1 г сухого веса за сутки	мг/г сыро- го веса, час *
Х в о й н ы е п о р о д ы		
<i>Larix europaea</i>	63,4	0,26
<i>Pinus silvestris</i>		
из Восточной Пруссии	62,3	0,26
из долины Рейна	48,4	0,20
<i>Pseudotsuga Douglasi</i>	39,9	0,17
<i>Picea excelsa</i>	29,0	0,12
<i>Abies pectinata</i>	17,8	0,08
Л и с т в е н н ы е п о р о д ы		
<i>Populus canadensis</i>	381,8	1,59
<i>Betula verrucosa</i>	108,4	0,46
<i>Populus tremula</i>	83,4	0,35
<i>Alnus glutinosa</i>	74,5	0,31
<i>Tilia parvifolia</i>	53,7	0,22
<i>Carpinus betulus</i>	43,6	0,18
<i>Acer platanoides</i>	30,8	0,13
<i>Fagus sylvatica</i>	30,8	0,13
<i>Quercus pedunculata</i>	26,6	0,11
<i>Quercus sessiliflora</i>	20,9	0,09

* Пересчитано нами; принято, что сухой вес корней составляет 10% от сырого.

Т а б л и ц а 46

Интенсивность дыхания ветвей липы разного диаметра (в мг/г·час)
(по данным А. М. Якшиной)

Диаметр ветви, см	Время суток					
	9.40—11.40	11.54—13.54	14.09—15.09	9.35—11.05	11.18—12.49	13.02— 14.32
	9 августа			13 сентября		
8,4	3,3	2,3	2,7	0,8	0,4	0,5
5,3	—	—	—	2,2	1,3	1,5
3,9	10,0	7,0	10,5	4,0	6,0	2,9

Вода — преобладающая составная часть живых тканей в состоянии активной жизнедеятельности. Она служит растворителем в лабильной структуре живого. Особенности ее строения — электрическая полярность в молекуле (дипольное строение) — обуславливают ее особые свойства и вместе с тем особую роль как структурообразователя. В присутствии молекул белка и других веществ, имеющих в своем составе электрически заряженные группировки атомов, диполи воды ориентируются определенным образом, образуя гидрофильные оболочки, состоящие из нескольких слоев молекул воды.

По мнению Сент-Дьерди (1960), перенос энергии от возбужденной молекулы хлорофилла на макроэргические фосфатные связи и далее на другие вещества может осуществляться только благодаря тому, что в водной среде с упорядоченной структурой возможен переход молекул, являющихся акцепторами и донаторами энергии, в длительно возбужденное (триплетное) состояние.

Отсюда следует, что интенсивность и направленность процессов обмена в значительной степени регулируются состоянием и количеством воды в клетке. Нормальная жизнедеятельность организма и положительный баланс органического вещества в нем возможны только на высоком уровне оводненности субмикроскопических структур клетки. Для поддержания этого необходимого уровня у наземных растений вследствие иссушающего действия атмосферы необходимы постоянный ток воды через растение и равенство скоростей поступления воды из почвы в корни и расходования ее листьями. Вследствие этого растительные сообщества служат как бы посредниками между почвой и атмосферой, перекачивая из почвы большие массы воды и обращая ее в пар. При этом благодаря глубокому проникновению корней в почву во влагообмен с атмосферой включаются более глубокие слои почвы, чем на территории, лишенной растительности. Относительное постоянство водного режима ткани является приспособлением, выработавшимся в процессе эволюции у высших групп растительного мира.

Количество воды, потребленное растениями, можно выразить двумя уравнениями. Взяв за основу процесс транспирации, мы напишем:

$$W_1 = iP T_2 + \Delta M \cdot w + M \Delta w, \quad (1)$$

где W_1 — количество воды;

P — рабочая поверхность (та же, что и для фотосинтеза);

i — средняя интенсивность транспирации;

T — время;

M — масса всего растения;

w — его влажность;

ΔM и Δw — изменение массы растения и его влажности за время T .

Таким образом, уравнение, по которому можно вычислить количество потребленной растением воды, включает количество испаренной воды и количество воды, заключенной в тканях растения. Если взять за основу процесс поглощения воды корнями, то мы можем вычислить количество поглощенной воды, иначе:

$$W_2 = l P_2 T_3, \quad (2)$$

где P_2 — поглощающая поверхность (корней);

l — средняя интенсивность поглощения;

T_3 — время.

Во всех случаях $W_1 = W_2$.

К более подробному рассмотрению этих уравнений мы перейдем ниже.

Поступление воды

Как видно из уравнения (2), количество воды, поглощенной корнями, определяется интенсивностью (скоростью) поглощения, рабочей поверхностью поглощения и временем работы.

Рассмотрим вначале вопрос о размерах поглощающей поверхности корней.

Несмотря на большое биологическое значение размеров всасывающей поверхности корней, в литературе почти не встречается данных по этому вопросу. Неизвестно, существует ли верхний предел насыщенности почвы корнями и какова максимальная возможная величина поверхности корней в определенном объеме почвы.

Причиной этого, несомненно, служат большие методические трудности подобного рода исследований, причем основная трудность заключается в том, что функцию всасывания в растении осуществляет не вся корневая система, а только мельчайшие корневые окончания с маленькой массой, но большой поверхностью и длиной, очень нежные, легко обрывающиеся при раскопках. Так, по данным И. Н. Елагина и В. Н. Мины (1953), 1 г воздушно-сухих корней тоньше 0,1 мм имеет протяженность около 200 м, а 1 г корней толще 5 мм — 0,025 м. Поэтому даже их количество, не говоря уже о поверхности, может быть точно учтено только у растений водных культур. Но и у этих последних определение поверхности всасывания все же остается нелегким делом, так как величина ее меняется в зависимости от внешних условий, возраста корня и т. п.

Большинство ботаников и почвоведов, изучающих корневую систему растений в естественных условиях, ограничивается лишь определением массы корней, условно разделяя их на проводящие и сосущие. К последним, как правило, относят корни тоньше 1 мм.

Кропотливые анатомические исследования, проведенные Л. А. Ивановым (1916, б) у сеянцев, росших в песчаной почве, показали, что функцию всасывания в основном выполняют корневые окончания светлой окраски, диаметром менее 0,4 мм. После их побурения способность всасывания частично теряется.

Различия в физиологических функциях корней со светлой и бурой окраской были затем подтверждены И. А. Муромцевым (1940), А. Я. Орловым (1955), Р. К. Саляевым (1961) и др.

Подсчет сосущей поверхности и числа корневых окончаний позволил Л. А. Иванову (1953) рассчитать суммарную всасывающую поверхность корней на один сеянец у разных пород и ее соотношение с поверхностью листьев. Правда, автор не учитывал поверхности корневых волосков, которая значительно увеличивает поверхность корня.

Из табл. 47 видно, что отношение поверхности корней к поверхности листьев меняется в очень широких пределах — от $0,07 \cdot 10^2$ до $237,9 \cdot 10^2$.

Дальнейшее углубление исследований Л. А. Иванова в этом направлении было произведено Л. Н. Згуровской (1958, 1961, 1962). Она подробно изучила строение корневых окончаний у ряда пород, в том числе и корневых волосков, в разных условиях произрастания. Она показала, что наибольшей поверхностью всасывания обладают корни, имеющие первичное строение (сохраняющие первичную кору с корневыми волосками). Но по мере старения корня или при неблагоприятных внешних условиях (таких, как засуха, перегрев) корневые волоски и первичная кора отмирают, а часть клеток эндодермы пробковеет и тем самым теряет способность к поглощению. Поверхность поглощения сильно сокращается.

На основании сказанного ясно, что корни одного и того же диаметра могут сильно различаться по своим функциям и, кроме того, отношение поверхности всасывания к массе корня не остается постоянным. Отсюда определения массы сосущих и проводящих корней не дают возможности

даже приблизительно сказать, какой величине всасывающей поверхности соответствует та или иная масса «сосущих» корней.

Т а б л и ц а 47

Размеры сосущей части корней сеянцев древесных пород *
(Иванов Л. А., 1953)

Порода	Возраст, лет	Диаметр, мм	Длина, мм	Сосущая поверхность окончаний, мм ²	Число окончаний на 1 сеянец	Поверхность всех окончаний, мм ²	Поверхность листьев, см ²	«Коэффициент обслуживания» (отношение корневой поверхности к листовой × 100)
Ель	1	0,26	0,70	0,57	50	29	29,6	0,98
	2	0,20	0,25	0,16	780	125	1628,0	0,07
Сосна	1	0,32	1,00	1,00	250	250	30,1	8,31
	2	0,26	0,60	0,50	3800	1900	4084,0	0,46
Дуб черешчатый . . .	1	0,11	2,00	0,69	3000	2070	355,0	5,80
	2	0,11	1,40	0,48	6365	3055	—	—
Клен остролистный . .	1	0,33	3,00	3,11	407	1266	19,8	64,00
	2	0,31	2,40	2,34	1415	3311	—	—
Ильм	1	0,20	3,00	1,88	420	790	10,9	72,50
Береза бородавчатая .	1	0,80	1,00	0,94	445	418	2,3	181,50
	2	0,29	1,36	1,24	1600	1984	29,0	68,50
Липа мелколистная . .	1	0,22	1,50	1,04	912	950	4,8	198,00
Ясень обыкновенный .	1	0,33	19,00	19,69	678	13 349	55,9	137,90

* Поверхность корневых волосков не учитывалась.

Это усложняется присутствием на корнях многих растений микоризы — гифов грибов, поверхность которых почти невозможно учесть. Однако функции микоризы, особенно по отношению к водному режиму высшего растения, пока не выяснены.

Хотя исследования массы корней и не дают возможности определить их поглощающую поверхность, все же по ним можно судить, насколько густо те или иные горизонты почвы пронизаны корнями и, следовательно, насколько полно могут быть использованы водные запасы этих слоев. Данных о морфологии и массе корней в литературе очень много (Кузьмин, 1929—1930; Петров 1935; Еремеев, 1938; Гурский, 1939, а, б; Шумаков, 1949; Карандина, 1950; Лабунский, 1951; Гусейнов, 1952; Кучерявых, 1954; Грудзинская, 1956; Орлов, 1959, и др.).

Обычно основная масса сосущих окончаний корней располагается в близком к поверхности гумусовом горизонте почвы. Этот слой почвы быстрее прогревается весной, смачивается осадками, имеет более рыхлую структуру, лучше аэрируется и богат питательными веществами. Большая поверхность поглощения корней обеспечивает возможность быстрого поступления воды и питательных веществ в корни из этого слоя. Но наряду с этими моментами, положительно влияющими на жизнедеятельность корней, имеется и ряд отрицательных — в поверхностном слое почвы резко выражены колебания в водном и температурном режиме, чем в глубоких слоях почвы.

На почвах холодных, бедных питательными веществами или заболоченных, только этим поверхностным слоем почвы и ограничивается распространение корней. Но на более богатых почвах типа черноземных, серых лесных почвах лесостепи или каштановых некоторая, сравнительно небольшая часть корней может проникать и на большую глубину — до 8—10 м. Здесь условия водного режима более постоянны, чем в поверхностных слоях почвы (табл. 48).

Распределение массы корней деревьев по горизонтам почвы на обыкновенных черноземах в зоне степи

(Афанасьева, Карандина, Киссис и Оловяникова, 1955)

Глубина залегания слоя, см	Горизонт почвы	Общее количество корней		Корни тоньше 1 мм		Процент тонких корней от общего веса корней *
		вес воздушно-сухой, г	%	вес воздушно-сухой, г	%	
0—50	Гумусовый	8100	73	1534	65	19
50—100		1353	12	110	5	8
100—150		842	8	168	7	20
150—200		346	3	141	6	41
200—250		142	1	90	4	64
250—300	Порода	109	1	84	3	78
300—350		127	1	107	5	84
350—400		120	1	108	5	90

* Рассчитано нами.

Поверхность соприкосновения корней с почвой — одна из величин, определяющих скорость поглощения воды из данного слоя почвы. Поэтому можно ожидать, что из верхних слоев почвы вода будет поглощаться корнями быстрее, чем из нижних, при прочих равных условиях. Но в естественных условиях такого равенства не существует, и поэтому соотношение скоростей поступления воды из разных горизонтов почвы может быть различным в зависимости от конкретной обстановки и состояния растения.

Известны два различных физиологических механизма внутри растения, обуславливающие поступление воды в корни: активный и пассивный. Первый связан с жизнедеятельностью корней и особенно с их осмотическими свойствами. Движущей силой активного поглощения воды корневыми системами является разность водоудерживающих (сосущих) сил почвы и живых клеток корня. Вследствие постепенного нарастания сосущей силы от периферии к центру корня и затем к содержимому сосудов ксилемы вода, поглощенная корневыми волосками, передвигается в глубь корня к сосудам и поднимается по ним вверх по стволу (Сабинин, 1925, 1949). Активное поглощение воды — сравнительно медленный процесс. Гораздо быстрее осуществляется пассивное поглощение воды корнями, обусловленное присасывающим действием транспирирующих органов. При очень слабом расходовании воды надземными органами вода поглощается корнями только активно.

В этом случае в уравнении (1) $W_1 = iPT_2 + \Delta Mw + M\Delta w$ член iPT_2 будет значительно меньше двух других членов. Влага, поглощаемая корнями ($W_2 = W_1$), пойдет в основном на увеличение влажности имеющейся массы $M\Delta w$ или на увлажнение вновь образующейся массы (ΔMw).

По мере возрастания расхода влаги на транспирацию и, следовательно, увеличения первого члена уравнения (1) на первое место выступает пассивное поглощение воды. После установления быстрого пассивного тока воды через корни живые клетки корней могут служить сопротивлением, препятствующим току воды (Максимов, 1952; Сабинин, 1955).

Активное и пассивное поглощение воды по-разному реагируют на изменение температуры среды. Первое как процесс, зависящий от химических реакций в растении, имеет температурный коэффициент Q_{10} в пределах 2—7, а у второго, в большей степени обусловленного физическими

процессами, Q_{10} значительно меньше (Трубецкова, 1962). Поглощение воды корнями из почвы в заметных количествах идет при температурах выше $-3, -5^{\circ}$, при которых вода в почвенном растворе и в растениях еще не замерзает. Поэтому время поглощающей деятельности корней в умеренных широтах ограничено теплой половиной года.

Скорость поглощения воды единицей поглощающей поверхности корня зависит от четырех величин: 1) температуры среды; 2) разности водоудерживающих сил почвы и корней; 3) сопряжения живой протоплазмы клеток корня передвижению воды и 4) скорости передвижения воды в почве к очагам иссушения — корневым окончаниям.

Как мы уже указывали, активное поглощение воды корнями сравнительно медленный процесс. Поэтому только при активном поглощении скорость его определяется лишь температурой почвы и разностью водоудерживающих сил почвы и корней. Последняя величина функционально связана с величиной влажности почвы и поэтому закономерно изменяется при изменении последней. Как известно, при уменьшении влажности почвы возрастает ее водоудерживающая сила (натяжение почвенной влаги H , по терминологии почвоведов). Соответствующая зависимость может быть выражена кривой гиперболического типа. Вначале, по мере уменьшения влажности почвы, H растет очень медленно, но при сильном иссушении возрастает чрезвычайно быстро. Исследования школы Д. А. Сабинина, (1925, 1949) показали, что, как правило, сосущая сила (S) корней при осуществлении активного поглощения воды на $1-2$ атм превышает водоудерживающие силы среды. При возрастании последних происходит соответствующее увеличение S корней, так что величина разности ($S - H$) остается почти неизменной.

Однако при быстром возрастании величины H на восходящей ветви гиперболы дальнейшее увеличение S приводит к нарушению нормальной жизнедеятельности корней. Вследствие этого величина S , а следовательно, и возможность активного всасывания корнями воды, ограничена определенным пределом. К сожалению, в литературе почти нет данных о величине S корней только при активном поглощении ими воды. Но, судя по данным, которые приводятся для сосущей силы корней в другие периоды, верхний предел доступности воды для активного поглощения составляет около $8-10$ атм (Згуровская, 1958). Для пассивного поглощения воды корнями зависимость его скорости от внешних факторов будет иной, чем для активного. Во-первых, на скорость этого процесса мало влияет температура среды, но зато возрастает влияние содержания влаги в почве и скорости ее передвижения к очагам иссушения. Остановимся, прежде всего, на динамике передвижения влаги в почве по мере ее иссушения.

Скорость передвижения влаги в почве обуславливается ее влагопроводностью и градиентом водоудерживающих сил. Известно, что влагопроводность является функцией влажности почвы. При постепенном уменьшении влажности почвы влагопроводность до определенного предела иссушения остается высокой, но затем падает очень быстро вследствие разрыва непрерывности водных нитей в капиллярах почвы (влажность разрыва капилляров — сокращенно ВРК, по Роде, 1952). При влажности ниже ВРК вода передвигается в почве главным образом в виде пара. Это сопровождается увеличением градиента водоудерживающих сил, так как в силу медленного движения влаги к очагам иссушения местные возрастания H почвы около корней не успевают выравниваться. Однако возрастание градиента водоудерживающих сил почвы около корней не может компенсировать резкого снижения влагопроводности почвы и поэтому при влажности ниже ВРК возможность поступления воды в корни лимитируется скоростью ее передвижения в почве. Поэтому величину ВРК можно считать границей достаточного водоснабжения растения

(Судницин, 1961). Для обеспечения растения водой при влажности ниже ВРК на первый план выступает поверхность соприкосновения корней с почвой. Именно поэтому в засушливых местах всегда наблюдается преимущественный рост корневой системы. Подземные части растений смыкаются, тогда как надземные остаются несомкнутыми. Возникают разреженные древостои, характерные, например, для Средней Азии.

Особым и весьма важным вопросом является выяснение значения сопротивления живых клеток корня движению воды при пассивном поглощении, а также величины разности H и S при разных условиях водоснабжения. Величина сопротивления живой протоплазмы току воды в настоящее время изучена сравнительно слабо.

Гораздо больше данных имеется о величине водоудерживающих сил почвы и корней. Однако и здесь можно с сожалением отметить, что эти две величины изучались чаще всего порознь, а не одновременно. Поэтому судить об изменении величины движущей силы тока воды при пассивном поглощении, как правило, можно только на основании предположений и расчетов. В мировой литературе имеется лишь несколько работ, в которых одновременно изучались динамика натяжения почвенной влаги H и сосущая сила корней S .

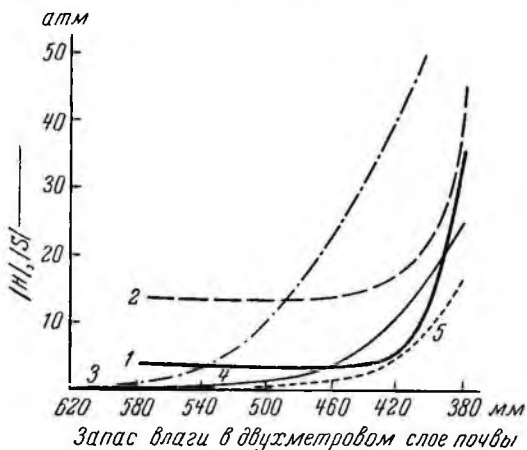


Рис. 26. Натяжение почвенной влаги (H) и сосущая сила (S) листьев в зависимости от запаса влаги в почве (Судницин и Цельникер)

1 — S на восходе солнца, 2 — S в 14 час.; 3 — H в слое 0—10 см; 4 — H среднее для слоя 10—50 см; 5 — H среднее для слоя 50—200 см

В частности, ряд цифр, полученных Суднициным и Цельникер для древесных в условиях степи и полупустыни, заставляет предполагать, что при пассивном поглощении имеет значение величина разности водоудерживающих сил почвы и надземных органов, а не корней, а через корни вода идет как по фитилю. Поглощение воды из соответствующего слоя почвы осуществляется в том случае, если разность (S) листьев — (H) почвы > 0 , т. е. (S) листьев $>$ (H). Если это условие не соблюдается, то данный слой почвы выключается из водоснабжения. На рис. 26 хорошо видно, как по мере высыхания почвы из водоснабжения постепенно исключаются разные слои почвы начиная с верхних. Величину H , при которой влага становится термодинамически недоступной для растений (влажность завядания — ВЗ по Роде), ряд американских авторов приравнивает к 15 атм (Richards, Weaver, 1943; Furr a. Reeve, 1945). Однако возможно, что величина эта может лежать и несколько выше, особенно для деревьев, а также изменяться в зависимости от погодных условий (Роде, 1961).

Рассмотрим вопрос о значении различных горизонтов почвы для водоснабжения растений. В условиях достаточного и избыточного увлажнения, где в фитоценозах нет конкуренции за влагу, этот вопрос не имеет большого значения. Корни могут легко брать влагу из верхних горизонтов почвы, лучше обеспеченных питательными веществами, более рыхлых и лучше аэрируемых.

В засушливых условиях — в зонах лесостепи, степи и полупустыни — конкуренция за влагу приобретает первостепенное значение. Как мы уже указывали, корневая система на глубоких плодородных почвах этих зон

(черноземной, серой лесной и каштановой) довольно резко делится на две части — горизонтальную и вертикальную.

Непосредственное определение количества воды, поглощаемой разными частями корневой системы у растений, в естественных условиях затруднительно, если не невозможно. Поэтому чаще всего о количестве поглощенной воды судят по балансу воды в разных горизонтах почвы или по количеству воды, израсходованной в процессе транспирации при различном распределении влаги по горизонтам почвы, считая, что в подавляющем большинстве случаев эти количества очень близки.

Данные, полученные методом изучения баланса влаги в почве, довольно многочисленны. Они ясно свидетельствуют о том, что в начале вегетационного периода расходование влаги идет преимущественно из верхних горизонтов почвы, гуще пронизанных корнями и лучше прогретых. По мере уменьшения запасов доступной влаги в верхних горизонтах основное водоснабжение все более перемещается в глубь почвы (Shockley, 1955; Афанасьева и др., 1955) и тем самым в водообмен включаются значительно большие массы почвы, чем на почве, лишенной растительности. В Деркульской степи, например, толща почвы под лесом, подвергающаяся ежегодному иссушению до величины ВЗ, равна 3,5—4 м. А поскольку глубина осеннего промачивания почвы, как правило, составляет не более 2—2,5 м, то в этих условиях под лесом возникает так называемый мертвый горизонт (по Высоцкому, 1912), который все время остается сухим. Это явление нехарактерно для целинной степи или посевов сельскохозяйственных культур, где толща почвы, захваченная иссушением, составляет всего 1—1,5 м, что более или менее соответствует глубине промачивания (Зонн, 1959). При физическом испарении с поверхности почвы сильное иссушение затрагивает только самый верхний 5—10-сантиметровый слой почвы (Абрамова, 1953; Абрамова и др., 1956). Роль поверхностных и глубоких корней в водоснабжении в зоне степи вторым методом определяла Цельникер (1956). Автор учитывала интенсивность транспирации и расход воды насаждением после перерубания горизонтальных корней на глубине 40 см или после перерубания вертикальных корней. Деревья после такого воздействия оставались живыми несколько лет, следовательно, их жизнедеятельность не подверглась губительному нарушению.

Как видно из табл. 49, перерубание горизонтальных корней сильнее сказывается на расходе влаги из почвы, и, следовательно, они играют большую роль в водоснабжении, чем вертикальные.

Т а б л и ц а 49

Расход воды из почвы после подрубания корней
(Цельникер, 1956)

Состав насаждения	Контроль, мм	Подрублены горизонтальные корни		Подрублены вертикальные корни	
		мм	%	мм	%
Дуб (чистый)	194	155	80	191	98
Дуб с кленом остролистным	129	81	63	114	88
Ясень пушистый	150	77	52	125	83

Это хорошо подтверждается другим опытом автора, в котором она определяла интенсивность транспирации после того, как во время сильной засухи было произведено искусственное увлажнение верхнего (гумусового) или глубокого горизонтов почвы (Цельникер, 1957). В первом

случае транспирация возросла очень сильно, а во втором она все время оставалась низкой. Таким образом, глубокие корни не могут быстро поглощать воду и основная масса воды, которую потребляет растение, доставляется поверхностными корнями.

Тем не менее глубокие корни играют важную роль в жизнедеятельности растений, так как снабжают их водой в те периоды, когда в гумусовом горизонте нет доступной влаги. Особенно велика роль глубоких корней при близком залегании грунтовых вод. В этом случае даже в очень засушливых местах растения с корнями, достигающими грунтовых вод, не испытывают недостатка во влаге (Иванов, Силина и Цельникер, 1953; Цельникер и Маркова, 1955; Эрперт, 1962).

Расходование воды

Расходование воды листьями при достаточном водоснабжении в основном подчиняется тем же законам, что и физическое испарение: скорость испарения пропорциональна дефициту насыщения атмосферы водяными парами и коэффициенту диффузии. Это ставит испарение также в зависимость от температуры воздуха, так как давление паров воды, насыщающих пространство, и особенно коэффициент диффузии увеличиваются с возрастанием температуры. Кроме того, температура влияет на транспирацию через изменение проницаемости протоплазмы для воды и изменение других процессов жизнедеятельности, связанных с водообменом прямо или косвенно. Как показали Л. А. Иванов, А. А. Силина и др. (1951), у большого набора видов древесных растений интенсивность транспирации настолько тесно коррелирует с температурой воздуха, что это дает возможность вычислять интенсивность транспирации по температуре воздуха, не проводя непосредственных измерений (табл. 50). Значительное

Т а б л и ц а 50

Повышение интенсивности транспирации у деревьев и кустарников при повышении температуры воздуха на 1°

(Иванов, Силина, Жмур, Цельникер, 1951)

Вид	Повышение транспирации, мг/г·час	Коэффициент корреляции между интенсивностью транспирации и температурой воздуха	Вид	Повышение транспирации, мг/г·час	Коэффициент корреляции между интенсивностью транспирации и температурой воздуха
Тополь берлинский . . .	66,5	0,96	Береза бородавчатая	20,6	0,79
Тополь душистый . . .	54,6	0,94	Лещина	19,0	0,87
Ясень обыкновенный . .	37,6	0,85	Бузина красная . . .	18,9	0,67
Осина	35,2	0,98	Жимолость обыкновенная	17,8	0,86
Липа мелколистная . .	33,1	0,94	Клен остролистный . .	14,7	0,77
Рябина обыкновенная . .	24,9	0,94	Вяз гладкий	13,0	0,76
Дуб черешчатый . . .	22,6	0,92	Сосна обыкновенная	10,0	0,96

влияние на транспирацию оказывает также свет. Прямой свет по сравнению с рассеянным повышает интенсивность транспирации на 30—150% (Иванов, Л. А., 1956, а; Гулидова, 1958). Ночью транспирация очень сильно снижена, однако падение ее до нуля наблюдается лишь на очень короткое время (рис. 27). Влияние света на интенсивности транспирации сказывается гораздо сильнее, чем на физическом испарении, вследствие сле-

цифического действия света на проницаемость протоплазмы транспирирующих клеток. Этим же объясняется и различие во влиянии на транспирацию света разной длины волны (Иванов Л. А. и Юрина, 1961).

Максимальная потребность растительного покрова в воде за период времени определяется по формулам, предложенным Ценнманом, Торнвэйтом, а также Ивановым (1948) и др. Главной составляющей в этих формулах является количество солнечной радиации, дающее энергию для превращения жидкой воды в пар. Упрощенный расчет потребности в воде можно сделать исходя из того, что для превращения в пар 1 г воды необходимо 585 кал тепла. Если считать, что листья в сомкнутом лесу поглощают около 60% интегральной радиации (физиологической и инфракрасной), то, пренебрегая долей радиации, пошедшей на фотосинтез, как слишком маленькой величиной, мы можем написать уравнение:

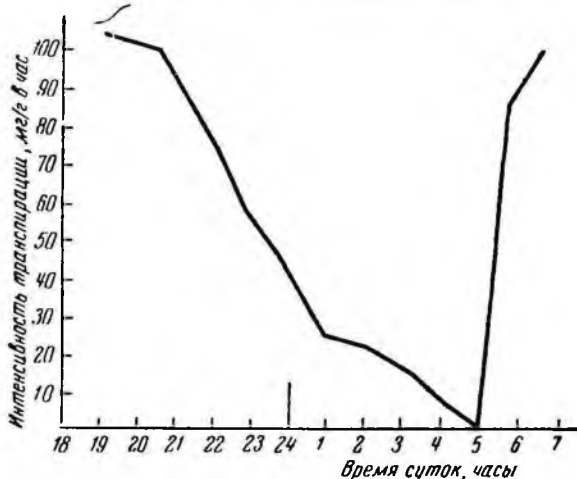


Рис. 27. Интенсивность транспирации вяза мелколистного в ночные часы (по данным Цыгановой и Цельникер)

$$W = 0,6Q/585,$$

где W — количество испаренной воды (в мм); Q — количество солнечной энергии в ккал/см².

В условиях достаточного увлажнения данные, полученные на основании этого расчета, хорошо совпадают с данными, полученными на основании непосредственных определений интенсивности транспирации листовой массы и рабочего времени транспирации (Иванов Л. А. и Силина, 1951).

Последнее ограничивается, во-первых, дневными часами вследствие сильного замедления транспирации ночью и, во-вторых, теплым временем года, ибо зимой потери на транспирацию даже у вечнозеленых растений так сильно сокращаются, что для вычисления расхода влаги насаждениями их можно не принимать во внимание (Иванов Л. А., 1941 б; Гирник, 1955). С ними можно считаться лишь с той точки зрения, что транспирация зимой может вызывать сильное иссушение и гибель побегов, так как поступление воды из почвы в это время снижается в большей степени, чем транспирация.

Эмпирически максимальная потребность в воде определяется по испаряемости, т. е. по количеству воды, испаренной со свободной водной поверхности. В подавляющем большинстве случаев верхним пределом количества потребляемой растениями воды является величина испаряемости.

Превышение расхода воды растительностью над испаряемостью обусловливается возможностью поглощения листьями дополнительного количества тепловой энергии из окружающего воздуха (Алпатов, 1954). Для величины испаряемости этот источник энергии большого значения иметь не может вследствие значительно меньшей поверхности испарения, контактирующей с атмосферой, по сравнению с поверхностью листьев.

Все эти закономерности определяют количество израсходованной растениями влаги только при неограниченном снабжении водой. В против-

ном случае вступает в силу физиологическая регуляция процесса транспирации. Вследствие этого в условиях недостатка влаги повышение температуры и дефицита насыщения, вызывающее усиление физического испарения, приводит к сокращению расхода воды растениями. Ведущим фактором для величины транспирации в этих условиях становится влажность почвы (Кокина, 1926; Цельникер, 1957). Избыток лучистой энергии, поглощенный листьями, идет на нагревание листа выше температуры воздуха. Чем больше сокращена транспирация, тем большая доля энергии идет на нагрев (Клешнин, 1954; Акулова, 1962). Поскольку газообмен наиболее интенсивно идет через устьица, сокращение потери воды достигается прежде всего закрыванием устьиц. Наряду с этим большую роль играет повышение водоудерживающих сил листьев за счет связывания воды.

Всю совокупность факторов, уменьшающих отдачу воды листьями, Л. А. Иванов назвал «транспирационным сопротивлением». Именно благодаря ему при резком сокращении поступления воды из корневой системы листья не только не высыхают, но в ряде случаев могут увеличивать количество воды на единицу площади листа (или на лист) (Цельникер, 1958). Транспирационное сопротивление проявляется не только под влиянием засухи, но и как последствие крайних (высоких и низких) температур. Таким образом, растения обладают способностью за счет транспирационного сопротивления снижать расход на транспирацию до минимума, причем это снижение транспирации еще не приводит к летальному исходу. Установление минимального расхода на транспирацию чрезвычайно важно, так как именно этой величиной определяется возможность существования сомкнутых древостоев в засушливых условиях. Поскольку транспирация в сильной степени зависит от внешних условий, минимальный расход на транспирацию, вероятно, будет различен в разных зонах. Однако недостаток данных пока не позволяет ответить на этот вопрос.

Определение минимальной потребности сомкнутых древостоев во влаге можно провести тремя методами: эмпирическим — определив расход воды различными древостоями, растущими у крайней южной границы лесов в засушливых районах и в особенно засушливые годы; экспериментальным — имитировав для древостоя условия засухи и определив расход на транспирацию; и, наконец, путем расчета на основании данных о минимальной интенсивности транспирации, листовой массе и рабочем времени транспирации (табл. 51).

Т а б л и ц а 51

Минимальная интенсивность транспирации у разных древесных пород. Степная зона, юго-восток Европейской части СССР (Цельникер, 1956)

Вид	Число опытов	Минимальная транспирация ¹	
		мг/г/час	мг/дм ² /час
Дуб черешчатый	59	101	141
Ясень пушистый	39	118	153
Клен остролиственный . .	14	75	60
Берест	15	101	202
Яблоня	32	191	286
Груша	15	114	137
Клеп татарский	31	112	112
Акация желтая	35	198	—
Среднее		125±16	156±27

Эмпирические определения минимального расхода на транспирацию за вегетационный период дали следующие результаты: для дубово-кленовых насаждений под Волгоградом (Серебрякова, 1951) — 110—115 мм, для дубово-ясеневых в Деркуле (Луганская обл.) (Цельникер, 1958) — 110—120 мм.

Эксперимент, имитирующий условия засухи подрубанием горизонтальных корней у деревьев или защитой почвы от летних осадков, дал расход в 100—110 мм (Цельникер, 1956).

Наконец, расчет дает следующее: минимальная интенсивность транспирации при засухе, при которой еще не происходит отмирание листьев, равна около 125 мг/час, масса листьев на 1 га сомкнутого насаждения 7,5 т, число рабочих часов транспирации за вегетационный период (4 месяца) — 120. Произведение этих величин дает расход на транспирацию 113 мм. Таким образом, все три способа вычисления минимальной потребности в воде дают очень близкие результаты.

Весьма характерно, что и максимальный и минимальный расход влаги сомкнутыми насаждениями очень мало зависит от их видового состава. В первом случае, как мы уже говорили, определяющей является величина испаряемости для данного места, во втором — запасы доступной влаги в почве (рис. 28). В зависимости от строения корневой системы и физиологических особенностей породы темпы иссушения почвы могут быть различными, но степень иссушения в конце вегетационного периода будет для разных пород почти одинаковой. Глубина проникновения корневой системы в почву также не играет в этом случае заметной роли, так как количество влаги, доставляемое глубокими корнями, как мы видели, сравнительно невелико.

Из сказанного вытекает, что расход влаги на транспирацию может колебаться у сомкнутого лесного ценоза умеренного климата в районах с разным гидротермическим режимом от 100 мм (для засушливых районов) до величины, близкой к испаряемости для данного места. Если количество влаги, потраченной на транспирацию в жарком засушливом климате, ниже 100 мм, сомкнутые древостой существовать не могут.

В табл. 52 мы даем сводку данных, полученных различными исследователями в разных климатических зонах земного шара, о величинах расхода влаги на транспирацию древостоев.

Из данных таблицы вытекает, что лишь в тропическом дождевом лесу расход воды на транспирацию равен испаряемости или превышает ее. В других же случаях расход на транспирацию меньше испаряемости и составляет $\frac{1}{3}$ или $\frac{1}{2}$ годового количества осадков. По-видимому, причина этого заключается в том, что даже при высоком среднем коэффициенте увлажнения в разгар вегетации могут быть периоды, когда влаги недостаточно; периоды же с высоким коэффициентом увлажнения, как правило, падают на то время, когда растение транспирирует слабо (Иванов Н. Н., 1948).

Очень высок расход на транспирацию при искусственном орошении или в местах с близкими грунтовыми водами. На земном шаре можно выделить по количеству воды, расходуемой на транспирацию, три различные области: влажные тропики, где расход влаги лесом колеблется от 800 до

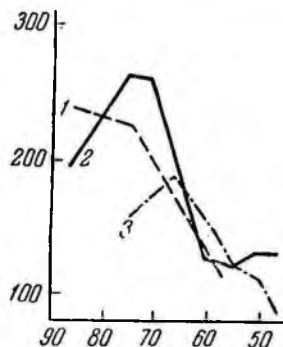


Рис. 28. Интенсивность транспирации дуба черешчатого в зависимости от запаса влаги в почве (Цельникер, 1957): по оси абсцисс — запас влаги в слое почвы 0—50 в % от наименьшей влагоемкости; по оси ординат — интенсивность транспирации в мг/г в час

При температуре почвы:
 1 — 13—15°; 2 — 16—19°;
 3 — 20—24°

Расход на транспирацию растительными сообществами в разных климатических зонах
земного шара за год

Климат	Место исследований	Растительность	Расход на транспирацию, мм	Осадки, мм	Испаряемость, мм	Отношение осадков к испаряемости	Автор
Экваториальный	Индонезия, Ява	Дождевой лес	2300—3000	4200	—	—	Coster (из Kramer a. Kozlowsky, 1960)
Экваториальный	Индонезия, Ява	Горный лес, Деревья Травы	740 } 870 130 }	3600			Coster (из Kramer a. Kozlowsky, 1960)
Тропический, со слабо выраженным периодом засухи	Бразилия	Кофейная плантация	600	1390	1073	1,3	Franco u. Inforzato (из Kramer a. Kozlowsky, 1960)
	Африка	Плантация <i>Acacia molissima</i>	2500	760			
	Африка	Насаждения <i>Pinus insignis</i>	760	760			Franco u. Inforzato (из Kramer a. Kozlowsky, 1960)
	Африка	Насаждения эвкалиптов	1200	760			
Тропический степной	Африка	Кустарники	48	200			Henrici (из Kramer a. Kozlowsky, 1960)
Умеренный	США, Аппалачские горы	Твердодревесный лес	425—500				Hoover (из Kramer a. Kozlowsky, 1960)
	США	Среднее по лесам США	126—382				Китредж, 1951
	Германия	Смешанный лес	290	771			Troll, 1956
	Германия, Тарандт	Березняк	563	670	698	0,96	Polster, 1950
		Букняк	448				
		Лиственничник	555				
		Дугласневый лес	626				
	Австрия, Инсбрук	Елово-буковый лес	250	861	558	1,53	Pisek u. Cartellieri, 1939
		Сосново-лиственничный	300				
		Березово-буковый	360				
Юг Швеции	Ельник	211	545	472	1,16	Stalfelt, 1956	

Таблица 52 (продолжение)

Климат	Место исследований	Растительность	Расход на транспирацию, мм	Осадки, мм	Испаряемость, мм	Отношение осадков к испаряемости	Автор
Умеренный	СССР, Архангельская обл.	Сосняки	260	500			Молчанов, 1952
		Елово-березовый лес	197	500			Молчанов, 1952
	СССР, Ленинградская обл.	Елово-лиственные древостой	374—610	620	406	1,54	Кошечев, 1955
	СССР, Вологодская обл.	Елово-лиственные древостой	193—329	570	457	1,25	Гулидова, 1958
	СССР, Великолукская обл.	Ельники	226	550			Кошечев, 1955
	СССР, Московская обл.	Сосняки	181—371	525			Молчанов, 1952
	СССР, Московская обл.	Дубняк	250	525			Давыдова, 1964
		Березняки	286—350	600			Молчанов, 1952
		Сосняки	260	600			Молчанов, 1952
Умеренный, лесостепная зона	СССР, Винницкая обл.	Ясенево-грабовые древостой	354	615	700	0,88	Рац, 1938
	СССР, Воронежская обл.	Дубово-ясеневые древостой	217	400	626	0,77	Силина, 1955
Умеренный, степная зона	СССР, Луганская обл.	Чистое дубовое насаждение	148	420	772	0,59	Иванов, Силина, Цельникер, 1953
		Дубово-ясеневое насаждение	135				
		Дубово-кленовое насаждение	158				
	СССР, Ростовская обл.	Дубовое насаждение	319	465	916	0,51	Кольцов, 1954
		Дубово-ясеневое насаждение	271				

Таблица 52 (окончание)

Климат	Место исследований	Растительность	Расход на транспирацию, мм	Осадки, мм	Испаряемость, мм	Отношение осадков к испаряемости	Автор
Зона сухих степей и полупустынь	СССР, Волгоградская обл.	Дубово-кленовое насаждение	115	300	887	0,38	Серебрякова, 1951
		Кленовое насаждение	110				
		Сосняки	146	325	986	0,33	Молчанов, 1952
		Смешанное лиственное насаждение на темноцветной почве при близком залегании грунтовых вод	1000	280	1000	0,28	Хлебникова и Маркова, 1955
		Насаждение вяза мелколистного на поливе	1655	280	1000	0,28	Эрперт, 1962

3000 мм в год; леса умеренного климата с достаточным увлажнением — от 200 до 600 мм; и, наконец, леса умеренного климата с недостаточным увлажнением — от 100 до 200 мм. Разница между двумя последними областями незначительна, так как колебания в количестве влаги, израсходованной на транспирацию, в одном и том же месте в разные годы могут быть больше, чем различия между разными областями в пределах умеренного климата.

Как видно из табл. 53, расход влаги на транспирацию в известной степени коррелирует с величиной листовой массы, и, следовательно, изменение расхода влаги на транспирацию по годам возникает в результате изменения как интенсивности транспирации, так и листовой массы.

Возраст насаждений, особенно до их смыкания, сильно сказывается на расходе влаги на транспирацию, причем возрастная динамика расхода влаги насаждениями в разных зонах различна и в основном зависит от динамики листовой массы.

Так, А. Л. Коцеев (1955), изучавший расход влаги на транспирацию в зоне тайги (Лисинский лесхоз Ленинградской области), нашел, что после вырубki расход влаги на транспирацию постепенно увеличивается, пока возобновляющаяся лесосека не достигнет возраста жердняка (20—30 лет), а затем плавно падает (рис. 29).

Наблюдения, проведенные в Деркуле (степная зона), показали, что насаждения в первые годы жизни обладают очень высокой интенсивностью транспирации. Однако вследствие незначительной листовой массы у однолетних сеянцев на питомнике расход на транспирацию невелик. На второй год расход на транспирацию и листовая масса возрастают, а на третий год расход на транспирацию оказывается уже выше, чем расход на транспирацию взрослого насаждения. Возможность такого большого расхода (несмотря на исключительно засушливый год исследования)

Расход влаги лесными насаждениями в зоне степи
(Иванов Л. А., 1956; Цельникер, 1958а)

Показатель	Питомник			60-метровая полоса		
	Возраст насаждения, лет					
	1	2	3	4	5	6
Год исследования . . .	1952	1953	1954	1954	1955	1956
Условия увлажнения данного года	Влажный	Сухой	Очень сухой	Очень сухой	Очень влажный	Влажный
Листовая масса, т/га	0,90	3,98	3,78	2,44	4,03	4,58
Расход на транспирацию, мм	26,7	89,5	275,0	155,9	164,0	141,8

Т а б л и ц а 53 (продолжение)

Показатель	60-метровая полоса		Лесной массив				
	Возраст насаждения, лет						
	13	14	15	16	17	18	19
Год исследования . . .	1950	1951	1952	1953	1954	1955	1956
Условия увлажнения данного года	Средний	Средний	Влажный	Сухой	Очень сухой	Очень влажный	Влажный
Листовая масса, т/га	5,86	7,31	7,68	5,10	6,69	10,70	8,89
Расход на транспирацию, мм	120,1	135,3	177,2	134,7	115,6	276,0	144,1

обеспечивается водными запасами почвы, накопленными в предыдущие годы, когда почва была под паром, и в первые два года посадки насаждения. Постепенная трата запасов из все более глубоких слоев почвы идет по мере углубления корневых систем деревьев.

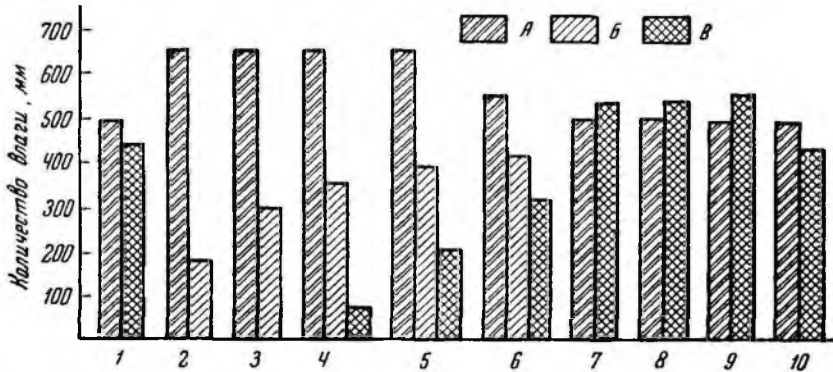


Рис. 29. Баланс влаги под лесными насаждениями различного возраста и на вырубках в зоне тайги (по Козееву, 1955)

А — годовые осадки, достигающие почвы; Б — общий расход влаги; В — расход влаги древостоями; 1 — 100-летний древостой с полнотой 0,8; 2 — лесосека первого года после рубки, в покрове черника; 3 — лесосека со сплошным покровом кукушкиного льна; 4 — лесосека со сплошным сфагновым покровом и редким возобновлением древесных пород; 5 — лесосека с 5—8-летним возобновлением хвойных и лиственных пород; 6 — 12—15-летний хвойно-лиственный молодняк с сомкнуто-стью крон 0,9—1,0; 7 — древостой в возрасте 25—30 лет; 8 — древостой в возрасте 50 лет; 9 — при-спевающий древостой в возрасте 70—80 лет; 10 — древостой в возрасте 85—90 лет

На четвертый — шестой год расход влаги на транспирацию насаждений снижается и затем в последующие годы колеблется около какого-то среднего уровня (153—157 мм). Этот постоянный уровень расхода влаги в возрасте 5—14 лет достигается при возрастающей листовой массе и постепенно снижающейся интенсивности транспирации.

Можно предполагать, что этот постоянный уровень расхода влаги на транспирацию будет сохраняться весьма длительное время, даже и при начале естественного старения и изреживания насаждения, поскольку при выпадении части деревьев из древостоя доступная влага будет потребляться оставшимися деревьями и затем травой.

Такие соотношения наблюдались при искусственном прореживании лесного массива в зоне степи (Деркуль). При сравнительно слабом прореживании вся влага потреблялась деревьями и кустарниками, а при очень сильном — травой. Расход влаги травой составлял половину общего расхода на транспирацию, величина которого, несмотря на сильное прореживание, существенно не изменилась (Цельникер, 1959).

Влияние условий водоснабжения на ростовые процессы и синтез органического вещества

Мы указывали выше, что сокращение расхода на транспирацию при высыхании почвы до известных пределов возможно без существенного нарушения водного режима растения.

Каков же предел иссушения почвы, при котором наступают нарушения нормальной жизнедеятельности растений? Этот вопрос долгое время был предметом оживленной дискуссии (Литвинов, 1932; Furr a. Reeve, 1945, и др.).

Поскольку допустимая предельная влажность почвы прежде всего определяется соотношением скоростей поступления и расходования влаги в растении, поэтому она может различаться в разных условиях; поскольку резкое замедление передвижения воды в почве происходит при величине ВРК, можно ожидать, что именно при влажности, близкой к ВРК, наступит наиболее заметное нарушение водного режима и жизнедеятельности растения. И действительно, исследования показывают, что в диапазоне влажности от НВ до ВРК, благодаря хорошему физиологическому регулированию водного режима со стороны растения, показатели водного режима листьев при снижении влажности почвы остаются почти постоянными. При углублении засухи эта регуляция водоотдачи становится недостаточной и влага тратится из запасов самого растения — в первую очередь листьев, а затем ветвей, корней и ствола. На математическом языке (см. стр. 137) в это время $iPT > W_2$, а ΔwM , имеет отрицательный знак. Однако величина ΔwM невелика. Запасы влаги растения играют большую роль в регуляции суточных колебаний оводненности, но когда они являются единственными источниками водоснабжения, этих запасов, даже при очень сокращенном расходе воды, хватает не более чем на 2—3 суток (Цельникер, 1955б).

Расход на транспирацию водных запасов самого листа приводит к снижению количества воды в листе, возрастанию водного дефицита, сосущей силы (S) и осмотического давления (P) клеточного сока. У разных видов растений увеличение осмотического давления и сосущей силы при возрастании водного дефицита протекает по-разному: у одних небольшой водный дефицит приводит к сильному возрастанию P и S (например дуб), а у других (например, ясень) нарастание этих величин идет медленно и постепенно (Цельникер, 1955а).

Увеличение водоудерживающих сил листа вследствие обезвоживания играет отрицательную роль в процессах жизнедеятельности растения, так как связанная вода обладает сниженным химическим потенциалом и не

может участвовать в химических реакциях. Поэтому увеличение связывания воды приводит к снижению интенсивности фотосинтеза и к изменению направления биохимических процессов от синтеза в гидролизу (Сисакян, 1940).

Гидролиз таких жизненно важных соединений, как белки, необратимо нарушает жизнедеятельность организма (Mothes, 1931). Это особенно касается фотосинтетического аппарата растения, первым подвергающегося иссушению.

По данным Е. В. Юриной (1957) и Ю. Л. Цельникер (1958б), повышение осмотического давления листьев деревьев свыше 20 атм угнетает фотосинтез. По данным Волк (Volk, 1937), остановка фотосинтеза у некоторых растений наступает при осмотическом давлении 35 атм. Быстрое увеличение сосущей силы и осмотического давления листьев, по данным Цельникер (1958б), происходит при влажности почвы ниже ВРК. Тем самым величины влажности почвы, соответствующие ВРК, можно считать нижним пределом допустимого иссушения почвы. При дальнейшем иссушении нарушается нормальная работа фотосинтетического аппарата и в конце концов листья отмирают. Предельный водный дефицит, который листья деревьев переносят не отмирая, составляет всего 10—20% от сырого веса листа или 20—30% от веса воды в листе в состоянии насыщения (Цельникер, 1955а; Pisek, 1960). У трав этот предел обычно выше — до 80% от запаса воды (Höfler, Migsch u. Rottenburg, 1941)¹. Предельный водный дефицит у разных видов растений хорошо коррелирует с темпами нарастания *P* и *S*.

По-видимому, отмирание листьев у разных видов растений наступает при одинаковых величинах *P* и *S*. Однако из этого не следует, что травы более засухоустойчивы, чем деревья, так как устойчивость в обезвоживании отдельных органов — только одна из сторон, обуславливающих засухоустойчивость растения в целом.

Вред от потери ассимиляционного аппарата различен у растений с разным ритмом развития. Наиболее велик он для однолетних трав-мезофитов, у которых нарастание листовой поверхности идет сравнительно медленно и созревание семян происходит лишь во второй половине вегетационного периода. У многолетних растений, как правило, поверхность листьев разворачивается за короткий срок из запасов предшествующих лет. Однако формирование этих запасов в течение вегетационного периода, а также закладка побегов будущего года в почках у разных растений протекают по-разному. Например, ряд деревьев и кустарников, обладающих высокой потенциальной интенсивностью фотосинтеза, при благоприятных условиях быстро накапливают запасы органического вещества в стволе и ветвях и закапчивают формирование побегов будущего года. У них отмирание листьев во время засухи является полезным приспособлением, так как препятствует дальнейшему иссушению растения и почвы и потере вещества на дыхание. У них обычно транспирация при хорошем увлажнении почвы высокая, водный режим листа непостоянен, но устойчивость листьев к обезвоживанию выше, чем средние величины для деревьев и кустарников.

У деревьев, не обладающих способностью к быстрому созданию запасов органического вещества и окончанию эмбрионального роста почек, водный режим листьев более постоянен за счет лучшей регуляции процесса транспирации и использования влаги глубоких горизонтов почвы. Поэтому, несмотря на низкую устойчивость листьев к обезвоживанию в условиях засухи, естественный водный дефицит листа остается ниже летального и листья не отмирают (Stocker, 1929; Цельникер, 1960а).

¹ У светолюбивых растений с ксероморфным строением листа этот предел гораздо выше, чем у теневыносливых с мезоморфными листьями.

Большой интерес представляет соотношение между количеством израсходованной воды и количеством синтезированного органического вещества (транспирационный коэффициент ассимиляции).

По этому вопросу много данных имеется для сельскохозяйственных растений (Максимов, 1952). Для древесных пород данные весьма скудны. Немногочисленные имеющиеся материалы свидетельствуют о том, что для лесных деревьев транспирационные коэффициенты ассимиляции колеблются в узких пределах — от 200 до 250 (Иванов, Гулидова, Цельникер и Юрина, 1963). Польстер (Polster, 1950) дает следующий ряд по транспирационным коэффициентам ассимиляции:

Дуб	344	Ель	231
Береза	317	Дугласия	173
Сосна	300	Бук	169
Лиственница	257		

Теневыносливые растения тратят меньше воды на построение единицы органического вещества, чем светолюбивые.

Хотя предел колебаний транспирационного коэффициента ассимиляции, по данным Польстера, гораздо шире, чем у приведенных выше авторов, средние величины у всех авторов очень близки. При небольшом недостатке влаги транспирация снижается раньше, чем фотосинтез, и поэтому транспирационный коэффициент ассимиляции снижается. Но при резкой засухе, когда нормальная жизнедеятельность растения нарушается, этот коэффициент резко возрастает (например, в зоне степи при сильной засухе — Иванов, Гулидова, Цельникер и Юрина, 1963; в зоне полупустыни — Хлебникова, 1958).

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

По биогеоценологическому значению элементы минерального питания можно схематично разделить на четыре группы:

1) непосредственно участвующие в превращениях энергии (фосфор);
2) входящие в состав основных продуктов жизнедеятельности (фосфор, азот, сера, калий);

3) входящие в состав физиологически активных веществ: хлорофилла (магний), а также действующих в малых количествах — ферментов, гормонов (железо, сера, микроэлементы — марганец, медь, бор, цинк, кобальт и др.);

4) регуляторы внутренней среды организма — заряда протоплазматических структур, гидрофильности биocolлоидов и т. п. (главным образом одно- и двухвалентные катионы — калий, натрий, кальций и др.).

Роль каждого элемента в обмене веществ и энергии зависит от характера его дальнейших превращений после поступления внутрь организма. Например, для фосфора характерно образование лабильных связей с различным запасом химической энергии — около 2 ккал/моль при простой связи и около 8—10 ккал/моль при макроэргической. Валентность фосфора при этом не меняется.

Азот входит в состав аминокислот и белков всегда в восстановленном состоянии, тогда как поглощается из наружной среды как в восстановленном, так и в окисленном состоянии. В последнем случае для восстановления окисленных соединений азота необходима энергия (возможно, и световая).

Элементы третьей группы, как правило, в живых организмах образуют соединения с обратимо меняющейся валентностью, и, возможно, именно это обстоятельство и обуславливает их особую физиологическую роль.

Наконец, элементы четвертой группы в растениях не меняют валентности.

Поглощение минеральных веществ осуществляют сосущие окончания корней, а взаимные превращения веществ протекают во всех живых тканях. Однако в направленности процессов обмена имеется специфичность; например, ряд аминокислот и алкалоидов синтезируется только в корнях, тогда как другие биосинтезы протекают только в листьях или точках роста стебля.

Количество вещества, поглощенного фитоденозами из почвы, можно выразить уравнением

$$N = kP_2T_4,$$

где N — количество поглощенного вещества; k — скорость поглощения; P_2 — поглощающая поверхность корней; T_4 — время.

Поглощающая поверхность для минеральных веществ та же, что и для воды. Суберизованные клетки корней, непроницаемые для воды, непроницаемы также и для минеральных веществ. Скорость поглощения минеральных элементов зависит, с одной стороны, от состояния самих корней, а с другой — от свойств внешней среды (почвы), в частности от содержания питательных веществ в почве в доступной для растений форме. В ряде почв, например, большие количества питательных веществ прочно связываются почвенным поглощающим комплексом и тем самым исключаются из биологического круговорота. К таким элементам прежде всего относятся фосфор и калий (Ратнер, 1950). Доступность питательных веществ зависит от того, в составе каких соединений они находятся в почве. Безусловно доказана легкая доступность для растений растворимых минеральных соединений. Есть данные о том, что низкомолекулярные органические соединения (например, аминокислоты и амиды) также могут поступать в растения (Колосов, 1962). Однако степень доступности для растений различных соединений пока еще не выяснена. Вопрос этот чрезвычайно важен, так как в результате деятельности микробов химический состав почвы очень сильно меняется в течение года и, по-видимому, при этом меняется степень доступности для растений питательных веществ даже при неизменном общем их содержании.

Т а б л и ц а 54

Количество фосфора в листьях дуба без микоризы и с микоризой (Цельникер, 1960)

Вариант	Количество фосфора					
	без микоризы			с микоризой		
	на сухой вес, %	на 1 расте- ние, мг	на 1 г мел- ких кор- ней, мг	на сухой вес, %	на 1 рас- тение, мг	на 1 г мел- ких кор- ней, мг
Контроль	0,073	29,6	313	0,075	26,1	311
Полив	0,070	30,1	440	0,107	62,7	646
Удобрения	0,075	20,0	191	0,091	44,4	217
Удобрения + полив . .	0,105	76,2	978	0,117	106,0	559

Значительное влияние на поглощение веществ корнями может оказывать микориза (табл. 54). Особенно хорошо изучена ее роль в поглощении фосфора (Грубецкова и др., 1955; Тарабрин, 1957; Цельникер, 1960, б). Механизм влияния микоризы на этот процесс может заключаться в том, что гриб сначала поглощает фосфор, а потом отдает его растению,

а также в том, что он активизирует растение выделением гормонов и витаминов (Шемаханова, 1955а).

Долгое время считалось, что между поступлением воды и минеральных веществ существует прямая связь, иначе говоря, что минеральные элементы поступают в корни с почвенным раствором. Сабинин (1925) и его ученики (Трубецкова, 1927, 1935) показали, что механизм поступления воды и растворенных веществ совершенно различен. Тем не менее косвенная связь между этими двумя процессами существует. Она основывается на том, что: 1) поглощающая поверхность для воды и минеральных веществ одна и та же; 2) жизнедеятельность корней зависит от содержания воды в почве; при недостатке влаги активность корней падает; при ее избытке ухудшается аэрация и может наступить отравление избытком CO_2 ; 3) при недостатке влаги увеличивается степень связанности элементов минерального питания почвенным поглощающим комплексом, а при избытке влаги могут образоваться вещества, вредные для растений, например закисные формы железа; 4) минеральные вещества передвигаются в почве в растворенном состоянии и скорость их передвижения увеличивается с увеличением скорости движения влаги в почве.

Как показали исследования Д. А. Сабинина (1940, 1955), Д. А. Сабинина и И. И. Колосова (1935), и И. И. Колосова (1962), первый этап поглощения веществ из наружной среды — это обменная адсорбция, зависящая от величины и знака заряда вещества, которое поступает в растение в ионной форме. Для осуществления этого этапа поглощения корни должны иметь обменный фонд ионов. Одним из основных источников пополнения этого обменного фонда служат ионы углекислоты, выделяемой при дыхании. В этом одна из причин тесной зависимости скорости поглощения минеральных веществ от дыхания. Поскольку заряд протоплазматических структур корня, являющихся акцепторами ионов, сильно зависит от pH среды, этот последний фактор также оказывает значительное влияние на скорость поглощения.

Большинство элементов минерального питания после поступления в растение подвергается дальнейшим превращениям. Скорость и характер этих превращений зависят от наличия акцепторов этого элемента, в частности углеродных цепей (например, органических кислот), а также от окислительно-восстановительных потенциалов ткани в том случае, если для дальнейших превращений необходимо изменение степени восстановленности элемента. Это связывает минеральное питание растений с фотосинтезом и с реакциями дыхательного цикла. Задержка превращений вещества в растении ведет и к задержке его дальнейшего поступления из наружной среды. Это делает понятной зависимость скорости поступления минеральных веществ в растениях от фазы роста, а также сезонную ритмичность поглощения веществ, особенно в умеренном климате.

Так, например, известно, что молодые растущие побеги и листья деревьев отличаются высоким содержанием всех минеральных элементов — азота (до 4—5% к сухому весу), фосфора (до 1%), калия и др. Во время роста в них идет интенсивный синтез белков и нуклеопротеидов.

Поступившие азот и фосфор включаются в состав вновь синтезируемых молекул. Количество поступающих в растение минеральных веществ в это время максимальное. После прекращения роста растяжением и начала дифференцировки тканей в растениях идет быстрый синтез веществ углеводного характера. Скорость поглощения минеральных веществ падает почти до 0, а их содержание в тканях становится низким (азота 1—2%, фосфора 0,2—0,4%) (Kramer a. Kozlowsky, 1960). Таким образом, верхний предел содержания элемента минерального питания в тканях определяется возможностью его переработки. Чем интенсивнее ростовые процессы и биосинтез, тем больше количество поступающих в растение веществ. При задержке биосинтеза происходит накопление и небольшое

повышение содержания этого элемента, а потом он перестает поступать. Нижний предел содержания данного элемента определяется возможностями поступления его из почвы. Если свойства почвы таковы, что поступление данного элемента идет недостаточно интенсивно, после снижения его содержания ниже какой-то пороговой величины наступает прекращение роста и биосинтеза и дальнейшего снижения содержания этого элемента не происходит. В случае старения или отмирания тканей растения большинство элементов минерального питания может подвергаться реутилизации, т. е. перебрасываться в более молодые растущие части и вновь использоваться в различных биосинтезах. К элементам, способным к реутилизации, относятся азот, фосфор, калий, тогда как кальций реутилизации не подвергается.

Существует ряд методов определения потребности растений в элементах минерального питания на местах их произрастания. Прежде всего это анализ на содержание тех или иных элементов в листьях и хвое деревьев (листовой анализ), так как у этих органов потребность в минеральных элементах наибольшая (Lundegårdh, 1951). Метод этот основан на том, что для осуществления нормальной жизнедеятельности листьев содержание элементов минерального питания не может снизиться ниже определенных пределов. Так, Крамер и Козловский приводят данные о содержании азота, фосфора и калия в листьях деревьев, нормальных и страдающих от недостатка этих веществ (табл. 55).

Т а б л и ц а 55

Вариации содержания элементов минерального питания в листьях при недостатке этих элементов и оптимальном уровне
в % сухого вещества (Kramer a. Kozlowsky, 1960)

Растение	Недостаток			Оптимум		
	N	P	K	N	P	K
<i>Pinus silvestris</i>	1,2—1,3	0,08	—	3,0*	—	—
<i>Pinus strobus</i>	0,70—1,33	0,10—0,28	0,82—1,02	3,26	0,67	1,72
<i>Picea abies</i>	0,80—1,00	0,06	0,13—0,21	—	—	—
<i>Betula</i> sp.	1,8—2,2	0,08—0,10	0,29—0,34	—	—	—
<i>Populus tremuloides</i> . . .	2,0	—	—	2,6—2,8	—	—
<i>Acer saccharinum</i>	1,75	—	—	2,8—2,9	—	—
<i>Fraginus americana</i> . . .	2,01	—	—	2,8—2,9	—	—
<i>Tilia americana</i>	2,32	—	—	3,1—3,2	—	—

* Сеянцы. Все остальные данные относятся к взрослым деревьям.

Однако данные о содержании вещества в листьях часто бывает очень трудно расшифровать, так как для этого нужно знать, что же для данного вида растения и данной фазы развития побега является нормой. Для лесных древесных пород таких данных далеко не достаточно. Чтобы облегчить эту задачу, целесообразно одновременно исследовать побеги медленно и быстро растущих деревьев или побеги, различно расположенные в кроне одного и того же дерева и поэтому обладающие разной энергией роста. При этом содержание того элемента, который тормозит рост у медленно растущих побегов, должно быть ниже, чем у быстро растущих, а других элементов выше, так как они не расходуются на ростовые процессы и накапливаются. Например, по данным Гулидовой и Цельникер (1962), у побегов березы I и III классов роста в период интенсивного роста содержание азота было выше у быстро растущих побегов, а фосфора — у медленно растущих (табл. 56).

Т а б л и ц а 56

Содержание общего азота и фосфора в побегах березы, расположенных на концах ветвей (в % к сухому веществу) (Гулидовой и Цельникер, 1962)

Вид анализа	Класс роста	Даты взятия образцов						
		13.V *	18.V	23.V **	9.VI	21.VI	14.VIII	17.IX
Общий азот . . .	I	3,0	3,0	2,7	1,8	2,1	1,8	2,1
	III	2,3	2,4	2,1	1,4	2,1	1,5	1,8
Общий фосфор . .	I	0,54	0,39	0,39	0,30	0,20	0,26	0,21
	III	0,64	0,52	0,46	0,30	0,25	0,22	0,38

* Распускание почек.

** интенсивный рост.

Т а б л и ц а 57

Питательные вещества, входящие в состав древесной массы (вынос)
(из Ремезова, 1956)

Древесной	Запас органического вещества, т/га, сухой вес	Потребление, кг/га									
		Na	Si	Fe	Al	Mn	Ca	Mg	K	P	
Сосна, 100 лет .	222	424	35	10	59	43	352	77	307	55	70
Ель, 100 » . . .	315	477	71	15	95	60	557	65	294	86	191
Дуб, 100 » . . .	366	2924	107	40	39	52	3503	231	944	150	282
Липа, 75 » . . .	222	1052	59	13	105	13	1489	181	647	78	182
Осина, 50 » . . .	251	953	68	8	39	3	966	880	382	115	72
Береза, 60 » . . .	275	914	43	6	104	49	774	149	599	107	106

Т а б л и ц а 58

Потребление питательных веществ лесным растительным сообществом (кг/га в год)
(Ehwald, 1957)

	Потребление питательных веществ														
	I бонитет					II бонитет					III бонитет				
	N	P	Ca	Mg	K	N	P	Ca	Mg	K	N	P	Ca	Mg	K

Сосна

Общее . . .	56,1	4,5	44,6	4,2	16,5	33,2	2,9	19,9	2,7	10,7	16,9	1,6	10,0	1,5	5,6
Хвоя . . .	39,0	3,6	13,8	3,0	14,2	26,0	2,4	9,2	2,0	9,4	13,0	1,2	4,6	1,0	4,7
Корни . . .	2,5	0,2	1,0	0,2	0,5	1,6	0,6	0,1	0,3	0,9	0,9	0,1	0,3	0,1	0,2

Ель

Общее . . .	61,8	5,5	86,6	6,7	21,7	43,6	4,0	63,2	4,7	15,6	—	—	—	—	—
Хвоя . . .	41,2	3,7	32,6	4,5	15,0	33,0	3,0	26,1	3,6	12,0	—	—	—	—	—
Корни . . .	3,5	0,3	3,7	0,3	1,3	1,8	0,2	1,9	0,2	0,7	—	—	—	—	—

Бук

Общее . . .	57,2	4,0	59,0	8,5	47,6	39,0	2,8	39,0	5,6	32,9	—	—	—	—	—
Листья . . .	4,3	2,8	32,9	5,9	38,8	29,5	2,0	23,5	4,2	27,8	—	—	—	—	—
Корни . . .	3,4	0,3	5,3	0,5	1,9	2,2	0,2	3,5	0,3	1,3	—	—	—	—	—

В мировой литературе имеется несколько работ, в которых анализируется общее количество минеральных веществ, ежегодно потребляемое древостоями. Часть этих элементов ежегодно возвращается обратно в почву вместе с опадом листьев и ветвей и с отмирающими корнями. В молодом возрасте возврат невелик, но по мере старения он все возрастает (Ремезов и Быкова, 1952; Ремезов, 1956) (табл. 57). Наряду с этим часть питательных веществ подвергается реутилизации внутри самого растения, и вследствие этого с возрастом потребность в элементах минерального питания падает.

Интересная сводка о потреблении элементов минерального питания в лесу дана Эвальдом (Ehwald, 1957) (табл. 58).

Сравнивая ежегодное потребление питательных веществ полем и лесом, автор приходит к выводу, что для создания сухого вещества лес потребляет (в кг) значительно меньше минеральных веществ, чем полевые культуры:

Лес	Полевые культуры	Отношение поле лес
N . . . 4—7	10—17	2,5
P . . . 0,3—0,6	2—3	5,6
Ca . . . 3—9	3—8	1
K . . . 1—5	8—26	5—8

Причина этого, несомненно, лежит в возможности реутилизации большинства элементов. Исключение составляет кальций, не подвергающийся реутилизации. Весьма характерно, что значительную часть питательных веществ в лесных фитоценозах ежегодно потребляет наземный покров — травы, папоротники и полукустарники (табл. 59).

В своей работе Эвальд приводит также схему круговорота питательных веществ в лесных биогеоценозах, хорошо систематизирующую и

Т а б л и ц а 59

Годовая продукция напочвенного покрова в лесу

Местонахождение	Характер древостой	Преобладающие растения напочвенного покрова	Сухое вещество в год, т/га	Всего состава, кг/га				Автор
				N	P	Ca	K	
Эберсвальд	Сосняк, 70 лет Сомкнутость: 0,6 0,7 0,3	Малина, майник	2,6	25,5	—	5,5	—	Ehwald, 1957
			2,5	36,5	—	10,5	—	
			3,3	23,0	—	5	—	
	4,1	37,5	—	8	—			
	Сосняк, 60 лет Сомкнутость: 0,7	Вейник						
Средняя Швеция	Сосняк, 200—250 лет	Черника и моховой покров	1,1	13,7	2,2	6,6	8,2	
Северная Швеция	Сосняк с елью, 100 лет	Вереск, черника	1,5	17,3	—	—	—	
Норвегия	То же	Папоротники	2,6	—	2,8	12,8	14,1	
		Майник, травы	0,8	—	1,2	7,3	7,4	
СССР, Великие Луки	Сосняк, 83 года Сомкнутость: 0,8		—	27	—	16	33	К. М. Смирнова, 1951а
СССР, Воронежская обл.	Дубняк, 25—212 лет	Волосистая осока, сныть	0,2—0,4	3,5—5,3	0,5	2—6	8—1	В. Н. Мина, 1954а

обобщающую имеющиеся по этому вопросу данные (рис. 30). Подобная схема, но уже с количественными соотношениями, дана Уитменом (Weetman, 1961) для круговорота азота (рис. 31).

Рассмотренные нами материалы показывают, что хотя в лесных биогеоценозах минеральные элементы и подвергаются длительному отчуждению из круговорота, входя в состав древостоев, но баланс этих веществ

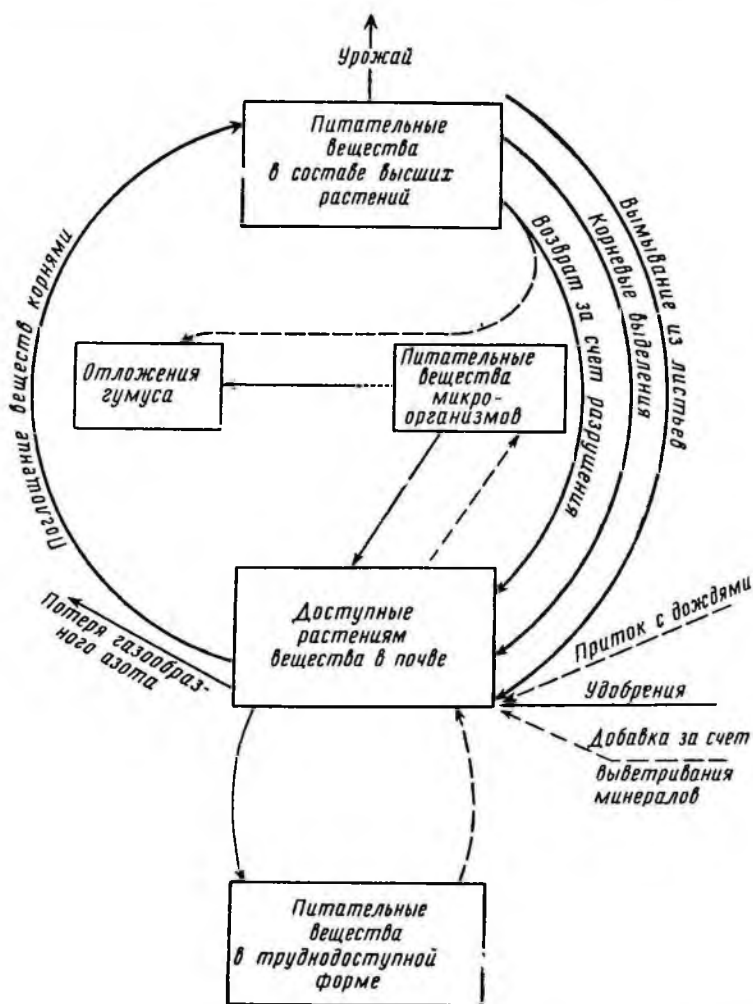


Рис. 30. Схема круговорота питательных веществ в растительном сообществе (Ehwald, 1957)

в лесу значительно более благоприятен, чем в травянистых биогеоценозах, по следующим причинам: 1) ежегодно значительная часть веществ возвращается в почву, причем в слой, наиболее насыщенные корнями (табл. 60); 2) часть веществ в составе древостоев подвергается реутилизации и, следовательно, не вполне исключается из круговорота; при рубке леса выводится часть органического вещества, содержащая меньше всего минеральных элементов, тогда как при сенокосении и уборке полевых культур ежегодно вывозятся части, богатые минеральными элементами.

Это — одна из причин, по которой Вальтер (Walter, 1936, 1951) приходит к выводу, что содержание минеральных веществ в почве, как пра-

вило, не является фактором, ограничивающим продуктивность лесов. Даже в тропических лесах, где все доступные минеральные питательные вещества почв поглощены древостоями, не ощущается недостатка питательных веществ — опад и умирающие деревья очень быстро разлагаются, и минеральная часть их вновь быстро поглощается. Тем самым обеспечивается высокая скорость оборота элементов минерального питания.

Т а б л и ц а 60

Потребление элементов питания в разных типах леса (в кг/га в год) и процент возврата (от потребленного за год) (Ремезов, 1956)

Возраст, лет	Потребление								Возврат							
	N	Ca	K	P	S	Si	Al + Fe	Mg	N	Ca	K	P	S	Si	Al + Fe	Mg
<i>Сосняк-брусничник</i>																
14	37	22	17	4	6	3	6	5	48	64	27	41	50	95	38	54
30	47	44	19	6	6	5	9	8	45	54	32	44	38	76	50	47
45	57	36	20	5	9	6	9	8	55	53	26	38	49	46	27	42
70	25	22	9	3	3	2	3	3	60	80	64	74	58	86	78	80
95	13	13	5	1	2	2	2	2	84	87	68	80	80	92	85	83
<i>Ельник зеленомошно-кисличниковый</i>																
24	16	15	8	3	2	4	3	2	17	16	6	14	7	39	16	20
38	62	52	38	12	9	12	17	10	39	34	20	37	22	43	30	36
60	40	34	19	6	6	10	9	6	62	60	42	43	28	73	52	52
72	33	31	15	4	5	10	7	5	69	62	48	52	36	81	56	63
93	28	25	9	3	5	10	5	3	75	71	60	63	46	89	72	76
<i>Лиственнично-сосновый</i>																
13	59	77	30	6	7	6	4	10	58	66	53	61	50	66	54	62
25	85	111	50	9	13	7	6	15	56	57	51	64	40	58	44	61
40	73	96	42	9	11	6	5	13	63	64	58	71	48	65	51	68
74	87	115	46	11	9	8	6	17	82	82	79	89	70	85	71	84
<i>Осинник оосово-снетевый</i>																
10	68	119	42	12	8	26	7	17	37	43	42	25	26	71	50	55
25	107	163	83	12	13	32	11	15	45	43	58	35	28	64	62	52
30	120	183	90	12	15	33	12	17	43	41	50	34	30	83	50	46
50	85	124	78	9	7	23	7	11	68	79	85	67	72	92	77	78
<i>Березняк разнотравный</i>																
10	199	109	125	24	20	10	6	24	17	25	21	36	25	48	22	12
25	160	129	112	23	19	10	5	14	24	39	25	43	32	55	51	23
37	67	63	45	12	9	7	7	8	63	79	68	84	70	51	53	56
62	42	55	32	11	8	6	4	4	91	94	91	90	93	93	82	83
<i>Дубняк оосово-снетевый</i>																
12	36	72	20	12	8	24	3	17	72	75	67	83	70	80	67	73
25	56	94	26	12	6	24	4	13	36	42	38	63	36	85	45	48
48	40	75	19	12	7	24	3	11	53	56	46	66	63	88	55	62
93	36	67	17	11	6	24	3	10	73	80	83	92	63	98	86	78
130	41	80	19	9	6	18	6	9								

Ряд других авторов (Иванов Н. Н., 1948, Армапд, 1950, Волобуев, 1953, Troll, 1956), рассматривая влияние эдафических факторов на характер растительности, также приходят к выводу, что ведущим среди почвенных факторов является гидротермический режим почвы, прямо или косвенно влияющий на все процессы жизнедеятельности фитоценозов, в том числе и на минеральное питание. Однако внутри каждой почвенно-климатической зоны продуктивность растительности часто опреде-

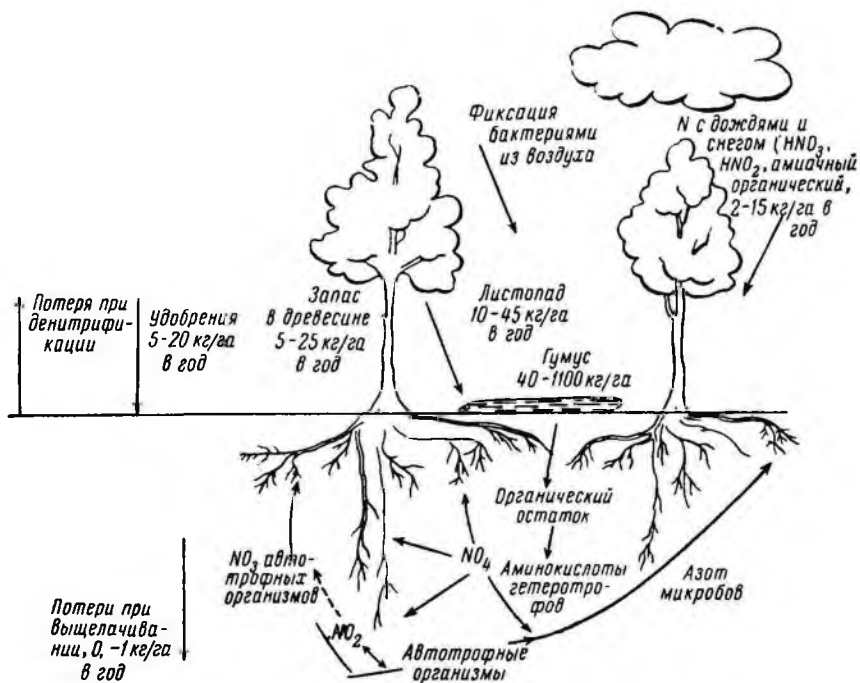


Рис. 31. Схема круговорота азота в лесных фитоценозах (Weetman, 1961)

ляется уровнем минерального питания. Особенно сильно недостаток минеральных элементов сказывается на почвах молодых, эродированных, песчаных или щебенистых, почти лишенных гумуса. Это хорошо видно на примере лесов ГДР, где при помощи минеральных удобрений удается значительно поднять производительность лесов. Наряду с недостатком минеральных веществ, снижение производительности леса может быть обусловлено неблагоприятным рН почвы или большой концентрацией вредных солей.

ВОЗМОЖНОСТЬ СУЩЕСТВОВАНИЯ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ ФИЗИОЛОГИИ

Различные органы дерева — корни, листья, осевые части — специализированы для выполнения различных функций. При этом активную роль в обмене веществ играют главным образом корни и листья, тогда как осевые органы служат для опоры и для проведения веществ и являютсяместилищами запасов.

Наличие массивной опоры — отличительная черта деревьев как жизненной формы (Серебряков, 1954). Эта черта выработалась у них в процессе конкуренции за свет с такими жизненными формами, у которых надземные части ежегодно отмирают. У деревьев же ежегодное нарастание ствола в высоту дает возможность вынести крону значительно выше ассимилирующих органов всех других жизненных форм и занять господствующее положение в фитоценозе.

Осевые части дерева — ствол, ветви и проводящие корни — состоят в основном из веществ углеводного характера и производных углеводного обмена клетчатки и лигнина. Основу этих органов составляют мертвые сосуды древесины с большим количеством механических элементов. Клетчатка и лигнин в дальнейшем круговороте веществ при жизни дерева не участвуют. Лишь после отмирания отдельных частей или целого дерева

они используются специфическими микроорганизмами и грибами. Таким образом, ежегодно часть образованного лесным фитоценозом органического вещества отчуждается из круговорота. С возрастом относительная доля неактивных частей в общей массе древостоя увеличивается (табл. 61).

Т а б л и ц а 61

Соотношение частей в приросте дуба
(Ремезов и Быкова, 1952)

Возраст, лет	Масса, % от общей				Сумма неассимилирующих органов
	листья	ветвей	ствола	корней	
1	13,0	5	8	74	87
2	7,0	9	18	66	93
3	5,0	11	22	62	95
10	2,0	12	43	49	98
20	1,0	12	52	35	99
30	0,5	12	57	30,5	99,5
40	0,4	12	64	23,6	99,6
50	0,3	12	66,7	21	99,7

В этом — коренное отличие лесных фитоценозов от травянистых.

По данным М. С. Шалыта (1950), для травянистых ценозов ассимилирующая масса листьев составляет приблизительно 15—30% от всей массы растения.

У деревьев такие соотношения отмечены лишь в первый год жизни дерева, и это легко объяснимо, поскольку дерево, с его большими размерами, должно для поддержания кроны обладать мощными скелетными надземными и подземными частями. Кроме того, после смыкания древостоя, как мы уже показали выше, достигается предельное насыщение данного пространства листовой поверхностью, выше которого она уже не увеличивается; масса же остальных органов дерева продолжает возрастать. В живых клетках паренхимы ствола откладываются в запас легко растворимые углеводы и другие легко мобилизуемые вещества. Эти запасные вещества в лесах умеренного климата, где рост всех побегов в кроне дерева одного вида начинается одновременно, тратятся на построение ассимилирующего аппарата (в то время, когда фотосинтеза еще нет или он идет крайне слабо). Это дает возможность деревьям быстро развернуть листовую поверхность и, достигнув максимально возможного насыщения пространства листвой, препятствовать этим развитию видов нижних ярусов леса.

Запасные безазотистые вещества, а также соединения азота, фосфора и другие, которые в период роста побегов мобилизуются растением для построения новых частей, содержатся в большом количестве также в коре и камбии.

Большое количество запасных веществ, за счет которых идет рост ассимилирующей поверхности, — отличительная черта всех многолетних растений, не только древесных, но у древесных преобладание неассимилирующих частей над ассимилирующими выражено наиболее резко.

В связи с этим у деревьев значительно увеличивается расход вещества на дыхание. Весьма вероятно, что короткий период роста побегов у деревьев — это приспособление, сокращающее расход на дыхание и делающее баланс органического вещества у дерева более благоприятным. Ведь в период роста, как указывалось выше, расход на дыхание очень сильно увеличивается, и если бы рост продолжался долго, это препятствовало бы

отложению запасов органического вещества для обеспечения прироста следующего года.

В связи с увеличением доли неассимилирующих частей в общей массе древостоя с возрастом, по мере старения, особенно увеличивается и расход на дыхание. Поэтому, как указывает Г. Ф. Хильми (1957), с возрастом увеличивается количество энергии, идущей на поддержание существующей биомассы дерева. А поскольку при этом падает ассимилирующая способность, то в конце концов баланс органического вещества может стать отрицательным.

В этом — одна из причин отмирания кроны, а затем и всего дерева.

Соотношение между количеством вещества в составе листвы и других органов зависит не только от возраста, но и от условий роста дерева. Как указывают Крамер и Козловский (Kramer a. Kozlowsky, 1960), у деревьев, выросших при недостатке света, уменьшается относительный вес корней. Наоборот, при недостаточном водоснабжении, засолении почвы уменьшается доля вещества в составе листвы, тогда как доля вещества в корнях и ветвях увеличивается (табл. 62). Чем теплее и засушливее климат, тем больше расход органического вещества на дыхание.

Т а б л и ц а 62

Баланс органического вещества в пересчете на клетчатку в древостоях различных зон

(Иванов, Гулидова, Цельникер и Юрина, 1963)

Лесорастительная зона	Состав древостоя	Ассимилировано т/га	Израсходовано								
			на дыха-ние			на построение				сумма	
			т/га	%	листьев		стволовой древесины		т/га	%	
					т/га	%	т/га	%			
Средняя тайга	Березняк с елью во II ярусе .	19,0	4,6	24	2,6	14	—	—	—	—	
Хвойно-широколиственные леса	Осинник с примесью дуба . . .	23,8	6,7	28	2,6	11	8,8	37	18,1	76	
Лесостепь	Дубняк с примесью ясеня . .	12,2	4,3	43	2,6	21	3,9	32	11,8	96	
Степь	Дубово-ясеневый древостой . . .	9,5	6,3	66	2,6	27	2,8	30	11,7	123	
Широколиственные леса Дании* Германии**	Ясеневый древостой	9,9	3,1	31	2,7	27	4,1	41	9,9	100	
	Дубняк	24,1	14,5	60	2,9	12	6,5	27	23,6	99	

* По Boysen-Jensen, 1932.

** По Polster, 1950.

Из табл. 62 ясно видно также, что даже для сомкнутых древостоев с близкими величинами листовой массы и, следовательно, поверхности на гектар производительность будет различной не только за счет разной интенсивности фотосинтеза, но и за счет разных соотношений между фотосинтезом и дыханием, а также в результате разного распределения органического вещества по органам дерева. Наиболее высокий процент стволовой древесины от общего прироста органического вещества получается в хвойно-широколиственных и широколиственных лесах. В условиях

сильной засухи баланс может получиться и отрицательным за счет того, что на построение листы, а отчасти и на прирост древесины будут тратиться запасы прошлых лет.

Если отрицательный баланс складывается у дерева в течение нескольких лет, это приведет к истощению и отмиранию дерева и к размыванию полога. Именно этим объясняется недолговечность лесных насаждений в зоне степи.

Из всего сказанного вытекает, что существование сомкнутых лесов возможно в таких условиях, где обеспечивается возможность положительного годового баланса органического вещества и энергии. Для этого прежде всего необходим благоприятный гидротермический режим территории, ибо возможность ассимиляции ограничивается, с одной стороны, сравнительно узкими температурными рамками, причем эти рамки уже, чем температурные рамки дыхания, и, с другой стороны, определенными, также узкими, условиями увлажнения. Анализ физиологических кривых процесса фотосинтеза (зависимость его от освещения и концентрации CO_2), а также данные по истории Земли говорят о том, что расцвет древесной флоры наблюдался в те эпохи, когда климат на Земле был более равномерным, теплым и влажным и когда поток солнечной радиации, проникающий сквозь атмосферу, был меньше, а CO_2 в воздухе было больше.

Анализ распределения современных лесов на земном шаре, проведенный разными авторами (Арманд, 1950; Weck, 1957), свидетельствует о том, что сейчас леса приурочены к влажным и относительно теплым климатическим зонам, где обеспечивается возможность длительного рабочего времени ассимиляции. Так, по данным Ричардса (1961), во влажной экваториальной зоне среди естественной растительности древесные составляют подавляющее большинство. Там же, где длительная ассимиляция невозможна из-за неблагоприятных условий увлажнения (на границе со степями и пустынями при недостатке влаги или на заболоченных участках при ее избытке), годовой баланс органического вещества древостоя уже в сравнительно молодом возрасте становится отрицательным, т. е. на рост тратятся запасы предыдущих лет, не восполняемые текущим фотосинтезом. Долговечность и производительность таких лесов снижаются.

Частичное улучшение водного режима достигается за счет усиленного развития корневой системы. Деревья смыкаются корнями, а не кронами, и лес превращается в разреженные древостои. Однако большие затраты вещества на построение корневой системы также отрицательно сказываются на балансе органического вещества, и, таким образом, это существенно не поправляет дела. В этих условиях древесная растительность сменяется сначала многолетними, а затем однолетними травами (Варминг, 1901).

Ареал леса ограничивается и недостатком тепла. Там, где вегетационный период короток и за лето не успевает накопиться достаточное количество органического вещества (на Крайнем Севере, в горах), лес также сменяется редколесьем, а затем тундрой. Существование леса в этих условиях затрудняется еще и тем, что почвообразовательный процесс в пустынях или тундре идет крайне медленно как из-за того, что в почву поступает мало органических веществ вследствие слабого развития растительности, так и из-за неблагоприятных физических условий (Pisek, 1960). Поэтому такие почвы бедны питательными веществами, особенно азотом. Все это хорошо подтверждается имеющимися данными о производительности лесов в разных климатических зонах земного шара. Так, согласно данным Петерсон (цит. по Gessner, 1960), годовая продукция органического вещества в разных климатических зонах определяется гидротермическим режимом территории. Этот последний был автором

выражен через CvP — индекс, который вычислялся по следующей формуле:

$$CvP = \frac{T_v \cdot P \cdot G \cdot E}{T_a \cdot 12 \cdot 100},$$

где T_v — средняя температура наиболее теплого месяца; T_a — разность температур между наиболее теплым и наиболее холодным месяцем; G — длина вегетационного периода в месяцах; P — годовая сумма осадков; E — индекс эвапорации (вычисляется по количеству падающей световой энергии).

По вычислениям Векк (Weck, 1957), тропические леса с индексом CvP от 5800 до 125 000 образуют в среднем 50—80 т/га клетчатки в год,

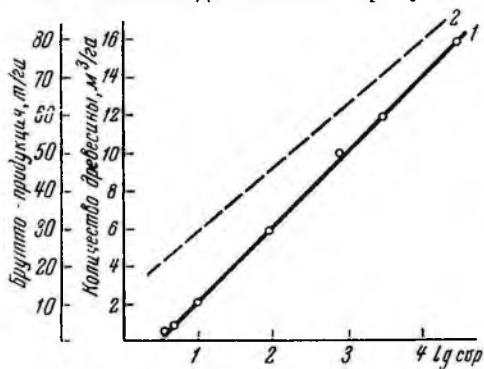


Рис. 32. Годичная производительность и прирост древесины в лесах в зависимости от гидротермического режима территорий (по данным Weck, 1957)

1 — годичный прирост органического вещества; 2 — прирост стволовой древесины

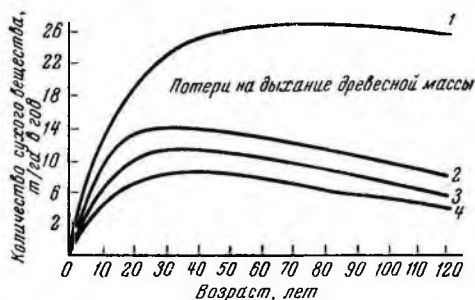


Рис. 33. Возрастная динамика баланса органического вещества в лесу (из Polster, 1950)

1 — наблюдаемая ассимиляция; 2 — потери листьев; 3 — потери ветвей и корней; 4 — прирост надземной массы

т. е. близко к максимально возможному, тогда как в лесах Европы с индексом 67—770 образуется 6—30 т/га органического вещества (рис. 32).

Расчитанные значения хорошо совпадают с эмпирическими.

Для лесов различных климатических зон характерен особый ритм превращений вещества и энергии.

1. В дождевых тропических лесах превращения веществ идут с относительно небольшой скоростью равномерно в течение всего года. Количество веществ, вовлекаемых в круговорот, там наибольшее. Продолжительность жизни и общая масса веществ в составе древостоя очень велики.

При уменьшении влажности климата и продвижении к полюсам постепенно уменьшается продолжительность периода активной жизнедеятельности растений в течение года. Одновременно увеличивается интенсивность процессов превращения веществ и энергии за единицу времени. Ритм превращений веществ становится пульсирующим. Общее количество вещества, вовлекаемого в круговорот, снижается, так же как общая продолжительность жизни и масса веществ в составе древостоя.

3. При крайних для леса условиях существования период активной жизнедеятельности еще более сокращается. Высокая интенсивность процессов обмена возможна лишь очень непродолжительное время и только в молодом возрасте (рис. 33). После этого баланс превращений органического вещества и энергии становится отрицательным. Производительность и продолжительность жизни низкие.

Различия в превращении веществ, связанные с климатом, касаются также отдельных органов деревьев. Так, отложение запасов в древесине

и коре особенно характерно для лесов с периодической ростовой деятельностью, причем в зависимости от филогенеза деревьев и климата запасными веществами служат либо крахмал, либо растворимые углеводы, либо жиры (Гулисашвили, 1962). При превращении крахмала в жиры значительно повышается энергетический уровень вещества. Следовательно, потеря вещества за счет дыхания в этом случае не вызывает больших потерь энергии. В тропическом климате, где даже у листопадных пород рост побегов на дереве идет в разное время в течение всего года, обычно отложения запасов не наблюдаются и рост новых побегов идет за счет текущего фотосинтеза.

Рассмотрим далее химический состав различных органов у деревьев. Поскольку корни являются органом поглощения минеральных веществ, они содержат много азота, фосфора и минеральных элементов. Сосущие корни бедны механическими элементами, а в проводящих корнях их много. Листья содержат мало механических элементов (клетчатки) лишь в молодом возрасте. Относительное содержание соединений углерода (главным образом углеводов) у них больше, чем в корнях, а минеральных элементов и азота меньше. Большое количество растворимых углеводов, а также белков (особенно в молодых листьях) обуславливает возможность их потребления в пищу для травоядных животных.

Наряду с углеводами в листьях (и хвое) могут образовываться и безазотистые вещества неуглеводного характера, например органические кислоты, липоиды, смолы, дубильные вещества и т. п. Эти и другие вещества специализированного обмена могут в больших количествах содержаться в коре ствола (например, каучук, гутта и др.). Часто они имеют более высокий энергетический уровень, чем углеводы. Весьма характерно отложение высококалорийных запасных веществ (жиры) в семенах и плодах, что делает их любимой пищей животных.

Различия в химическом составе создают и различия в калорийности одного грамма сухого вещества деревьев. Так, по данным Овингтона (Ovington, 1961), калорийность различных частей сосны выражалась следующими цифрами (в кал на 1 г):

Хвоя	Ветви
Однолетняя 5 077	Живые 4 892
Двухлетняя 5 093	Мертвые 4 937
Трехлетняя 5 157	Ствол 4 781
Среднее 5 086	Корни толстые (20,5 см) 7 785
	Среднее 4 849
	Корни тонкие (0,5 см) 3 581

Из этих данных видно, что самой высокой калорийностью обладала хвоя, среднее положение по калорийности занимали осевые части и самая низкая калорийность была у тонких корней.

При этом калорийность тонких корней была ниже калорийности углеводов (около 4000 кал), а осевых частей и хвои — выше. Это можно объяснить тем, что в тонких корнях присутствуют в большом количестве неорганические вещества, еще не подвергшиеся биохимическим превращениям.

Подводя итоги данного раздела книги, остановимся на двух моментах: 1) на биогеоэкологической роли отдельных физиологических процессов, которые были нами рассмотрены, и 2) на количестве веществ, вовлекаемых в биологический круговорот на земном шаре.

Все сказанное выше говорит о том, что процессы жизнедеятельности растений тесно связаны между собой. Роль каждого из них с точки зрения аккумуляции энергии мы попытались оценить на прилагаемой ниже схеме. В ней процессы, в результате которых происходит рассеивание и

обесценивание энергии, обведены кружками, тогда как запасы энергии обведены прямоугольниками.

Как видим, только один процесс — фотосинтез — приводит к созданию запасов энергии и вещества. Дыхание, давая энергию для различных биосинтезов, также частично участвует в запасании энергии, но по существу — это трансформированная энергия продуктов фотосинтеза. Другие стороны жизнедеятельности, идущие за счет энергии дыхания, например поддержание структуры живой материи, поглощение минеральных веществ и воды, хотя и необходимы для нормального функционирования всей системы, но ведут также к рассеиванию, т. е. обесцениванию, энергии (рис. 33а).

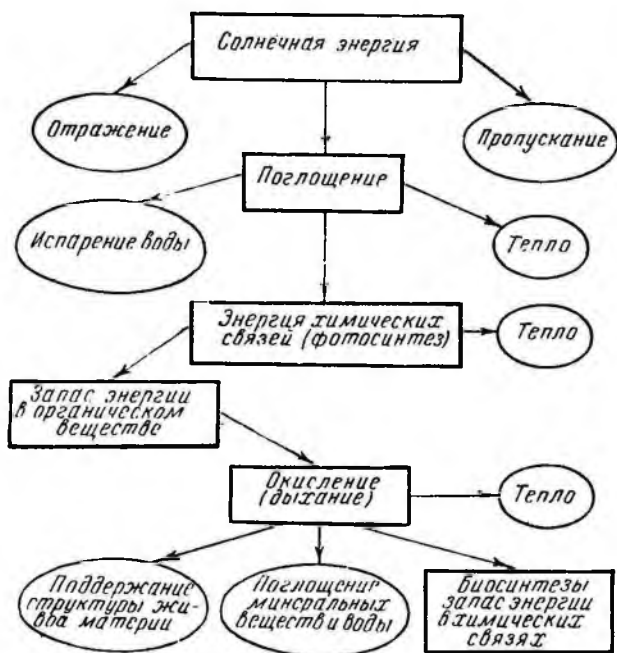


Рис. 33а. Схема использования солнечной энергии растениями

Роль каждого процесса с точки зрения его участия в круговороте веществ мы можем упрощенно схематически рассматривать следующим образом:

фотосинтез — приходная часть баланса органического вещества;

дыхание — расходная часть баланса;

процессы водообмена — очень небольшая часть воды входит в состав живых тканей растений, а большая часть воды участвует в биогеоценологическом круговороте веществ, так сказать, «вынужденно» вследствие физических особенностей среды обитания наземных растений;

поглощение и превращение минеральных веществ — необходимо для регулирования процессов синтеза органического вещества и роста растений.

Верхний предел продукции органического вещества на земном шаре связан: 1) с количеством притекающей солнечной энергии, обуславливающим максимально возможное развитие листовой поверхности фитоценозов на единицу площади, занятой растительностью; 2) с количеством CO_2 в воздухе, от которого в сильной степени зависит интенсивность фотосинтеза. Значительное снижение реальной производительности фитоценозов по сравнению с максимально возможной объясняется влиянием неблагоприятных внешних условий: температуры воздуха, водоснабжения и минерального питания. Под влиянием этих факторов ограничивается время фотосинтеза, снижается интенсивность, уменьшается листовая масса и увеличиваются потери на дыхание за счет увеличения его интенсивности и увеличения количества дышащей массы.

Существование лесных фитоценозов на земном шаре возможно при наиболее благоприятном гидротермическом режиме.

3. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ В ЖИЗНИ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

При совместном произрастании и в процессе использования материальных и энергетических ресурсов местообитания (экотопа) растения вступают друг с другом в сложные и разнообразные по своим механизмам взаимоотношения. Взаимоотношения эти представляют одну из важнейших и характерных форм связей и взаимодействий в лесном биогеоценозе. Более того, они служат неперенным условием существования лесных биогеоценозов как сложных материальных и энергетических систем. Любой биогеоценотический процесс в лесу реализуется при непосредственном участии растений, а следовательно, он тесно связан со сложными и разнообразными взаимодействиями между ними, во многом определяющими направление, характер и интенсивность превращения веществ и энергии. И это понятно, если учесть, что влияние одних растений на другие осуществляется в основном через глубокое и разностороннее преобразование других компонентов лесного биогеоценоза (атмосферы, почвы, микробиоценоза, животного населения) и основывается на изменении большого числа разнообразных факторов и условий, сильно влияющих на процессы метаболизма у растений.

Подробный исторический обзор развития представлений о взаимных отношениях между растениями с позиций фитоценологии не входит в задачу настоящего раздела. Это уже неоднократно делалось в ряде сводок и обзоров (Clements, Weaver, Hanson, 1929; Шенников, 1939, 1948; Сукачев, 1946, 1953, 1955б; Knapp, 1954; Grummer, 1955; Börner, 1958; Rademacher, 1959; Milthorpe, 1961).

В настоящем разделе ставится задача осветить взаимные отношения между растениями как одну из форм связей и взаимодействий в лесных биогеоценозах и выяснить значение этих отношений в процессах обмена и превращения веществ и энергии. Задача эта сложна и трудна, так как биогеоценотический подход к проблеме взаимных отношений между организмами, намеченный работами В. И. Вернадского (1926, 1934), В. Н. Сукачева (1946, 1956а, 1957), Б. Б. Польнова (1948, 1953), Е. М. Лавренко (1945, 1959), Н. В. Тимофеева-Ресовского (1962), не получил еще должного развития.

В опубликованных до настоящего времени работах по проблеме взаимных отношений между растениями освещаются обычно лишь отдельные экологические, фитоценотические и эволюционные стороны вопроса без попыток установить и выяснить биогеоценотическое содержание различных форм взаимодействий между высшими растениями в природных биогеоценозах. С другой стороны, сейчас весьма трудно провести грань между фитоценотическим и биогеоценотическим освещением этой проблемы, так как оба эти аспекта тесно переплетаются и связываются друг с другом. Дело в том, что прежде чем вскрыть биогеоценотическое содержание той или иной формы отношений между растениями, нужно отчетливо представлять, какую роль играет эта форма отношений между ними в формировании видового состава, структуры лесного фитоценоза, в чем заключается механизм влияний одних растений на другие и какие факторы влияют на характер и интенсивность взаимодействий между растениями при данной форме отношений между ними. Только после рассмотрения всех этих вопросов и установления количественных показателей, характеризующих интенсивность и механизм взаимодействий между растениями, можно выяснить и значение рассматриваемой формы в процессах аккумуляции и трансформации веществ и энергии в лесном биогеоценозе.

Однако решение последней задачи всегда осложняется и затрудняется тем обстоятельством, что до сих пор многие формы взаимных отношений между растениями в природных биогеоценозах остаются еще малоизученными и расшифрованными с позиций их значения для жизни самого лесного фитоценоза и внутренних механизмов этих отношений. По этой причине сплошь и рядом приходится ограничиваться самыми общими соображениями при оценке биогеоценотического значения рассматриваемых здесь форм взаимных отношений между растениями. Однако все эти сложности ни в какой мере не компрометируют и не отвергают идею биогеоценотического подхода к проблеме взаимных отношений между растениями, а лишь указывают на необходимость более широкой и глубокой конкретной разработки этой проблемы как в геоботанике, так и в лесной биогеоценологии.

Настоящая глава распадается на две части. В первой части рассматриваются общие принципиальные вопросы проблемы взаимных отношений между растениями в лесной биогеоценологии. Второй раздел содержит систематический обзор главнейших форм отношений между растениями в лесу, с попыткой дать оценку значения их в жизни и динамике лесных биогеоценозов.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ВЫСШИМИ РАСТЕНИЯМИ И БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ЛЕСУ

Любое биогеохимическое проявление жизнедеятельности растения в лесу зависит и определяется не только его наследственно обусловленными особенностями и факторами физической среды экотопа, но и его отношениями с другими растениями, во многом определяющими уровень биогеохимической активности и долю участия данного вида растения в химической работе и синтезе органического вещества в лесном биогеоценозе.

Значение взаимных отношений между растениями для биогеоценологических процессов в лесу прежде всего заключается в том, что эти отношения выступают в роли одного из важнейших факторов, определяющих и регулирующих видовой состав, численность популяций, строение и продуктивность лесных фитоценозов. Через изменение и контроль состава и строения лесных фитоценозов взаимные отношения между растениями накладывают существенный отпечаток на весь ход биогеоценологических процессов, зависящих от видового состава и структуры лесных сообществ.

Не входя в подробное обсуждение этого важного положения лесной биогеоценологии, подчеркнем, однако, что современные успехи в области экспериментального изучения растительных сообществ наглядно демонстрируют ту большую роль, которую играют взаимные отношения между растениями при формировании фитоценозов определенного видового состава и строения (Шенников, 1942; Сукачев, 1946, 1956а; Карпов, 1958, 1962; Ellenberg, 1950, 1953; Knapp, 1954). Оказалось, что упрощенная интерпретация состава и строения фитоценоза как прямого и непосредственного отражения только комплекса физических факторов экотопа совершенно несостоятельна и не подтверждается новейшими экспериментальными данными.

Отношение растения к комплексу факторов физической среды экотопа изменяется и регулируется другими видами высших растений, причем биоценотические отношения между различными видами высших растений сплошь и рядом лежат в основе существующих тесных коррелятивных связей между определенными типами экотопов и типами фитоценозов (Шенников, 1942; Ellenberg, 1950, 1953).

Это положение нашло свое развитие и отражение в разработке учения об экологическом и биоценотическом ареалах высших растений, которое

имеет крайне важное и непосредственное отношение к лесной биогеоценологии.

Основываясь на наблюдениях в природе и прямых экспериментальных данных, А. П. Шенников (1942) и Элленберг (Ellenberg, 1953), пришли к выводу, что роль отдельных видов в сложении фитоценозов, а следовательно, и их значение в образовании органического вещества и накоплении энергии надо рассматривать, проводя четкую грань между отношением видов к комплексу физических факторов экотопа и к комплексу биоценологических факторов фитоценоза. Область распространения вида в природных условиях, обуславливаемая его отношением к первой группе факторов, была названа Шенниковым экологическим ареалом вида. Область распространения того же вида, определяемая его отношениями с другими видами высших растений, получила наименование биоценологического ареала¹. При этом было установлено, что сплошь и рядом экологический и биоценологический оптимумы произрастания высших растений не совпадают. Оказалось, что многие виды высших растений в чистой культуре могут произрастать и, что особенно существенно, давать наибольшую продукцию органического вещества именно в тех экотопах, где численность их в природных биогеоценозах невелика или где они представлены сильно угнетенными экземплярами. Роль в продукции органического вещества и в накоплении энергии некоторых видов высших растений в природных биогеоценозах может быть сведена до минимума в результате ограничивающих их рост и развитие конкурентных влияний со стороны других высших растений, хотя потенциальные возможности для проявления биогеохимической работы этих видов в данном экотопе могут быть крайне велики.

Для иллюстрации этих положений приведем результаты экспериментальных исследований Элленберга (Ellenberg, 1953) с луговыми злаками.

Лисохвост (*Alopecurus pratensis*), французский райграс (*Arrhenatherum elatius*) и костер (*Bromus erectus*) в Западной Европе выступают в роли эдификаторов луговых сообществ в различных местообитаниях: первый злак господствует в травостоях влажных лугов, второй преобладает на почвах с умеренным увлажнением, а третий — на сухих местообитаниях.

Культивируя эти злаки в специальных сооружениях, позволяющих контролировать уровень стояния почвенно-грунтовых вод в пределах от 0 до 150 см, Элленберг установил, что все три вида лучше всего растут и продуцируют наибольшую массу сухого вещества при среднем уровне стояния почвенно-грунтовых вод (рис. 34, А). Однако при смещении этих видов в опыте наблюдалось совершенно иное отношение злаков к высоте стояния почвенных вод, более соответствующее их поведению в природных условиях. В этом случае французский райграс также лучше всего развивается при среднем стоянии почвенно-грунтовых вод, но, обладая более высокой конкурентной способностью, он вытесняет лисохвост на влажные, а костер на сухие местообитания, где они и продуцируют наибольшую фитомассу (рис. 34, В). Этот эксперимент очень хорошо иллюстрирует, что такой важный биогеоценологический показатель, как продуктивность растений, зависит от конкуренции других видов и может меняться в зависимости от состава сообитателей-конкурентов.

А. П. Шенников отмечает, что чем ближе растение находится к экологическому оптимуму своего произрастания, тем лучше и быстрее оно растет, отличаясь большей мощностью развития надземных и подземных частей и более нормальным прохождением цикла сезонного и возрастного развития. Показателями того, что данный вид находится в условиях био-

¹ Т. А. Работнов (1959) считает, что лучше говорить об синэкологическом и аутоэкологическом оптимумах произрастания видов.

ценотического оптимума, служат высокая встречаемость и численности данного вида и интенсивность средообразующих влияний его на экотоп в природных биогеоценозах. Кнапп (Knapp, 1954) и Вальтер (Walter, 1962) по соотношению экологического и биоценотического оптимумов выделяют ряд типов высших растений. Ограничимся здесь характеристикой только тех, которые представляют особенный интерес с точки зрения лесной биогеоценологии (рис. 35).

К первой и наиболее распространенной группе относятся виды растений, у которых экологический и биоценотический оптимумы совпадают

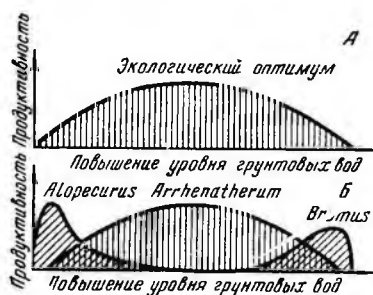


Рис. 34. Продуктивность луговых злаков в зависимости от высоты стояния почвенно-грунтовых вод

А — в чистой культуре все три злака (*Alopecurus*, *Arrhenatherum*, *Bromus*) растут и продуцируют наибольшую массу при среднем стоянии грунтовых вод; Б — в смешанных посевах французский райграс продуцирует наибольшую массу при среднем стоянии уровня, лисохвост — при низком, а коостер — при высоком стоянии почвенно-грунтовых вод (по Walter, 1962)

(рис. 35, в). В таежных лесах такие широколиственные породы, как липа (*Tilia cordata*), клен остролистный (*Acer platanoides*), ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*), участвуют в составе лесных биогеоценозов и дают максимальную продукцию органического вещества только на богатых и хорошо дренированных почвах, свойственных типам леса из группы *composita*. Сходно с этими породами ведут себя здесь многие виды дубравных растений.

Экспериментально, однако, удалось доказать, что многие экотопы в полосе южной тайги (в частности, маломощные подзолы и сильноподзолистые почвы ельников-черничников) находятся еще в пределах экологического ареала широколиственных пород и неморальных видов трав, но отсутствуют на них из-за конкуренции со стороны основного эдификатора тайги — ели (Карпов, 1960а, 1962). Так же ведут себя многие эдификаторы луговых фитоценозов (например, *Festuca pratensis* — Knapp, 1954).

Другую важную группу лесных растений составляют виды, у которых экологический и биоценотический оптимумы не совпадают. Как правило, эти виды обладают очень широким экологическим ареалом и при отсутствии конкуренции со стороны других видов могут произрастать в самых различных местообитаниях, продуцируя, однако, наибольшую массу органических веществ на плодородных почвах с наиболее оптимальным режимом физиологически действующих факторов среды. Но виды эти отличаются низкой конкурентной способностью и с лучших почв вытесняются другими видами. Поэтому в природе эти виды формируют леса

только в малоблагоприятных условиях местопроизрастания за пределами экологического ареала конкурирующих с ними видов. Вследствие этого продуктивность и биогеохимическая работа таких видов в природных биогеоценозах невелики. К числу этих видов относится сосна обыкновенная, формирующая коренные биогеоценозы в таежной зоне только на сухих и бедных песчаных почвах (*Pineta cladinoso*) или на сильно переувлажненных сфагновых торфяниках (*Pineta sphagnosa*). Как видно из рис. 35, сосна обладает двумя биоценотическими оптимумами произрастания, не совпадающими с ее экологическим оптимумом.

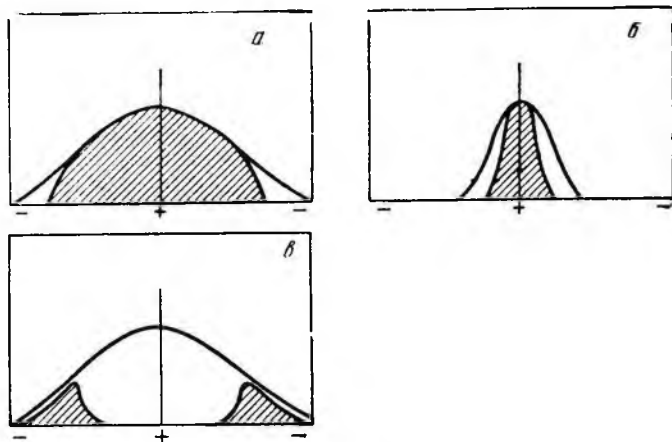


Рис. 35. Основные типы соотношений экологического и биоценотического оптимумов произрастания высших растений. Перпендикулярная линия со знаком плюс означает экотопы с наиболее благоприятным режимом физиологически действующих факторов, знаком минус отмечены крайние условия произрастания растений. Область, ограниченная кривой, обозначает экологический ареал произрастания вида (при отсутствии конкуренции других видов), заштрихованная часть — биоценотический ареал вида (при наличии конкуренции других видов). Чем выше кривая, тем больше продуктивность вида (по Кларр, 1954). Подробные пояснения в тексте

Из луговых трав сходно с сосной ведет себя белоус (*Nardus stricta*), который в чистой культуре дает максимальную фитомассу на плодородных почвах, а в природных условиях формирует только низкопроизводительные травостой на кислых и бедных почвах (Кларр, 1954).

Совершенно очевидно, что оценка биогеоценотического значения любого вида или группы сходных видов растений в лесном биогеоценозе должна включать в себя решение вопроса об их экологическом и биоценотическом оптимумах произрастания как основы для выяснения факторов, ограничивающих продуктивность и биогеохимическую работу составляющих лесной фитоценоз видов. Такой подход содействует и правильному решению практических вопросов повышения продуктивности ценных древесных пород и всего биогеоценоза в целом.

Взаимоотношения между растениями влияют на биогеоценотические процессы в лесу не только косвенно, через изменение состава и структуры лесных фитоценозов, но оказывают и непосредственное влияние на общую продуктивность ценозов, процессы фотосинтеза растений и динамику накопления ими органического вещества. К сожалению, для освещения этого исключительно важного для лесной биогеоценологии вопроса существует сравнительно небольшое число данных, относящихся

главным образом к чистым лесным культурам и посевам многолетних трав (Эйтинген, 1918, 1925; Успенская, 1929; Кондратьев, 1935; Тольский 1938; Сукачев, 1953; Кнарр, 1954; Рубцов, 1960; Milthorpe, 1961).

Суммируя эти данные, можно прийти к выводу, что с увеличением густоты посева общая фитомасса увеличивается до некоторых пределов прямо пропорционально числу растений на единицу площади (рис. 36 и 37). При дальнейшем увеличении густоты посева резко уменьшается подъем кривой накопления фитомассы (точка *Д*), и, наконец, при очень большой густоте в некоторых случаях

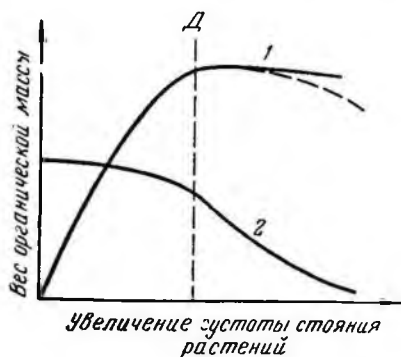


Рис. 36. Обычно наблюдаемые соотношения между густотой стояния растений, общим накоплением органической массы (1) и средним индивидуальным весом одного растения (2) (Ничипорович, 1955)

Д — точка оптимальной густоты стояния растений. Масштабы кривых 1 и 2 различны

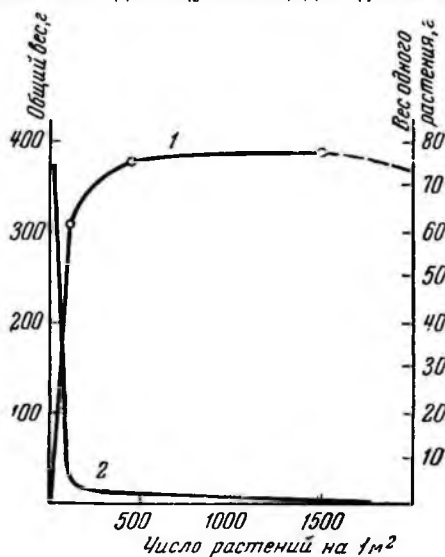


Рис. 37. Влияние густоты травостоя на общую продуктивность и индивидуальный вес растений райграса

1 — зависимость общего урожая надземной массы от густоты стояния растений; 2 — зависимость индивидуального веса от густоты стояния растений (Шенников, Серафимович, 1963)

может наблюдаться снижение накопления органической массы насаждениями или посевами (Кнарр, 1954).

Оказывается, что общий урожай фитомассы, продуцируемой древесными и травостоями при очень большой густоте, практически мало отличается от массы, производимой ими при густоте, соответствующей некоторой оптимальной численности растений на единицу площади. Это объясняется тем, что с увеличением густоты стояния растений и сокращением площади питания одного экземпляра интенсивность соревнования между растениями за свет, влагу и питательные вещества резко возрастает, что влечет за собой, во-первых, уменьшение их индивидуального веса, во-вторых, усиленное отмирание части особей (Сукачев, 1953; Кнарр, 1954; Milthorpe, 1961).

Таким образом, снижая индивидуальный вес и мощность развития растений, чрезвычайно острая конкуренция между растениями в загущенных посевах контролирует и общую продуктивность ценозов. Чрезвычайно важно подчеркнуть, что наибольшая эффективность использования лучистой энергии и высокая продуктивность фотосинтеза у растений наблюдаются при некоторой оптимальной густоте стояния растений, причем в излишне загущенных посевах эти важные показатели энергетической работы растений снижаются (Иванов Л. А., 1946; Ничипорович, 1955).

Наибольшие величины продукции органического вещества фитоценозы дают при такой густоте, когда уже ясно прослеживается взаимное

угнетение растений и снижение у них индивидуального веса и продуктивности. Однако в определенных границах увеличения густоты это снижение индивидуального веса растений компенсируется увеличением их числа, отчего общий урожай фитомассы всего фитоценоза увеличивается.

Из анализа многочисленных данных, характеризующих связь между густотой стояния и продуктивностью ценозов, можно сделать вывод, что существует оптимальная густота, при которой лесные биогеоценозы характеризуются наивысшей общей продуктивностью и наименьшим снижением темпов накопления фитомассы отдельными составляющими их растениями. Установление этой оптимальной густоты представляет одну из важных задач лесной биогеоценологии. При этом следует иметь в виду, что, как показали многие исследования, густота стояния растений (*D*), при которой намечается резкое снижение продуктивности индивидуума, и выход на плато кривой общей продуктивности древостоя зависят не только от биотипа и вида растений, но и от условий их местопроизрастания. Различные виды по-разному реагируют на одну и ту же густоту стояния растений, причем реакция их изменяется в зависимости от климатических и почвенно-грунтовых условий формирования насаждений. Так, у теневыносливых древесных пород оптимальная густота, соответствующая точке *D*, наблюдается при значительно более высокой густоте стояния деревьев, чем у светолюбивых. На бедных или сухих почвах интенсивность конкуренции между растениями сильно возрастает и они требуют здесь большей площади питания, что снижает оптимальную густоту стояния их в посевах. Вместе с тем изменяется отношение растений к густоте стояния и с возрастом.

Все это показывает, что, анализируя одну из таких важных функций лесного биогеоценоза, как продукция им органического вещества, мы должны рассматривать ее и в биоценоотическом аспекте, памятуя, что продуктивность всего лесного фитоценоза никогда не совпадает с потенциально возможной продуктивностью составляющих его особей и что конкуренция между растениями служит одним из важнейших факторов, ограничивающих проявление этих потенциальных возможностей.

Взаимодействие между растениями играет важную роль и в превращениях уже аккумулярованных и накопленных фитоценозом органических веществ и, в частности, в формировании ежегодного опада листьев, хвои, мелких ветвей и стеблей лесных растений и последующего распада и минерализации этих остатков. Как показывают наблюдения, интенсивная конкуренция между растениями и сильное угнетение одних растений другими всегда сопровождаются усилением процессов ежегодного отмирания надземных и подземных органов растений (Кнарр, 1954), а также гибелью большого количества деревьев, трав и кустарничков, что обеспечивает поступление в почву новых значительных масс органических веществ. Эти вещества служат источником питания и энергии для разнообразных гетеротрофных организмов, при участии которых они разрушаются и претерпевают сложный цикл химических превращений. Окончательные продукты распада вновь усваиваются высшими растениями и включаются в очередной цикл круговорота веществ и энергии в лесном биогеоценозе.

О масштабах гибели деревьев в процессе изреживания древостоев с возрастом существуют многочисленные данные, неоднократно обсуждавшиеся в литературе в связи с проблемой перенаселенности и взаимными отношениями в лесных фитоценозах (Морозов, 1926; Сукачев, 1946, 1953). Из опытных таблиц хода роста различных древостоев известно, что из сотен тысяч и даже нескольких миллионов всходов древесных пород, заселяющих гари и сплошные вырубки, к 120-летнему возрасту остается обычно не более 5—10 тыс. деревьев, а к 120 годам число их сокращается до 400—500 экз. на гектар. Совершенно очевидно, что с этим

огромным количеством погибших в ходе конкуренции и развития древостоев древесных растений в почву поступают огромные массы органических веществ.

Менее изучена количественная сторона этого процесса для растений нижних ярусов, хотя можно предполагать, что и в этих ярусах наблюдается колоссальная гибель особей как следствие напряженного соревнования между растениями за факторы жизни. Например, травяные сообщества вырубок, продуктивность которых достигает 3,5—4,5 т/га, в ходе лесовосстановительных смен оказываются под пологом древостоев и практически нацело разрушаются и отмирают, обеспечивая поступление в почву больших количеств органических веществ несколько иного химического состава, чем лесной опад. Весь дальнейший ход сингенетических смен лесных биогеоценозов, движущей силой которых, безусловно, являются отношения между растениями (особенно между лесообразующими породами производных и коренных лесных фитоценозов), сопровождается непрерывной и колоссальной гибелью особей многих видов, вплоть до почти полного исчезновения их из состава лесных фитоценозов. Так, например, в процессе смены березовых древостоев коренными фитоценозами ели весь суммарный запас березовой древесины и аккумулярованной в ней солнечной энергии поступает в почву и включается в новый цикл превращений веществ и энергии, если, конечно, этот запас не будет отчужден и использован для нужд человека. Ориентировочные расчеты показывают, что таким путем в почву могут поступать за весь срок существования березовых древостоев массы порядка 150—200 т/га. Не лишне при этом подчеркнуть, что в ходе сингенетических сукцессий происходит смена лесных биогеоценозов, существенно отличающихся друг от друга по интенсивности и характеру процессов обмена веществом и энергией (например, березовых и еловых биогеоценозов), причем эти сдвиги в типах круговорота веществ определяются опять же взаимными отношениями между растениями. К сожалению, биогеоценологическое значение всех этих явлений, обуславливаемых взаимными отношениями между растениями, до сих пор остается все еще неизученным и нераскрытым. Правда, в последнее время появились некоторые данные, освещающие биогеоценологическую сущность процессов изреживания древостоев, например, в исследованиях, посвященных круговороту азота и зольных элементов в лесных биогеоценозах, приводятся цифры, характеризующие количество органических веществ и содержание в них азота и зольных элементов, поступающих в почву с отмершими деревьями (Смирнова К. М., 1951а, б, 1952; Мина, 1954; Ремезов, Быкова, Смирнова К. М., 1956; Родин, 1961; Паршевников, 1962). Согласно этим данным, возврат азота и зольных элементов с отмершими в процессе борьбы за существование деревьями составляет большую часть общего баланса поступления органического вещества в почву. Не менее важен с биогеоценологической точки зрения и тот факт, что конкуренция между растениями сопровождается изменением химического состава поступающих в почву расщепительных остатков. Во-первых, химический состав органической массы, поступающей в почву с отмершими деревьями, совершенно иной, чем состав опада (Ремезов, Быкова, Смирнова, 1959); во-вторых, конкуренция между растениями накладывает существенный отпечаток на химический состав конкурирующих растений. Так, например, доказано, что растущие в условиях конкуренции с корнями деревьев семена ели и лесные травы в таежных биогеоценозах отличаются низким содержанием общего азота, кальция и других элементов в сравнении с теми же растениями, защищенными от влияния этого фактора (Карнов, 1959а). С другой стороны, имеются отрывочные данные, показывающие, что сильно угнетенные и отстающие в росте деревья отличаются по химическому составу хвои и листьев от господствующих деревьев 1—

III классов Крафта (Aaltonen, 1942; Гулидова, Цельникер, 1962). К сожалению, чрезвычайная скудность этих данных не позволяет сейчас заключение о значении таких изменений биохимического состава растений в процессах обмена веществ в лесном биогеоценозе. Совершенно очевидно, однако, что они не проходят бесследно и играют какую-то роль в жизни лесных биогеоценозов.

Наконец, с происходящей все время в фитоценозе конкуренцией между растениями из-за средств к жизни и с естественным отбором тесно связаны процессы формообразования и эволюции видов растений, сопровождающиеся появлением у них весьма своеобразных, иногда удивительно тонких приспособлений к совместному существованию и наиболее полному использованию энергетических и материальных ресурсов лесного биогеоценоза (например, эпифитизм, лианы, симбиоз). Некоторые ученые сейчас склоняются рассматривать биогеоценоз как систему, в основном контролирующую и регулирующую процессы эволюции видов, причем главным объектом эволюционных преобразований и естественного отбора служит популяция как первичная эволюционирующая система (Тимофеев-Ресовский, 1958; Шмальгаузен И. И., 1958).

Не касаясь сложных генетических и эволюционных аспектов этой проблемы, подчеркнем лишь, что в этом случае сам лесной биогеоценоз выступает в качестве фактора направленных и закономерных эволюционных преобразований, в процессе которых изменяются эколого-физиологические, морфологические и биологические свойства высших растений, а следовательно, их конкурентная способность и биогеохимическая активность. Именно с этими эволюционными преобразованиями связано возникновение и выработка новых ценотипов растений, приспособленных к более полному использованию энергетических и материальных ресурсов не освоенных еще экологических ниш и парцелл лесного биогеоценоза, что, в свою очередь, ведет к усложнению состава и структурной организации лесного биогеоценоза, а следовательно, повышает эффективность его химической работы.

Многогранность и сложность биогеоценологических аспектов проблемы взаимных отношений между растениями, конечно, не исчерпывается сказанным выше. Здесь мы вынуждены ограничиться только некоторыми положениями и фактическими данными, иллюстрирующими значение взаимодействий между высшими растениями в жизни лесных биогеоценозов. Тем не менее ясно, что изучение весьма разнообразных форм взаимодействий между растениями в лесу является одной из важнейших задач лесной биогеоценологии, так как оно содействует более глубокому каузальному анализу всех сложных процессов превращения веществ и энергии, протекающих в лесных биогеоценозах.

ФАКТОРЫ, РЕГУЛИРУЮЩИЕ ИНТЕНСИВНОСТЬ И МЕХАНИЗМ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ

Интенсивность взаимодействий между растениями, их механизм и биогеоценологическое значение изменяются в природных биогеоценозах в очень широких пределах в зависимости от сложной совокупности факторов. К сожалению, это обстоятельство часто упускается из виду, что влечет за собой иногда серьезные расхождения между исследователями в оценке роли различных форм отношений между растениями в жизни лесных биогеоценозов.

В этой связи нелишне вспомнить весьма оживленную дискуссию, возникшую после появления работы К. Фрике (Fricke, 1904), впервые экспериментально доказавшего отрицательное влияние конкуренции корней взрослых деревьев на рост и развитие подроста под пологом леса. Известно, что одни исследователи, повторив опыты Фрике, присоединились к его

мнению и считали, что конкуренция со стороны корней деревьев — главный фактор, тормозящий возобновительные процессы под пологом леса (Toumey a. Kienholz, 1931; Korstian a. Coile, 1938). Другие исследователи по-прежнему выдвигали на первый план конкуренцию за свет как основную причину гибели подроста в сомкнутых лесах (Fabricius, 1927; Olmstead, 1941; Schirley, 1945; Lutz, 1945; Oosting a. Kramer, 1946). Между тем исследования последних лет весьма отчетливо показали, что этот важный для лесоведения вопрос не имеет и не может иметь универсального решения. Оказалось, что механизм и интенсивность отрицательных влияний взрослых деревьев на подрост в лесных биогеоценозах существенно меняются в зависимости от общих физико-географических условий формирования лесных биогеоценозов и конкретных почвенно-грунтовых факторов экотопа, а также от эколого-биологических свойств лесообразующих и составляющих подрост пород, от характера и интенсивности средообразующих влияний взрослых деревьев на фитоклимат и почву (Schirley, 1945; Карпов, 1955а, 1960б).

Это значит, что выяснение механизма различных форм отношений между растениями и сравнительная оценка их значения в жизни лесных биогеоценозов возможны только на основе дифференцированного анализа влияния различных факторов на систему отношений между компонентами лесного фитоценоза. Такой анализ совершенно необходим для разработки эффективных и действенных приемов регулирования взаимных отношений между растениями в лесных биогеоценозах и управления ими. Именно воздействуя на эти факторы, можно осуществлять контроль над ходом соревнования между растениями за пищевые и энергетические ресурсы местобитания, а следовательно, управлять биогеоценозическими процессами.

К числу важнейших факторов, влияющих на интенсивность и механизм взаимодействий между растениями в лесных биогеоценозах, относятся следующие.

1. Эколого-физиологические и биологические свойства видов высших растений, в совокупности составляющие «биологическую вооруженность вида» (Salisbury, 1929). Еще Ч. Дарвин указывал на исключительно важное значение наследственно закрепленных биологических различий между видами и между особями одного и того же вида в исходе соревнования между растениями за пространство и средства к жизни. Со времен Ч. Дарвина в лесоведении и фитоценологии накоплено огромное количество фактов, наблюдений и экспериментальных данных, подтверждающих и конкретизирующих это важное для лесной биогеоценологии положение.

Ценные фактические данные по этому вопросу можно найти в многочисленных работах геоботанического и лесоводственного характера (Морозов, 1912, 1926; Salisbury, 1929; Clements, Wearer a. Hanson, 1929; Toumey a. Kienholz, 1931; Шенников, 1938, 1946, 1950; Сукачев, 1941, 1946, 1953, 1959а; Schirley, 1945; Ellenberg, 1950, 1953; Knapp, 1954; Работнов, 1950, 1959). Исключительный интерес представляют исследования, посвященные выяснению значения мелких индивидуальных биотипических различий внутри вида в конкуренции между растениями и естественном отборе (Морозов, 1912; Сукачев, 1933, 1959б).

Анализируя все эти данные, можно прийти к выводу, что во взаимоотношениях между растениями решающую роль играют следующие эколого-физиологические свойства: 1) способность осуществлять фотосинтез при низкой интенсивности освещения; 2) высокая эффективность поглощения корневыми системами влаги и питательных веществ в условиях их недостатка; 3) устойчивость к неблагоприятным факторам физической среды (например, к низким и высоким температурам воздуха, плохим условиям аэрации почвы, к содержанию в почве вредных солей и т. д.); 4) общий высокий уровень процессов метаболизма.

Из числа биологических свойств главное значение имеют такие особенности растений: 1) их жизненная форма; 2) обилие и периодичность плодоношения; 3) приспособленность к распространению семян; 4) энергия и способы вегетативного размножения; 5) скорость роста и мощность развития надземных и подземных частей; 6) устойчивость против вредителей и грибных заболеваний; 7) долговечность. Диапазон различий видов лесных растений в эколого-физиологических и биологических свойствах исключительно велик, что служит основой для установления между ними весьма разнообразных по интенсивности и механизмам взаимодействий в лесных биогеоценозах. Положение осложняется еще тем, что если одни свойства данного вида дают ему преимущества в соревновании с другими видами, то другие особенности, напротив, ослабляют их позицию в жизненном состязании с конкурентами и обуславливают выпад из состава лесных биогеоценозов.

Многие виды растений могут осуществлять фотосинтез с большим положительным балансом только при высокой интенсивности освещенности, которая, как правило, не наблюдается внутри лесных биогеоценозов. Это свойство, присущее сосне обыкновенной, березам, не только ослабляет позицию этих лесообразующих пород в составе лесного покрова таежной зоны, но определяет и механизм конкурентных влияний на них со стороны теневыносливых пород, например ели, заключающийся в основном в перехвате кронами последней света. Напротив, способность осуществлять фотосинтез при низкой освещенности и низкой температуре приземного слоя воздуха во многом определяет успех соревнования ели с сосной и мелколиственными породами и вытеснение ею последних из состава лесных биогеоценозов. Однако ель оказывается более чувствительной к недостатку питательных веществ в почве и под пологом лиственных древостоев сильно страдает от перехвата корнями лиственных пород влаги и питательных веществ почвы, что сильно задерживает смену лиственных биогеоценозов еловыми (Карпов, 1960б). Как общее правило, при соревновании растений одной жизненной формы и с одинаковой степенью развития надземных и подземных частей виды, более требовательные к фактору, находящемуся в экологическом минимуме, не выдерживают конкуренции со стороны менее требовательных и выпадают из состава лесного фитоценоза или находятся здесь в сильно угнетенном состоянии.

Во многих случаях, однако, решающее значение приобретает скорость роста и мощность развития надземных и подземных частей, энергия семенного и вегетативного возобновления, продолжительность жизни и устойчивость к неблагоприятным воздействиям климатических и эдафических факторов, к вредителям и болезням.

Сплошь и рядом светолюбивые, но быстро размножающиеся и расселяющиеся виды с большой скоростью роста могут длительно удерживать за собой территорию и тормозить внедрение в состав лесного биогеоценоза ценотически более мощных теневыносливых видов. Иногда самые незначительные различия в индивидуальной скорости роста могут иметь решающее значение в окончательном исходе соревнования между растениями за место и средства к жизни. Поразительные в этом отношении данные приводят Солсбери (Salisbury, 1929), Уивер и Клементс (Weaver and Clements, 1938), показавшие, что уже различия между всходами трав в высоте порядка нескольких миллиметров могут быть решающими в исходе соревнования между ними.

Огромное значение имеют скорость роста корневых систем, их строение и эффективность поглощения ими питательных веществ. Такие породы, как ясень и береза, характеризуются более высокими темпами роста и регенерации корневых систем в сравнении с дубом и елью и могут угнетать последние через более быстрое освоение почвенной толщи и

снижение содержания в ней влаги и питательных веществ (Карпов, 1952; Орлов, 1960; Рахтеенко, 1958а, 1961).

Эколого-физиологические и биологические свойства определяют не только механизм межвидовых взаимодействий между растениями, но накладывают существенный отпечаток и на ход соревнования между особями одного и того же вида. Известно, например, что чистые по составу древостой светлюбивых пород характеризуются более быстрым темпом изреживания и дифференциации стволов на классы Крафта, чем древостой теневыносливых видов (Морозов, 1926; Сукачев, 1953). Эколого-физиологические и биологические особенности лесных растений, определяющие преимущества одних видов перед другими при совместном произрастании, во многих конкретных случаях еще не исследованы, что крайне затрудняет анализ взаимоотношений между растениями и выяснение их механизма. Как показали экспериментальные исследования В. Н. Сукачева (1959б), биотипы, слабо отличающиеся друг от друга по морфологическим признакам, иногда обнаруживают значительные различия в конкурентной способности. Следовательно, не всегда по морфологическим признакам можно судить о конкурентной способности данной расы или другой наследственно обусловленной формы.

Из всего сказанного выше вытекает, что интенсивность и механизмы взаимодействий между растениями могут быть изучены в лесном биогеоценозе только при условии сравнительного изучения эколого-физиологических и биологических свойств, входящих в его состав видов (Шенников, 1946; Сукачев, 1953). Следует, однако, учитывать, что свойства эти у одного и того же вида растения могут сильно изменяться в зависимости от конкретных условий формирования лесного биогеоценоза. Проявляясь наиболее полно при оптимальном сочетании физиологически действующих режимов экотопа, эти свойства могут ослабевать или утрачиваться в крайних условиях среды, что, безусловно, отражается на конкурентной способности данного вида растения. Отсюда ясно, что каждая черта в физиологической и биологической характеристике вида всегда должна быть изучена в границах всего его экологического ареала.

Совершенно очевидно, что только выяснив, какие свойства ценных для лесного хозяйства видов древесных растений ослабляют их позицию в конкуренции с сорными породами, можно указать, каким образом следует и защищать их.

2. Средообразующая способность видов во многом определяет способы и формы влияния одних растений на другие при совместном произрастании их в лесном биогеоценозе. Растения оказывают самые разнообразные влияния на среду, причем эти влияния простираются и охватывают все основные компоненты лесного биогеоценоза — атмосферу, почву, микробное население и животный мир. В изменении этих компонентов принимают участие все виды растений, составляющих лесной фитоценоз. Однако как по интенсивности своих преобразующих влияний, так и по качественному выражению этих воздействий отдельные виды далеко не равноценны и существенно отличаются друг от друга. Некоторые из них могут сильно видоизменять физиологически действующие режимы экотопа, в то время как средообразующая способность других видов лесного биогеоценоза крайне мала. К категории первых видов, безусловно, относятся эдификаторы лесного биогеоценоза, которые сильно изменяют фитоклимат и почву и, создавая под своим пологом особую специфическую фитосреду, могут таким образом определять видовой состав сопутствующих им видов с малой средообразующей значимостью (ассектаторов) и их структурную организацию в нижних ярусах лесного фитоценоза.

Количественное выражение и характер средообразующих влияний различных видов в лесном биогеоценозе определяются многими факторами, из числа которых важнейшими являются: 1) жизненная форма растения;

2) численность особей данного вида; 3) масса и особенности строения и размещения надземных и подземных органов; 4) биологические свойства растений, например долговечность и особенности сезонного развития надземных и подземных частей растений, во многом определяющие длительность и равномерность средообразующих влияний; 5) уровень общей метаболической активности вида, определяющей эффективность и быстроту использования им пищевых и энергетических ресурсов местообитания.

В зависимости от этих признаков и в соответствии со своими эколого-биологическими свойствами различные виды растений воздействуют на физические факторы среды по-разному не только в количественном, но и в качественном отношении. Одни виды оказывают влияние на другие, изменяя своими надземными частями факторы фитолимата, причем чаще всего через перехват и изменение качественного состава лучистой энергии. Этот способ влияния одних видов растений на другие освещен в многочисленных исследованиях спектральных свойств надземных частей растений и светового режима в лесных биогеоценозах, доказывающих, что способность видов изменять световой режим во многом определяется специфическими оптическими свойствами их листьев, особенностями строения крон и густотой стояния растений (Иванов Л. А., 1932, 1946; Сахаров, 1948; Seybold, 1932; Schirley, 1945; Kittredge, 1948; Walter, 1951; Gap, 1954; Молчанов, 1954а; Клешнин, 1954; Карпов, 1955б). Другие виды растений сильнее всего воздействуют на экотоп через изменение эдафических факторов. В одних типах лесных биогеоценозов это выражается в сильном иссушении почвы корнями растений эдификаторных синузий, в других — в снижении концентрации в почвенном растворе различных видов питательных веществ или выделении корнями в почву полезных и вредных органических соединений, в накоплении лесной подстилкой различных физических и химических качеств и т. д.

Очень сильно высшие растения могут влиять друг на друга через изменение состава и активности различных групп микроорганизмов в своей ризосфере и через изменение почвенной фауны (Красильников и Гаркина, 1946; Bonner, 1950; Becker, Guillemat, 1951; Winter u. Willeke, 1951; Franz, 1950, 1955; Wittich, 1953; Рунов и Кудрина, 1954; Рунов и Еникова, 1959; Rademacher, 1959; Börner, 1959).

Т. А. Работнов (1962) указывает, что изменение среды растениями может быть текущим (например, поглощение воды и питательных веществ, изменение освещенности и т. д.) и кумулятивным, т. е. нарастающим из года в год и выражающимся в таких изменениях, как накопление подстилки, в постепенном изменении водно-физических и химических свойств почв (накопление гумуса, изменение реакции почвы и т. д.), в общем изменении почвообразовательного процесса и т. д. То, что кумулятивные средообразующие влияния играют определенную роль во взаимоотношениях между растениями в лесных биогеоценозах, показывают многочисленные исследования влияния накопления подстилки на рост и развитие всходов древесных пород и травянистых растений, значения выщелачивания почв для роста и развития древесных пород в степной зоне, изменения водно-физических и химических свойств почв при смене пород (Bautz, 1953; Publitz, 1953; Winter u. Publitz, 1953а; Рунов и Кудрина, 1954; Карпов, 1955а, б; Паршевников, 1957, 1962). Очевидно, познание сложных механизмов взаимных отношений между растениями в лесных биогеоценозах возможно только на основе тщательного и всестороннего изучения различных способов влияния высших растений на среду и установления реакции на эти изменения других компонентов лесного биогеоценоза. Количественное и качественное выражение средообразующих влияний одного вида растения также может варьировать в очень широких пределах в зависимости от факторов физико-географической среды и биоценологических условий.

3. Физические факторы экотопа и общие физико-географические условия произрастания лесного биогеоценоза в сильной степени влияют на интенсивность и механизмы взаимодействий между растениями. Во-первых, факторы этой группы непосредственно составляют и определяют материальные и энергетические ресурсы местообитания, иначе говоря, уровень снабжения растений солнечной энергией, углекислотой воздуха, влагой и питательными веществами почвы и т. д.; во-вторых, они определяют параметры хода важнейших физиологических процессов у растений, в том числе и процессов метаболизма и расходования растениями различных ресурсов местообитания для отправления своих жизненных функций (например, расход влаги почвы на транспирацию).

Совершенно очевидно, что сложные и многообразные процессы углеродного и минерального питания растений в первую очередь зависят от наличия в атмосфере и в почве данного экотопа достаточных количеств веществ, из которых строится тело растений и которые участвуют в обмене веществ. Как общее правило, в природных экотопах мы сталкиваемся с недостатком материальных и энергетических ресурсов местообитания (следствие крайне высокой перенаселенности лесных фитоценозов); это может проявляться в отношении весьма различных факторов питания. В природных биогеоценозах количественные и качественные соотношения между факторами, определяющими энергетические и пищевые ресурсы местообитания, варьируют в очень широких пределах, причем неизбежно оказывается, что какой-либо из них находится в экологическом минимуме. Особенно остро протекает конкуренция между растениями за факторы питания, находящиеся в экологическом минимуме, и поскольку эти факторы различны в разных экотопах, то мы сталкиваемся и с различными механизмами угнетения одних растений другими. Доказательством служит большое число наблюдений и экспериментальных данных, установивших тесную связь между напряженностью соревнования растений в лесном биогеоценозе и количественным выражением различных факторов питания: почвенная влага, различные виды питательных веществ почвы, снабжение углекислотой, светом и т. д. (Toumey a. Kienholz, 1931; Korstian a. Coile, 1938, Kramer a. Decker, 1944; Oosting a. Kramer, 1946; Сукачев, 1946, 1953).

Часто уже на основе простого изучения динамики важнейших факторов питания в природных биогеоценозах можно сделать заключение о том, за какие именно средства к жизни и как интенсивно протекает конкуренция между растениями в данном типе биогеоценоза. Например, Г. Ф. Морозов (1899) по наблюдениям за сезонной влажностью почвы в сосновых лесах Хреновского бора еще до появления работы Фрике (1904) пришел к выводу, что механизм угнетения взрослыми деревьями подроста сосны в лишайниковых борах заключается главным образом в иссушении почвы корнями материнских деревьев.

Следует отметить, что многие физические факторы экотопа оказывают сильное косвенное влияние на усвоение питательных веществ и использование солнечной энергии растениями в лесном биогеоценозе. К числу таких факторов, например, относятся температура воздуха и почвы, водно-физические и некоторые химические свойства почвы (кислотность, содержание гумуса и т. д.). Влияя на ход физиологических процессов в растении, эти факторы контролируют рост и мощность развития его надземных и подземных органов, темпы сезонного развития, изменяют потребность растения в свете, влаге и питательных веществах, что косвенно отражается на взаимодействиях растений в лесных биогеоценозах.

Значение этих факторов можно проиллюстрировать на примере зависимостей между скоростью изреживания древостоев и климатическими и почвенно-грунтовыми условиями их формирования (Морозов, 1926; Су-

качев, 1953). Известно, например, что в определенных рамках ухудшения климатических и почвенно-грунтовых условий произрастания быстрота изреживания древостоев с возрастом заметно снижается. Так, например, по таблицам хода роста сосновых древостоев для Ленинградской обл. число стволов сосны в 100-летнем возрасте в зависимости от плодородия почвы составляет: I класс бонитета 532, II класс 668, III класс 759, IV класс 933 и V класс 1189.

Плохой рост и низкий бонитет еловых древостоев на торфянисто-перегнойных почвах в полосе средней тайги обусловливаются продолжительным высоким стоянием почвенно-грунтовых вод с очень низким содержанием в них кислорода и плохой прогреваемостью этих почв (Орлов, 1962). На таких почвах формируются древостои ели IV—V классов бонитета с числом стволов в возрасте 110 лет, равным 1400—1800 экз. на гектар. В тех же климатических условиях на более дренированных и прогреваемых слабоподзолистых почвах произрастают высокопроизводительные древостои ели I—II классов бонитета с числом стволов 800—950 на гектар в возрасте 100 лет.

Оказывается, избыточная переувлажненность торфянисто-перегнойной почвы водами с низкими концентрациями кислорода в сочетании с другими неблагоприятными свойствами ее тормозит рост деревьев ели, снижает мощность развития у них надземных и подземных частей и, таким образом, уменьшает интенсивность взаимодействий между ними, а следовательно, и быстроту изреживания древостоев.

Сходные закономерности можно проследить при анализе связей между климатическими условиями произрастания древостоев и темпами их изреживания (Морозов, 1926; Ткаченко, 1939; Rubner, 1953; Aaltonen, 1942).

Все это показывает, что взаимодействия между растениями контролируются и управляются весьма сложным, совместно и одновременно действующим комплексом факторов физической среды экотопа, крайне изменчивым во времени и пространстве. Отсюда вытекает необходимость стационарного и экспериментального изучения различных биотических факторов и их сочетаний для выяснения механизма и значения различных форм отношений между растениями в жизни лесных биогеоценозов. Изменяя отдельные факторы физической среды, мы можем регулировать не только продуктивность древостоев, но и отношения между различными компонентами лесного фитоценоза, усиливать или снижать напряженность соревнования между ними за средства к существованию. При этом нельзя забывать, что на изменение одного какого-либо фактора физической среды лесной фитоценоз реагирует очень сложной перестройкой системы отношений между растениями. Если мы, например, агротехническими и лесомелиоративными мероприятиями улучшаем условия почвенного питания лесных растений, повышаем темпы роста и мощность развития деревьев, то одновременно с этим мы можем усилить между ними конкуренцию за свет и таким образом создать предпосылку для вытеснения из состава лесных биогеоценозов ценных медленно растущих пород сорными малоценными, но быстрее отзывающимися на эти мероприятия породами.

4. Структурные особенности лесного фитоценоза (например, густота стояния деревьев, трав, а следовательно, и степень сближенности их надземных и подземных органов, характер размещения растений в ценозе) могут оказывать самое существенное и непосредственное влияние на ход соревнования между растениями и на механизмы взаимодействий между ними в лесном биогеоценозе.

Значение этих факторов во взаимоотношениях между высшими растениями изучалось многими авторами и весьма подробно освещено в ряде работ, посвященных выяснению влияния густоты посева, характера

размещения компонентов лесного фитоценоза на рост и развитие лесных растений, их устойчивость и выживаемость, продуктивность и т. д. (Эйтинген, 1918, 1925; Сочава, 1926; Смирнова Е. А., 1928; Красовская, 1931; Сукачев, 1941, 1959б; Тимофеев, 1947; Карандина, 1953; Рубцов, 1960; Сидельник, 1960). Эти исследования показали, что каждый вид растения для своего нормального развития требует определенной площади питания, причем величина этой площади меняется в зависимости от возраста растения, климатических и почвенно-грунтовых условий его произрастания, состава соревнующихся с ними видов. Излишнее загущение посевов и посадок вызывает увеличение напряженности соревнования между растениями из-за средств к жизни, что проявляется в общем сильном угнетении растений, высокой их смертности в густых посевах, в ослаблении, а иногда потере способности к семенному возобновлению и вегетативному размножению (Шенников, 1939; Сукачев, 1953; Knapp, 1954). Все это считается у соревнующихся видов с изменением многих анатомо-морфологических черт строения и нарушением основных физиологических функций, ритма развития, что так или иначе влияет на конкурентную способность растений (Сукачев, 1953; Карпов, 1956; Карандина, 1962). Так, например, оказалось, что загущение посевов и повышение интенсивности соревнования между растениями у однолетних растений ускоряет темпы развития и прохождения ими фаз, а у многолетних, напротив, задерживает как развитие, так и прохождение фаз (Сукачев, 1941, 1953; Работнов, 1950; Карпов, 1955а, 1960б).

Имеются также многочисленные наблюдения и экспериментальные данные, показывающие, что интенсивность взаимодействий между растениями зависит от характера размещения видов лесного фитоценоза (Высоцкий, 1912; Харитонович, 1951; Пятницкий, 1951; Карпов, 1952; Сидельник, 1953, 1960). Оказалось, что устойчивость многих древесных пород, как и целых искусственных насаждений, зависит не только от биологических свойств пород и лесорастительных условий, но и от их сочетания и размещения в насаждении. Некоторые древесные породы при непосредственном размещении вблизи друг от друга взаимно или односторонне сильно угнетают друг друга (например, ясень и ильмовые сильно подавляют дуб), что вызывает необходимость их разделения рядами других видов деревьев и кустарников. Многие примеры можно привести из области луговедения, где рациональному размещению компонентов в искусственных посевах трав всегда придавалось большое значение (Шенников, 1939, 1941, 1950; Понятовская, 1941).

Как видим, напряженность взаимодействий между растениями, способы и формы влияния одних растений на другие контролируются и регулируются сложной совокупностью факторов, анализ которых совершенно необходим для понимания биогеохимической роли того или иного вида высшего растения в лесном биогеоценозе. Количественное и качественное выражение этих факторов зависит от того, каковы природа и эколого-биологические особенности данного растения и конкурирующих с ним видов, как различные факторы физической среды сочетаются между собой и как они влияют на основные физиологические процессы и на состояние растения и соревнующихся с ним видов.

КРАТКИЙ ОБЗОР ГЛАВНЕЙШИХ ФОРМ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ

Попытка классифицировать взаимные отношения между высшими растениями предпринималась многими исследователями (Clements, Weaver а. Hanson, 1939; Сукачев, 1946, 1953, 1956б; Шенников, 1950; Braun-Blanquet, 1951; Knapp, 1954; Grümmer, 1955; Соколов, 1956; Корчагин,

1956; Лавренко, 1959; Rademacher, 1959). Наиболее удачна, пожалуй, классификация В. Н. Сукачева (1956б). В этой классификации взаимные отношения между растениями разделяются по способам влияния растений друг на друга, причем за основу выделения таких категорий, как трансбиотические и трансбиотические взаимодействия между растениями, приняты основные компоненты лесного биогеоценоза, через изменение которых и осуществляется преимущественно влияние одного растения на другое. На современном уровне наших знаний о взаимодействиях между высшими растениями в лесных биогеоценозах такой подход лучше всего отвечает главной задаче лесной биогеоценологии — вскрыть основные формы связей и взаимодействий между основными компонентами лесного биогеоценоза и выяснить механизм этих взаимодействий. В этом случае взаимоотношения между растениями рассматриваются в тесной связи с другими весьма разнообразными формами взаимодействий между компонентами лесного биогеоценоза и процессами, протекающими в них.

Прежде чем остановиться на характеристике различных форм отношений между растениями, необходимо коснуться некоторых наиболее общих и универсальных форм взаимодействий между ними, не получивших отражения в упомянутой схеме.

Взаимодействия между растениями могут быть благоприятными или неблагоприятными для произрастающих совместно в лесном биогеоценозе видов и особей. Неблагоприятные влияния растений друг на друга могут проявляться во взаимном или одностороннем угнетении одних видов (особей) другими видами (особями). Механизм неблагоприятных влияний одних растений на другие в лесном биогеоценозе весьма сложен и включает в себя очень различные способы подавления и угнетения, которые подробно будут рассмотрены ниже. Отметим лишь, что значительная часть этих неблагоприятных влияний выражается в конкуренции между растениями из-за средств к жизни и основывается на совместном использовании ими пищевых и энергетических ресурсов местообитания. Благоприятные влияния («взаимопомощь») также могут иметь характер одностороннего или взаимного улучшения и стимуляции роста растений при совместном их произрастании. Чаще всего благоприятные влияния между растениями устанавливаются на основе таких средообразующих влияний растений, как смягчение ими крайне резких колебаний температуры, уменьшение инсоляции, снижение скорости ветра и повышение влажности воздуха при совместном произрастании, т. е. на изменении факторов, влияющих на общее физиологическое состояние и жизнеспособность растений. Но иногда различные формы благоприятствования между растениями возникают на основе совместного использования пищевых и энергетических ресурсов местообитания, приобретая в этом случае чаще всего характер одностороннего благоприятствования (дерево-хозяин — растение-паразит; дерево — эпифит и т. д.).

По В. Н. Сукачеву (1946), взаимопомощь среди растений лесного фитоценоза (как внутривидовая, так и межвидовая) являлась, с одной стороны, простым следствием их тесного произрастания при перенаселении, с другой — выработалась путем естественного отбора в процессе конкуренции с другими видами.

К сходному заключению приходят и другие ученые, связывающие возникновение таких форм отношений между растениями, как паразитизм, симбиоз, эпифитизм, с ожесточенной конкуренцией между растениями за место и средства к жизни (Schimper, 1935; Schmucker, 1959a, b).

Неблагоприятные и благоприятные влияния одних растений на другие могут устанавливаться между особями, принадлежащими к одному виду или к разным видам. В первом случае мы имеем дело с внутривидовыми, во втором случае — с межвидовыми отношениями между растениями. Эти

две крупные категории взаимодействий между растениями имеют между собой много общего в фитоценоотическом и биогеоценоотическом отношениях, но в то же время обладают своими специфическими особенностями. То, что все виды высших растений в лесных биогеоценозах связаны между собой определенной, различной по прочности и своим механизмам системой межвидовых отношений, сейчас не нуждается в особых доказательствах. Но надо подчеркнуть, что с биогеоценоотической точки зрения важнее всего изучить и понять механизм взаимодействий между видами растений, имеющими наибольшее фитоценоотическое значение и сильно влияющими на среду и жизнь биогеоценоза в целом. К числу таких отношений в первую очередь относятся взаимодействия между древесными породами, слагающими древостой, между господствующими породами древостоя и основными доминантами подлеска, травяно-кустарничкового и мохового ярусов лесных сообществ.

Биогеоценоотическое значение межвидовых отношений заключается главным образом в том, что они обуславливают объединение в лесном фитоценозе экологически и биологически разнородных видов растений, формирующих различные структурные части ценоза и использующих энергию и вещества различных слоев атмосферы и почвы. Оказывается, что не только отдельные виды растений, но и целые структурные объединения их в виде ярусов, синузий или парцелл находятся в лесном биогеоценозе в очень сложных зависимостях друг от друга. Это доказывают многие наблюдения и экспериментальные данные, свидетельствующие, что нарушение сомкнутости и густоты стояния деревьев в верхних ярусах или выключение влияния их корневых систем сопровождается изменением видового состава и густоты подлеска, травяно-кустарничкового и мохового ярусов. При устранении конкурирующих влияний деревьев начинают разрастаться кустарники подлеска, кустарнички и травы нижних ярусов, которые, в свою очередь, начинают угнетать и разрушать моховой покров, тормозить прорастание семян, рост и развитие всходов древесных пород (Томей, 1929; Томей и Кентгольц, 1934; Снигирева, 1936; Ширли, 1945; Сукачев, 1946; Карпов, 1958, 1960). В свою очередь, в лесных биогеоценозах не менее важное влияние могут оказывать нижние ярусы на состав и строение древостоя. Известно, что устранение влияния подлеска или синузий травяно-кустарничкового и мохового ярусов, как правило, усиливает возобновление древесных пород, улучшает рост подроста, видимо, и взрослых деревьев (Ткаченко, 1939; Сукачев, 1946).

В очень сильной степени влияние нижних ярусов на древостой выражено в искусственных насаждениях степной зоны, где ярусы подлеска и сорных трав потребляют и расходуют значительную часть почвенной влаги и таким образом могут тормозить и ограничивать как рост, так и возобновление древесных пород (Высоцкий, 1915; Раскатов, 1940; Альбицкая и Бельгард, 1950; Афанасьева, Карандина и др., 1952; Иванов, Силина, Цельникер, 1952, 1953; Оловянная, 1953, 1962; Карпов, 1955; Альбицкая, 1960). В практической деятельности лесовода чаще всего приходится иметь дело с регуляцией и управлением взаимоотношениями между целыми структурными частями лесного фитоценоза. Понятно, что только выяснение, в чем заключается механизм этих взаимодействий, может указать, каким образом следует регулировать эти взаимоотношения в целях интенсификации возобновительных процессов и улучшения состава и продуктивности древостоев.

Касаясь внутривидовых взаимоотношений между растениями, следует отметить, что вся совокупность особей одного вида растения, произрастающих в лесном фитоценозе, объединяется понятием видовой популяции, которая рассматривается как важный элемент структурной организации ценозов (Работнов, 1950; Лавренко, 1959). Все особи одной видовой популяции в лесном фитоценозе не только взаимодействуют с индивидуумами

других популяций, но находятся в сложных и многообразных отношениях друг с другом. Эти внутривидовые отношения чаще всего сводятся к конкуренции между особями одного и того же вида за место и средства к жизни, но могут включать в себя и элементы взаимного благоприятствования. Прекрасным доказательством ожесточенной конкуренции между особями одного и того же вида может служить неоднократно описанное и хорошо изученное лесоводами явление изреживания с увеличением возраста чистых по составу древостоев и дифференциации в них деревьев на классы Крафта (Эйтинген, 1918; Морозов, 1926; Cajander, 1925; Ткаченко, 1939; Сукачев, 1946, 1953; Рубцов, 1960). В не менее яркой форме конкурентные отношения между особями одного и того же вида в лесу проявляются в сильном угнетении взрослыми материнскими деревьями подроста. Эта форма внутривидовых конкурентных отношений между растениями в лесу давно и очень обстоятельно изучалась многими лесоводами и геоботаниками и притом экспериментальными методами. Оказалось, что взрослые деревья могут угнетать и вызывать гибель подроста одного с ними вида весьма разнообразными способами, из числа которых важнейшее значение имеет перехват кронами взрослых деревьев лучистой энергии, а корнями взрослых деревьев — почвенной влаги и различных элементов минерального питания (Морозов, 1899, 1926; Fricke, 1904; Aaltonen, 1926, 1942, 1948; Fabricius, 1927, 1929; Schirley, 1945; Oosting a. Kramer, 1945; Romell a. Malmström, 1945; Сукачев, 1946, 1953; Карпов, 1955а, 1959б, 1960а; Карандина и Эрперт, 1961).

Как справедливо отмечают Г. Ф. Морозов (1926) и В. Н. Сукачев (1946), угнетение деревьев подроста в процессе конкуренции практически неотделимо от благоприятных влияний материнских деревьев на ювенильные формы древесных растений в лесу. Как уже указывалось, примером таких благоприятных влияний могут служить хорошо известные явления защиты взрослыми деревьями подроста от сильной инсоляции, от заморозков, вредных иссушающих влияний ветра и т. д. (Морозов, 1926; Ткаченко, 1939). Насколько эти благоприятные влияния иногда бывают тесно связаны с конкуренцией между растениями, можно судить по тому факту, что в основе большей устойчивости подроста ели к заморозкам под пологом леса лежит не только утепляющее влияние деревьев на приземные слои воздуха, но и то, что конкуренция корней деревьев задерживает темпы сезонного развития подроста и позволяет ему избегать повреждений поздними заморозками (Карпов, 1960б).

Таким образом, в лесных биогеоценозах в очень яркой форме выражены как межвидовые, так и внутривидовые взаимоотношения между растениями, весьма разнообразные по своему характеру и механизмам, охватывающие и связывающие все особи и виды высших растений в единое целое — лесной фитоценоз. Эти две формы взаимодействий в своем формирующем и организующем влиянии на фитоценоз выступают в тесной связи и являются необходимым условием для существования лесных ценозов, а также для прогрессивной эволюции составляющих их растений. Более детально эволюционное значение и роль межвидовых и внутривидовых отношений в жизни лесных фитоценозов рассматриваются в ряде работ В. Н. Сукачева (1946, 1953), И. И. Шмальгаузена (1946, 1958) и Н. В. Тимофеева-Ресовского (1958). В частности, Сукачев отмечает, что как межвидовые, так и внутривидовые взаимоотношения между растениями наряду с борьбой за существование при особо неблагоприятной физической среде служат необходимым условием для дальнейшего развития и совершенствования видов, для их прогрессивной эволюции. Однако если межвидовая конкуренция может сопровождаться гибелью всех особей соревнующихся видов, то при внутривидовой конкуренции этого не наблюдается, в чем и заключается принципиальное отличие между этими двумя главными формами отношений между растениями в лесных биогеоценозах.

Оказывается, положение Ч. Дарвина о том, что во всех случаях внутривидовая конкуренция между растениями протекает более ожесточенно, чем межвидовая, не всегда верно. Однако это обстоятельство отнюдь не уменьшает огромного значения внутривидовых конкурентных отношений между растениями, которые выступают в роли одного из важнейших факторов, определяющих численность особей, их жизненное состояние и биохимическую работу.

В свою очередь, межвидовые и внутривидовые взаимоотношения по способам и механизмам влияний одних растений на другие могут быть разделены на следующие три основные группы:

- 1) прямые или контактные влияния одних растений на другие;
- 2) косвенные трансбиотические взаимодействия между растениями;
- 3) косвенные трансбиотические влияния одних растений на другие.

Как те, так и другие взаимодействия между растениями могут быть отрицательными или иметь характер взаимного или одностороннего благоприятствования. Следует подчеркнуть, что в природных биогеоценозах, как правило, очень трудно провести четкую грань между указанными выше основными группами взаимодействий между растениями, так как все они основываются на изменении очень сложных взаимно обусловленных и тесно связанных между собой комплексов факторов и процессов, протекающих в лесном биогеоценозе.

Прямые или контактные взаимодействия

Сюда относятся различные по сложности, прочности и своим механизмам взаимодействия между растениями, непременным условием которых является непосредственный контакт одних растений с другими.

Исходя из прочности и механизма отношений между контактирующими растениями, эту группу взаимодействий можно расчленить на две подгруппы: 1) контактные механические типы взаимодействий между растениями; 2) контактные физиологические типы отношений между растениями.

Контактные механические типы взаимодействий включают в себя простые чисто физические влияния одних растений на другие при совместном их произрастании. Примерами таких влияний, например, могут служить охлестывание и повреждение крон хвойных пород ветвями лиственных пород, механическое давление и сцепление подземных частей и корневых систем растений, использование одними видами других в качестве механической опоры (лианы) или прикреплению (эпифитизм) и т. д.

Охлестывание ветвями и повреждение крон хвойных пород при совместном их произрастании с лиственными наблюдается весьма часто и хорошо описано в лесоводственной литературе (Морозов, 1926; Ткаченко, 1939). Лиственные породы с очень гибкими и длинными ветвями (например, виды берез) могут сильно повреждать хвою, молодые побеги и верхушечные почки ели и сосны и таким образом задерживать их рост, а иногда вызывать отмирание. Ветви лиственных пород приходят в движение даже при небольших скоростях ветра, вследствие чего повреждение крон хвойных пород наблюдается не только в приопушечной части лесных массивов, но распространяется и на центральные части их. Повреждения ветвями лиственных пород верхушечных побегов и почек ели в тот период, когда она начинает внедряться в состав лиственного полога, приобретает массовый характер и служит одной из важных причин задержки смены лиственных пород хвойными (Морозов, 1926).

Механическое давление и сцепления стволов и корневых систем представляют один из самых простых физических способов воздействия одного растения на другое в лесных биогеоценозах. Непосредственное давление и вытеснение одного растения другим, видимо, представляет исключительно редкий случай в жизни лесных биогеоценозов, хотя такие явления доволь-

но часто наблюдаются в овощных культурах (Эдельштейн, 1946; Сукачев, 1953). Однако в лесных фитоценозах нередко можно наблюдать очень тесное соприкосновение двух деревьев стволами, сопровождающееся трением и повреждением камбия двух партнеров, завершающееся иногда их механическим сцеплением, а в дальнейшем и срастанием. Это может наблюдаться у деревьев как одного вида, так и разных видов.

Чаще всего механическое давление одного растения на другое с последующим их сцеплением наблюдается в подземных частях лесных фитоценозов, где в силу крайне высокой перенаселенности небольшой толщи почвы и специфических условий среды создаются наиболее благоприятные условия для взаимных контактов растений. Н. И. Рубцов (1950) показал, что при установлении таких контактов и росте корней в толщину наблюдается механическое давление одних растений на другие, сопровождающееся различными типами их соединений, начиная от простых механических сцеплений и кончая глубоким и прочным соединением тканей двух корней и установлением между ними физиологического обмена веществ. Последняя форма взаимодействия между растениями относится к типу контактных физиологических взаимодействий между растениями и более подробно рассматривается нами ниже.

В целом описанная форма взаимодействий не играет существенной роли в жизни лесных биогеоценозов.

Эпифитные взаимодействия заключаются в том, что многие виды мхов, лишайников, папоротникообразных и цветковых растений поселяются на стволах и крупных ветвях, а иногда и на листьях деревьев и ведут здесь в высшей степени специализированный образ жизни. Растения-эпифиты не имеют никакого физиологического контакта с растениями, на поверхности которых они растут, и представляют вполне самостоятельные автотрофные организмы, способные к самостоятельному синтезу органического вещества. Возникновение эпифитного образа жизни у растений связывают с конкуренцией за свет; заселяя стволы и ветви деревьев, эпифиты, являясь светолюбивыми растениями, улучшают условия своего светового довольствия, хотя оказываются в довольно трудных условиях снабжения влагой и питательными веществами (Schimper, 1935; Went, 1940; Walter, 1962). За немногими исключениями, эпифиты оказывают очень небольшое влияние на жизнедеятельность своих растений-хозяев.

В лесах умеренной полосы эпифиты представлены только мхами, лишайниками и водорослями, удельный вес которых, однако, в общей органической массе, продуцируемой лесным биогеоценозом, достигает иногда значительных величин. Так, например, по данным Скоттер (Scotter, 1960), в еловых лесах (из *Picea mariana*) воздушно-сухая масса лишайников, произрастающих на стволах деревьев, составляет 1212 кг/га, а в сосновых древостоях (из *Pinus banksiana*) — 2075 кг/га. В тропических лесах эпифиты представлены большим числом различных форм папоротникообразных и цветковых растений, обладающих иногда очень сложными и тонкими приспособлениями к эпифитному образу жизни. Некоторые типы тропических лесов крайне насыщены эпифитами, хотя точных данных о производимой ими массе органических веществ в литературе нет (Ричардс, 1961) (рис. 38). Вент (Went, 1940) отмечает, что обилие и распределение эпифитных растений в тропических лесах зависят от световых условий, строения коры деревьев и возможностей накопления в развилках ветвей перегноя, особенностей стока воды по стволам и листьям. До сих пор считалось, что эпифитные синузии существуют главным образом за счет питательных веществ атмосферной пыли и накапливающихся растительных остатков в трещинах коры и развилках стволов и сплетениях ветвей. Но в последние годы появилось много работ, свидетельствующих о том, что осадками из листьев и хвои вымываются большие количества питательных веществ, которые, возможно, и используются эпифитами.

Относительно биогеоценотического значения этой формы отношений между растениями можно сказать, что существование эпифитных синузидий усложняет структуру лесных фитоценозов и таким образом в какой-то степени повышает эффективность использования лучистой энергии и продуцируемую ими фитомассу. Нелишне подчеркнуть, что химический состав растений-эпифитов характеризуется своими специфическими чертами, что, конечно, может иметь определенное значение в обмене веществ в системе лесных биогеоценозов. Наконец, использование синузидиями эпифитов веществ, вымываемых из надземных частей растений-хозяев, усложняет цикл их превращения и круговорота в системе лесного биогеоценоза.

Отношения между деревьями и лианами сводятся также к простым контактирующим взаимодействиям — лазящие растения используют деревья в качестве механической опоры для выноса своих надземных частей на свет. Безусловно, растения-лианы как своеобразные цено типы возникли в процессе длительной эволюции и естественного отбора в условиях ожесточенной конкуренции между растениями за свет. Именно такой взгляд на происхождение лиан развивают в своих классических работах Ч. Дарвин (1941) и многие другие исследователи, изучавшие эту своеобразную жизненную форму растений (Schenk, 1892—1893; Schimper, 1935; Баранов, 1960; Walter, 1962).

В лесах умеренной полосы эта форма отношений между растениями иногда может играть существенную роль в биогеоценологических процессах. Так, например, в лесах Дальнего Востока и Кавказа лианы представлены сравнительно большим числом видов, иногда образующих значительные скопления на деревьях и кустарниках. Из числа обычных лиан широколиственных лесов умеренного пояса упомянем здесь хмель (*Humulus lupulus*), виды плюща (*Hedera helix*, *H. colchica*), дикий виноград (*Vitis amurensis*), актинидию (*Actinidia kolomikta*) и др. На обширных пространствах таежной зоны лианы представлены очень небольшим числом видов, к тому же встречающихся редко и имеющих небольшие размеры (например, *Atragene sibirica*), так что удельный вес их в накоплении органического вещества ничтожен.

Совершенно иную картину наблюдаем в тропических лесах, где растения-лианы встречаются сплошь и рядом в большом числе и представлены крайне разнообразными видами и формами, что составляет одну из примечательных черт тропических биогеоценозов (рис. 39). Здесь лианы могут достигать значительных размеров (около 70 м, а иногда и значительно больше) и, проникая в верхний ярус, разрастаются иногда в такой степени, что резко ухудшают условия освещенности нижних ярусов. В верхних ярусах тропических биогеоценозов лианы конкурируют за свет с деревьями, затевают и деформируют кроны деревьев, сплошь и рядом своей тяжестью ломают стволы и ветви поддерживающих их деревьев (Schimper, 1935; Ричардс, 1961; Walter, 1962).

Примером подобного типа отношений могут служить взаимоотношения между деревьями и растениями-«душителем» из родов *Ficus*, *Clusia*. Представители этих родов, поселяясь в верхних частях кроны дерева-хозяина, ведут вначале эпифитный образ жизни. В дальнейшем они укореняются¹ в почве и начинают пышно разрастаться, вызывая в конечном

счете отмирание дерева-хозяина. Как пишет Ричардс (1961), непосредственная причина гибели дерева-хозяина в этом случае еще не выяснена, но, видимо, она заключается в затенении, в механическом давлении и в конкуренции корней со стороны фикуса.

К сожалению, в литературе нет данных о том, какую роль играют лианы в накоплении органической массы в лесу, что, естественно, затрудняет биогеоценотическую оценку этой формы отношений между растениями. Однако ясно, что насыщенность лесных биогеоценозов лианами должна способствовать повышению их продуктивности, если это, конечно, не снижает продуктивность других видов высших растений.

Разумеется, перечисленными типами взаимодействий далеко не исчерпывается все разнообразие контактирующих механических взаимодействий между растениями в лесных биогеоценозах, которые еще далеко не полно изучены и оценены с фитоценотической и биогеоценотической точек зрения.

Контактные физиологические типы отношений между высшими растениями характеризуются более интимными и тонкими, иногда в высшей степени специализированными физиологическими связями, заключающимися чаще всего во взаимном или одностороннем обмене между партнерами продуктами фотосинтеза, минеральными соединениями и водой. Взаимодействия эти всегда сопровождаются тесным соединением и срастанием органов и тканей двух растительных организмов, иногда настолько глубокими, что одни растения гистологически являются частями других (например, паразиты и растения-хозяева). Сюда относятся срастание корневых систем, полупаразитизм, паразитизм, сапрофитизм, симбиоз.

Срастание корневых систем деревьев в лесу в последнее время было предметом многих исследований, иногда приводящих к крайне противоречивым выводам и заключениям о частоте этого явления и его значении в жизни лесных биогеоценозов (Рубцов, 1950; Юновидов, 1951; Шишков, 1953; Огиевский, 1954; Бескаравайный, 1955; Орленко, 1955; Колданов, 1958).

Следует считать доказанным, что корни деревьев одного и того же вида деревьев и разных видов могут срастаться между собой; чаще всего это наблюдается между особями, принадлежащими к одному или к близким видам.

Частота срастания корневых систем зависит от биологических свойств древесных пород, густоты стояния деревьев и почвенно-грунтовых условий произрастания.

По данным Н. И. Рубцова (1950), в защитных насаждениях степной зоны очень многие древесные породы срастаются своими корневыми системами, причем можно проследить все этапы этого срастания, начиная от простых механических сцеплений до глубокого проникновения тканей одного корня в другой. И. И. Шишков (1953) указывает, что в густых древостоях ели обыкновенной срастается корнями не менее 30% деревьев. Д. Э. Кунтц и А. Д. Райкер (1956) установили, что в лесах штата Висконсин практически все деревья дуба (*Quercus ellipsoidalis*) оказались связанными между собой корневыми системами. Но, по наблюдениям этих авторов, такие породы, как осина (*Populus tremuloides*), береза белая (*Betula alba*), сосна желтая (*Pinus ponderosa*), исключительно редко срастаются своими корневыми системами, а у деревьев ели белой (*Picea alba*), ели черной (*Picea mariana*) и пихты бальзамической вовсе не было обнаружено срастания.

Все авторы подчеркивают, что срастание корней деревьев разных видов и родов наблюдается сравнительно редко. Наконец, частота срастания увеличивается с повышением густоты посева и стояния деревьев (Огиевский, 1954; Орленко, 1955), что, однако, некоторыми исследователями оспаривается (Лисенков, 1957; Колданов, 1958).

На известной стадии этого срастания между корнями устанавливается обмен питательными веществами и водой, что хорошо иллюстрируется результатами исследований Кунтца и Райкера (1956). Применяя изотопы (радиоактивный йод и рубидий), эти авторы установили наличие обмена веществами между деревьями, корни которых срослись. С током веществ переносились и радиоактивные споры грибков, что свидетельствует о возможности очень быстрого распространения грибных заболеваний среди взаимосвязанных между собой сросшимися корнями деревьев.

Однако, как показал И. Н. Рахтеев (1958а), обмен веществ между корнями деревьев может осуществляться не только через сросшиеся корни, но и при простом их контакте или через почвенный раствор.

В оценке фитоценоотического и биогеоценоотического значения срастания существуют значительные расхождения. Некоторые из авторов пытаются доказать, что срастание между корневыми системами особей одного вида, во-первых, свидетельствует об отсутствии внутривидовой конкуренции в лесу, а во-вторых, благоприятно отражается на росте деревьев, повышая общую продуктивность лесных биогеоценозов (Бескаравайный, 1955). Однако такой взгляд совершенно не обоснован какими-либо надежными фактическими данными.

Как указывалось выше, срастание между корневыми системами представляет одно из последствий перенаселенности в лесу, которое отнюдь не снимается и не уменьшается большим отпадом деревьев, наблюдающимся в процессе изреживания древостоев с возрастом.

Некоторые авторы указывают, что срастание корневых систем повышает ветроустойчивость, а «усыновление» чужих корневых систем способствует более энергичному росту деревьев, но это совершенно не исключает конкурентных отношений между ними.

Более мощные деревья могут перехватывать влагу и питательные вещества у своего партнера и таким образом ослаблять и ускорять гибель и без того угнетенных деревьев.

Взаимоотношения между деревьями при срастании их корневых систем еще крайне слабо изучены с физиологической точки зрения, что осложняет их биогеоценоотическую оценку. Во всяком случае, здесь отмечается лишь перераспределение органических и минеральных веществ, уже синтезированных и усвоенных высшими растениями из почвы.

Полупаразитизм и паразитизм как тип отношений между высшими растениями не играет существенной роли в жизни лесных биогеоценозов. В лесах полупаразиты и паразиты из высших растений представлены очень небольшим числом видов, сравнительно редко встречающихся в больших количествах. К числу наиболее обычных полупаразитов лесов умеренной зоны принадлежат виды трав из родов *Melampyrum* и *Pedicularis*. Сравнительно мало распространены полупаразиты и паразиты в биогеоценозах тропического леса, где они чаще всего ведут эпифитный образ жизни (виды из семейства *Loganiaceae*, *Balanophoreae*, *Rafflesiaceae* и др.). Чрезвычайно своеобразны биогеоценоотические функции этих групп высших растений. Полупаразиты еще не утратили способности к автотрофному питанию, т. е. к самостоятельному синтезу органического вещества в процессе фотосинтеза и имеют сравнительно развитый ассимиляционный аппарат и хлорофилл в листьях. Однако в снабжении влагой и минеральными соединениями они всецело зависят от высших растений-хозяев, на корневых системах которых паразитируют. В процессе эволюции они утратили способность усваивать из почвы влагу и питательные вещества, заменив сосущие окончания корней специальными органами — гаусториями, при помощи которых поглощают из корней своих хозяев необходимую влагу и питательные вещества.

Еще более тесный физиологический контакт устанавливается между автотрофными растениями и настоящими паразитами. Последние полно-

стью переходят на гетеротрофный образ жизни и всецело зависят в своем снабжении продуктами фотосинтеза, влагой и минеральными соединениями от растений-хозяев. Значит, биогеоценотическая функция паразитов сводится только к переработке синтезированных автотрофными растениями органических веществ и заключающейся в них энергии.

Из числа довольно обычных полупаразитов, встречающихся на деревьях в лесах умеренного климата, отметим омелу (*Viscum album*) и ремнецветник (*Loranthus europaeus*). При сильном развитии они могут вызвать засыхание ветвей и вершин хвойных и лиственных деревьев.

На ивах, ольхе, тополе паразитируют три вида повилики (*Cuscuta europaea*, *C. lupuliformis* и *C. monogyna*), которые иногда могут причинять значительный вред молодым древесным растениям, особенно ивам. Взаимоотношения этого типа имеют ясно выраженный характер одностороннего благоприятствования.

Однако случаи сильного повреждения деревьев и их гибели из-за растений — полупаразитов и паразитов очень редки и зарегистрированы главным образом в тропических лесах.

Причины, обуславливающие возникновение и развитие паразитизма и полупаразитизма среди высших растений, до сих пор неясны. Некоторые ученые склонны связывать возникновение этой формы отношений между растениями главным образом с конкуренцией между корневыми системами за воду и питательные вещества. Используя чужую корневую систему, растения-полупаразиты избегают необходимости конкурировать с другими растениями в сфере корневых систем, а растения-паразиты в дополнение к этому исключаются и из конкуренции за свет (Härtel, 1959). О механизме взаимоотношений между растениями-хозяевами и растениями — полупаразитами и паразитами известно очень мало. В последних сводках Хэртеля (Härtel, 1959) и Шмукера (Schmucker, 1959a), посвященных этим группам высших растений, подчеркивается, однако, что биологические и физиологические особенности полупаразитов и паразитов свидетельствуют о том, что многие необходимые для жизни вещества они получают непосредственно из тканей растения-хозяина. Как правило, они отличаются от растений-хозяев более высоким содержанием солевых элементов (особенно калия, фосфора и магния) и более высокими величинами осмотического давления в клетках. Последнее обстоятельство могло бы существенно облегчить получение ими воды и минеральных веществ из тканей растения-хозяина.

Углеводный и белковый обмен между растениями-хозяевами и растениями-паразитами до сих пор не изучен, хотя есть все основания предполагать его наличие.

Интересно, что как паразиты, так и полупаразиты оказывают заметное влияние на ход физиологических процессов и обмен веществ у растений-хозяев, что проявляется, например, в повышении транспирации у целых растений или ветвей, заселенных паразитами (Härtel, 1959).

Особенно широко распространен в лесу паразитизм низших грибов (особенно ржавчинных) на высших растениях, играющий иногда важную роль в жизни лесных биогеоценозов.

Низшие грибы, паразитирующие на листьях и ветвях древесных пород, вызывают такие заболевания, как мучнистая роса листьев, пятнистость листьев, пожелтение и увядание листьев и хвоя, отмирание целых ветвей или образование ненормальной ветвистости побегов («ведьмины метлы»). Эти заболевания могут существенно снизить фотосинтетическую работу поврежденных растений, способствуя в то же время поступлению в почву повышенных количеств растительных остатков.

Хорошо известен тот огромный вред, который приносят молодым сеянцам сосны гриб *Lophodermium pinastri* («болезнь Шютте»), виды родов *Fusarium*, *Alternaria*, *Rhidoctonia*, вызывающие полегание сеянцев, а так-

же грибы, обуславливающие загнивание надземных частей (*Phytophthora omnivora*) или корневых систем (*Rosellinia quercina*). Более подробно этот тип паразитизма охарактеризован в специальных сводках и руководствах по лесной фитопатологии (Ванин, 1948; Kern, 1959).

Сапрофитизм. Высшие растения-сапрофиты представляют весьма своеобразную группу микотрофных растений, лишенных почти полностью или совсем хлорофилла и утративших в силу этого способность к самостоятельному синтезу органического вещества. Растения эти получают органические вещества из почвы при помощи грибов, за счет питательных веществ которых они в основном и существуют. Следовательно, об их сапрофитизме можно говорить с известной долей условности, так как в этом случае только гриб является настоящим сапрофитом, а цветковое растение паразитирует на грибе. Однако за общей консорцией гриба и цветкового растения до сих пор сохранилось наименование сапрофита, которое часто применяется по отношению одного лишь цветкового растения. К числу именно таких сапрофитов в лесах умеренной зоны относятся подъельник (*Monotropa hypopithys*), гнездовка (*Neottia nidus-avis*), коралловый корень (*Corallorhiza trifida*), надбородник (*Epipogon aphyllum*), калипсо (*Calypso bulbosa*). Эти виды играют очень небольшую роль в жизни лесных фитоценозов главным образом из-за крайне малого их количественного обилия и небольших размеров. Все они представляют собой низкорослые растения с редуцированными чешуйчатыми листочками желто-бурой или бурой окраски.

По Бьеркману (Björkman, 1956), довольно часто встречающийся в наших лесах подъельник паразитирует именно на тех грибах, которые вступают в сожительство с корнями деревьев. Следовательно, при помощи микоризного гриба это растение может паразитировать на корнях деревьев. Однако Мелин (Melin, 1953) высказал взгляд, что подъельник является типичным микотрофным растением, могущим усваивать органические вещества при помощи гриба из лесного гумуса.

Важные сведения по экологии, биологии и морфологическому строению высших растений-сапрофитов содержатся в работе Шмукера (Schmucker, 1959), из которой видно, что многие физиологические стороны консортивных связей между грибом и высшими растениями-сапрофитами не изучены.

Безусловно, что эти гетеротрофные организмы участвуют в процессах реутилизации разлагающихся органических масс и что их роль сводится главным образом к включению сложных органических соединений в новый дополнительный цикл превращения веществ и энергии.

Типичные сапрофиты — грибы и бактерии, численность которых в почвах лесных биогеоценозов исключительно велика. Именно эти группы микроорганизмов в процессе своей жизнедеятельности перерабатывают огромные массы органических веществ, обеспечивая таким образом важное и специфичное звено общего обмена веществ и энергии в лесных биогеоценозах.

Симбиоз как форма взаимоотношений между контактирующими организмами характеризуется высоким уровнем специализации во взаимном обмене продуктами метаболизма, выгодном в той или иной мере для обоих симбионтов.

Классическим примером симбиоза может служить сожительство микоризных грибов и клубеньковых бактерий с высшими растениями. Первый тип симбиоза весьма характерен для лесных биогеоценозов, где он играет исключительно важную и специфическую роль в процессах обмена веществ и энергии в системе фитоценоз — почва. Гифы микоризных грибов, сожительствуя с корнями деревьев, кустарничков и трав, существенно повышают и расширяют возможности корневых систем высших растений поглощать и усваивать из почвы минеральные соединения,

а следовательно, и включать их в новые циклы круговорота веществ и энергии в лесном биогеоценозе. При помощи микоризных грибов высшие растения могут усваивать некоторые сложные органические соединения непосредственно из почвы.

Наконец, гифы гриба-симбионта выделяют ростовые вещества (в том числе и ауксины), которые стимулируют развитие и разветвление корневых систем и увеличивают их поглощающую поверхность (Melin, 1959). В свою очередь, гифы грибов получают от корней главным образом углеводы и некоторые другие вещества, необходимые для их жизни. Бьеркман установил, например, прямую зависимость между частотой образования микоризы у сеянцев древесных пород и содержанием в их корнях растворимых углеводов (Björkman, 1942, 1944), причем наиболее оптимальные условия для образования микоризы наблюдаются при избытке растворимых углеводов в корнях древесных растений. С другой стороны, Мелин (Melin, 1955), используя меченый углерод C_{14} , показал, что значительная часть продуктов фотосинтеза из корней сравнительно быстро переходит в гифы гриба. Большая часть этих веществ используется грибом-симбионтом в качестве источников энергии. Более подробно сложные вопросы симбиоза грибов с высшими растениями освещаются в другом разделе настоящей книги и в специальных сводках, посвященных микотрофии растений (Melin, 1959; Шемаханова, 1962).

Другим классическим примером симбиоза служат лишайники, играющие в некоторых типах леса важную роль в сложении напочвенного покрова и эпифитных синузлий. В этом случае тесный симбиоз между грибами и водорослями послужил основой для формирования особого целостного организма, выполняющего определенную биогеохимическую работу в лесных биогеоценозах. При морфогенезе лишайников как комбинированных организмов ведущая роль, видимо, принадлежит водорослям; один и тот же вид гриба может формировать различные по строению талломы при ассоциировании с различными видами водорослей (Quispel, 1959). Консортивные связи, лежащие в основе ассоциации грибов с водорослями, чрезвычайно сложны и включают элементы как взаимного благоприятствования, так и угнетения, что в значительной степени определяется экологическими условиями, в которых живут лишайники. Водоросли в процессе фотосинтеза продуцируют углеводы и другие органические соединения, которые используются грибами как источник питания и энергии. Помимо этого, грибы получают от водорослей ростовые вещества и, возможно, протеины и нуклеиновые кислоты, которые играют роль в формировании талломов. В свою очередь, водоросли получают от грибов минеральные соединения и влагу, а при низкой освещенности, исключая нормальной фотосинтез, и органические соединения, которые поглощаются грибами из субстрата. В процессе взаимного физиологического обмена оба партнера могут угнетать друг друга — при резком изменении экологических условий в такой степени, что симбиоз превращается в односторонний паразитизм, чаще всего грибов на водорослях (Quispel, 1959). В целом симбиоз грибов и водорослей повышает способность некоторых лесных биогеоценозов к накоплению органической массы, так как включает в обмен веществ и энергии новую жизненную форму растений, обладающую к тому же специфическими биогеохимическими свойствами.

Другой формой симбиоза является сожительство высших растений с клубеньковыми бактериями. Эта форма симбиоза играет небольшую роль в жизни лесных биогеоценозов, так как у сравнительно небольшого числа лесных растений в «клубеньках» корней поселяются бактерии, усваивающие азот из воздуха, проникающего в межклетники корня. К числу таких растений относятся виды акации, ольхи, лоха и облепихи, а также некоторые виды трав из семейства бобовых. Бактерии потребляют

углеводы, синтезируемые высшими растениями, а последние — азотистые вещества, вырабатываемые бактериями.

Совершенно очевидно, что эта форма отношений между растениями и бактериями позволяет включать в обмен веществ в лесном биогеоценозе атмосферный азот, хотя главную роль в этом играют свободно живущие в почве микроорганизмы, в том числе бактерии. Однако эти последние включают азот в круговорот веществ в лесном биогеоценозе только за счет энергии органических веществ, поступающих в почву с опадом и отмершими высшими растениями (сапрофиты).

Косвенные трансбиотические взаимодействия

Косвенные трансбиотические взаимодействия между растениями играют исключительно важную роль в жизни лесных биогеоценозов и имеют универсальный характер. В любом лесном биогеоценозе одни растения влияют на другие через изменение сложного комплекса физических факторов экотопа. При этом некоторые виды растений обладают высокой способностью изменять физические факторы экотопа и таким образом ставить другие виды в очень напряженные условия снабжения светом, влагой, питательными веществами и т. д.

Косвенные трансбиотические взаимодействия могут быть подразделены на следующие три основные группы:

1. Конкуренционные отношения между растениями.
2. Средообразующие влияния одних растений на другие.
3. Аллелопатические (биохимические) формы взаимодействий между растениями.

Конкуренционные отношения между растениями обычно трактуются в литературе весьма широко и включают в себя самые разнообразные формы отрицательных влияний одних растений на другие при совместном их произрастании в фитоценозе. Однако мы считаем полезным сузить это понятие и предлагаем понимать под конкуренцией между растениями только те взаимные или односторонние отрицательные влияния между ними, которые возникают на основе использования энергетических и пищевых ресурсов местообитания. Если учесть, что взаимодействия между растениями через среду весьма разнообразны по своим способам и последствиям для растений и лесного биогеоценоза в целом, то чрезвычайно важно найти в этом сложном переплетении взаимных влияний основное и ведущее звено. Безусловно, решающую и ведущую роль в жизни растений играет процесс питания, включающий в себя как углеродное питание, как и усвоение из почвы воды и минеральных элементов. Именно в процессе питания между растениями в лесном биогеоценозе устанавливаются наиболее тесные взаимодействия, имеющие характер соревнования за основные средства к жизни. Это доказывают многочисленные наблюдения, стационарные исследования и прямые эксперименты, свидетельствующие, что недостаток лучистой энергии, влаги и питательных веществ почвы служит главной причиной возникновения между растениями крайне острых и напряженных отношений, играющих ведущую роль в формировании лесных фитоценозов определенного видового состава и строения. С развиваемой точки зрения нельзя, например, говорить о конкуренции между растениями за влажность или температуру приземного слоя воздуха или относить сюда влияния одних растений на другие, осуществляемые через изменение водно-физических и некоторых химических свойств почв (например, кислотности). Подобного типа влияния лучше всего рассматривать как средообразующие взаимодействия между растениями, так как в этом случае речь идет о факторах и условиях, влияющих на систему питания растений в лесном биогеоценозе, а не о непосредственном потреблении веществ и энергии растениями для осуществления своих жизненных и биохимических функций.

Разумеется, конкурентные и средообразующие влияния иногда трудно разграничить друг от друга, так как один какой-либо фактор питания, например вода, может поглощаться и расходоваться растением на построение тела и на транспирацию и в то же время оказывать на него средообразующее влияние (например, избыточное увлажнение).

Рассмотрим кратко основные виды конкурентных отношений между растениями в лесных биогеоценозах.

Конкуренция за свет. Вследствие густого стояния и сильного сближения надземных частей высшие растения в лесных биогеоценозах перехватывают друг у друга свет и изменяют его качественный состав, что проявляется в сильной степени во всех ярусах и синузиях, составляющих лесной фитоценоз. В этом постоянном и напряженном соревновании за свет значительная высота деревьев дает им преимущества по сравнению с низкорослыми кустарниками, кустарничками и травами, которые, как правило, попадают на условия сильного затенения кронами древостоя. Но в некоторых типах лесных биогеоценозов эти подчиненные ярусы сильно разрастаются и, в свою очередь, резко ухудшают условия светового довольствия подроста древесных пород и таким образом оказывают влияние на состав и строение древесного яруса. Это, например, наблюдается в сложных сосняках и ельниках, где густой ярус кустарников снижает освещенность на поверхности почвы до величин, которые крайне близко лежат к компенсационному пункту многих древесных пород и трав (Юрина, Жмур, 1962).

Наличие ожесточенной конкуренции между растениями за свет в лесу подтверждается многочисленными исследованиями светового режима, в процессе которых выяснилось, что освещенность внутри лесных биогеоценозов, как правило, ниже величин, необходимых для нормальной ассимиляционной деятельности растений. По исследованиям многих авторов, освещенность внутри лесных биогеоценозов колеблется в зависимости от состава и строения лесных фитоценозов и погодных условий в пределах от 2—3 до 9—10%, достигая иногда в светлых ясеневых и лиственничных лесах 20—25% полной радиации открытого места (Иванов Л. А., 1932, 1946; Сахаров, 1940б, 1948; Коссович, 1940, 1945, 1952; Schirley, 1945; Поздняков, 1953; Карпов, 1955б; Siren, 1955; Оскретков, 1957; Lundegardh, 1957; Юрина, Жмур, 1962).

Имеются и прямые эксперименты, доказывающие, что во многих типах лесных биогеоценозов перехват света кронами взрослых деревьев служит главной причиной плохого возобновления и роста подроста не только светолюбивых, но и теневыносливых пород. Иллюстрацией к сказанному могут служить результаты опытов Фабрициуса (Fabricius, 1927, 1929) и В. Г. Карпова (1962), показавших, что семена ели и многих других древесных пород очень слабо отзываются на устранение конкуренции корней деревьев в еловых лесах, в которых свет является главным фактором, находящимся в экологическом минимуме.

Еще более эффективные результаты были получены в экспериментах со светолюбивыми породами, показавших, что в лесных биогеоценозах подрост этих пород (например, сосны) чаще всего гибнет из-за перехвата кронами деревьев света, особенно в тех случаях, когда имеется еще и густой ярус подлеска и высоких трав (Яхонтов, 1909; Lutz, 1945; Schirley, 1945; Oosting a. Kramer, 1946; Карпов, 1954; Оскретков, 1957).

Весьма ожесточенно протекает конкуренция за свет между древесными растениями через кроны; затенение одних крон другими представляет весьма закономерное и обычное явление. Нижние части крон деревьев, как правило, находятся в наименее благоприятных условиях светового довольствия, в связи с чем листья и хвоя здесь работают с небольшим положительным балансом и очень короткое время и иногда не компенсируют свои затраты на дыхание (Иванов, Коссович, 1930, 1932).

Большое значение в исходе конкуренции за свет в лесных биогеоценозах имеет сезонный ритм развития лесобразующих пород и тесно связанный с ним годовой ход освещенности под пологом леса. В этом отношении наблюдаются большие различия между вечнозелеными темнохвойными и листопадными лиственными лесами (Иванов и Орлова, 1931; Толмачев, 1954).

В биогеоценозах темнохвойной тайги наблюдается постоянно сниженная освещенность в течение всего года, что обрекает подрост и растения нижних ярусов на низкий уровень ассимиляционной деятельности в течение всего цикла их сезонного развития. Напротив, в листопадных лиственных лесах умеренной зоны напряженность соревнования за свет несколько смягчается наличием периодов необлиственного стояния деревьев, когда освещенность под пологом резко увеличивается и достигает 45—60% от полного света. В мелколиственных лесах таежной зоны подрост ели и травы широко использует эти благоприятные экологические ситуации для усиления фотосинтеза, что во многом определяет успех соревнования ели с мелколиственными породами (Иванов, Орлова, 1931; Карпов, 1960б). Для широколиственных лесов имеются весьма интересные эколого-физиологические исследования Даксера, показывающие, что максимальная интенсивность фотосинтеза у растений покрова наблюдается рано весной, до распускания листьев широколиственных пород.

Все это свидетельствует, что конкуренция за свет между растениями играет исключительно важную роль в формировании состава, структуры и жизни биогеоценозов. Но следует предостеречь от переоценки этого фактора, столь характерной для некоторых геоботанических и лесоводственных работ, поскольку конкуренция за свет не является единственным и всегда решающим фактором, определяющим состав и строение лесных биогеоценозов и биогеохимическую работу составляющих их компонентов (Fricke, 1904; Toumey a. Kienholz, 1931; Морозов, 1926; Romell a. Malmström, 1944, 1945; Сукачев, 1946; Карпов, 1955а, 1962). В жизни многих типов биогеоценозов этот фактор имеет второстепенное значение.

Прежде чем планировать лесоводственные мероприятия по регулированию света для получения определенных лесоводственных эффектов, необходимо определить истинное значение конкуренции за свет в строении, продуктивности и возобновительных процессах данных биогеоценозов.

Конкуренция за почвенную влагу. Ресурсы почвенной влаги в лесных экотопах часто бывают ограничены, что служит предпосылкой для возникновения конкуренции из-за нее между растениями в лесных биогеоценозах. Тот факт, что в лесных биогеоценозах почвенной влаги не всегда достаточно, хорошо иллюстрируется огромным количеством работ по водному режиму лесных почв и по влиянию на этот режим лесных фитоценозов (Васильев И. С., 1950; Большаков, 1950; Роде, 1950, 1952; Зонн, 1951; Афанасьева, Карандина, Киссис, Оловяникова, 1952, 1955; Молчанов, 1952, 1954а; Мина, 1954). Анализ этих работ позволяет заключить, что запасы усвояемой влаги в лесных почвах часто истощаются древостоями уже к концу первой половины вегетационного периода, причем почва иссушается корнями деревьев до величин, близких к коэффициенту завядания. Именно такая картина обычно наблюдается в лесных биогеоценозах плакорных местообитаний засушливых областей (Большаков, 1950; Роде, 1950, 1952; Зонн, 1951; Афанасьева с сотр., 1952). Однако и в лесах зоны достаточного увлажнения иногда весьма отчетливо прослеживается недостаток влаги в почве лесных биогеоценозов, в том числе в еловых (Васильев И. С., 1950; Орлов, 1960б; Орлов и Мина, 1962). В свете последних исследований ясны и причины ухудшения водного режима лесных почв; выясняется, что колоссальные запасы почвенной влаги расходуются

лесными фитоценозами на транспирацию (Иванов Л. А., 1946; Молчанов, 1952; Роде, 1952; Иванов, Силина, Цельникер, 1953).

Совокупность этих данных говорит о том, что в лесных биогеоценозах разворачивается конкуренция между корневыми системами растений из-за почвенной воды, во многих случаях играющая основную роль в формировании и жизни леса. Это заключение подтверждается и прямыми экспериментальными исследованиями, посвященными механизму влияния взрослых деревьев на подрост и растения нижних ярусов (Сукачев, 1946;

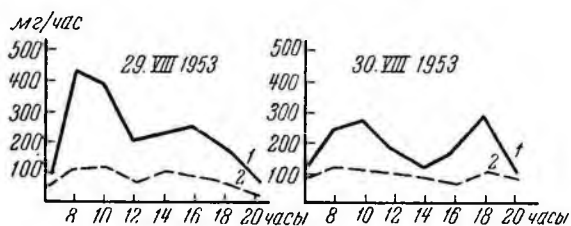


Рис. 40. Интенсивность транспирации сеянцев дуба в условиях соревнования с корнями взрослых деревьев (1) и в том случае, когда этот фактор выключен (2)

Карпов, 1955а, 1956; Fricke, 1904; Морозов и Охлябинин, 1911; Морозов, 1926; Toumey, 1926; Craib, 1929; Toumey a. Kienholz, 1931; Снигирева, 1936; Korstian a. Coile, 1938; Romell a. Malmström, 1944, 1945; Карандина и Эрперт, 1961). В одной из самых ранних работ по этому вопросу, выполненной Фрике в 1904 г., было установлено, что выключение влияния корней деревьев сосны на подрост обрубкой их по периферии опытных площадок сопровождалось резким улучшением влагообеспеченности растений нижних ярусов; влажность почвы увеличилась в два-три раза и составляла в верхнем слое почвы 13,8%, в то время как в зоне влияния корней взрослых деревьев она равнялась 4,5%. Сходный эффект был получен многими исследователями, проводившими опыты с изоляцией корней взрослых деревьев в различных по составу, строению и физико-географическим условиям лесных биогеоценозах (рис. 40). На основе этих данных был сделан вывод, что конкуренция между корнями деревьев из-за влаги имеет значительно более важное значение в жизни леса, чем соревнование за свет (Fricke, 1904; Toumey a. Kienholz, 1931; Korstian a. Coile, 1938).

На основе многочисленных опытов к сходному заключению пришел и Клементс с сотрудниками, считавший, что соревнование между растениями при совместном их произрастании идет в первую очередь за воду, а затем за свет и минеральное питание (Clements, Weaver, Hanson, 1929). Однако этот вывод справедлив только в приложении к плакорным лесам засушливых областей и зон недостаточного увлажнения, а также к лесам некоторых экотопов таежной зоны (например, соснякам лишайниковым), где почвенная влага находится в экологическом минимуме. Напряженность соревнования между корневыми системами деревьев из-за воды существенно изменяется в зависимости от физико-географических условий. Иллюстрацией могут служить данные табл. 63, где представлены результаты наших исследований интенсивности соревнования между растениями за влагу в искусственных лесах полосы засушливых степей и в лесах таежной зоны.

Из этих данных отчетливо видно, что почвенная влага в насаждениях засушливой зоны во второй половине вегетации расходуется насаждением почти нацело, что и является главной причиной гибели и плохого роста подростка в биогеоценозах этой зоны (Карпов, 1955а).

В лесах южной тайги конкуренция между растениями из-за воды протекает менее остро, что обуславливается рядом причин, в обсуждение которых из-за недостатка места мы не входим. Оговоримся, однако, что и в лесах зон достаточного увлажнения эта форма отношений между растениями иногда приобретает важное значение, например в засушли-

вые годы с малым количеством летних осадков и в экотопах с ясно выраженными чертами дефицита влаги в почве. В последних конкуренция между растениями из-за влаги прослеживается вплоть до полосы лесотундры (Норин, 1956).

Т а б л и ц а 63

Влияние корней деревьев на запасы влаги в почве в слое 0—50 см (в мм выше коэффициента засыхания) в биогеоценозах различных зон

Зона и тип лесного биогеоценоза	При конкуренции корней деревьев		При снятии конкуренции	
	30 июня	30 августа	30 июня	30 августа
Подзона сухих степей				
Дубово-кленовое насаждение . .	65,3	4,0	70,1	33,8
Ясенево-ильмовое насаждение .	59,2	2,0	75,3	50,6
Полоса южной тайги				
Ельник кислично-паноротниковый	89,4	56,9	120,1	98,2
Березняк снытево-разнотравный	78,7	28,3	115,3	87,8

Перехват влаги корнями деревьев лежит в основе механизма угнетающих воздействий древостоя на рост и развитие растений нижних подчиненных ярусов лесных биогеоценозов. Это хорошо иллюстрируется результатами экспериментальных исследований А. В. Снигиревой (1936), И. Н. Оловянной (1953), а также ряда зарубежных авторов (Toumey, 1926; Toumey a. Kienholz, 1934; Korstian a. Coile, 1938). С другой стороны, имеются данные, что синузии кустарников и трав могут сильно угнетать деревья, иссушая корнеобитаемые слои почвы, что наблюдается преимущественно в засушливых областях (Walter, 1951, 1962; Афанасьева с сотр., 1952; Оловянная, 1953, 1962; Карпов, 1955а; Альбицкая, 1960).

В специальных исследованиях, посвященных физиологической реакции семян древесных пород на соревнование из-за влаги в подземных частях лесных биогеоценозов, отмечается, что сильная конкуренция за воду сопровождается изменением морфологической структуры и резким ухудшением роста семян, снижает у них интенсивность транспирации, содержание влаги в тканях и через подавление ростовых процессов вызывает серьезные нарушения в углеводном и фосфорном обмене растений (Карпов, 1956, 1959б; Левицкая, 1961).

Следовательно, в определенных условиях физико-географической среды и в определенных типах лесных биогеоценозов конкуренция между растениями за почвенную влагу приобретает ведущее значение в жизни лесных биогеоценозов. Естественно, что в таких типах лесных биогеоценозов весь режим лесохозяйственных и лесокультурных мероприятий должен быть направлен на урегулирование конкурентных отношений между растениями из-за почвенной влаги.

Конкуренция за питательные вещества почвы. Пожалуй, наиболее сложной и в то же время наименее изученной формой конкурентных отношений между растениями в лесных биогеоценозах является соревнование из-за питательных веществ почвы. Достаточное снабжение растений минеральными веществами — одно из важнейших условий нормального роста и общей жизнедеятельности растений. И поскольку в лесных почвах обнаруживается недостаток некоторых элементов минерального питания, это неизбежно приводит к возникновению конкуренции между растениями

ми за питательные вещества почвы. Роль различных элементов питания в жизни растений неодинакова, да и разные виды растений существенно отличаются друг от друга своими потребностями в них, которые к тому же изменяются с возрастом. С другой стороны, различные виды почв существенно отличаются друг от друга по обеспеченности элементами минерального питания, что в сочетании с различиями потребностей высших растений обуславливает большое разнообразие форм конкуренции за питательные вещества почвы.

К сожалению, питательный режим большинства лесных почв изучен еще слабо, что затрудняет оценку этой формы отношений между растениями в жизни лесных биогеоценозов. Важные сведения по этому вопросу можно найти в работах С. А. Ковригина (1952), Н. П. Ремезова (1953) и Ремезова с сотрудниками (1959), К. М. Смирновой (1951 а, б, 1952, 1956), А. Я. Орлова (1960), Орлова и Мины (1962) и некоторых других. Первые попытки непосредственного определения напряженности соревнования между корневыми системами в лесных биогеоценозах были предприняты американскими лесоводами Корстиэн и Койль, которые проанализировали почву площадок, изолированных от влияния корней деревьев, и не получили каких-либо существенных различий в содержании здесь питательных веществ по сравнению с прилегающими участками леса. Причиной этого явилось несовершенство методики агрохимических анализов почв, которые не всегда надежны для оценки питательного режима лесных почв (Lutz а. Chandler, 1947; Wittich, 1958). Значительно более четкие и надежные результаты были получены другими исследователями, которые при изучении конкуренции между растениями в лесных биогеоценозах за питательные вещества использовали жидкие удобрения, методы листового анализа и листовой диагностики в сочетании с пересадками индикаторных растений и с использованием радиоактивных изотопов (Romell, 1938; Wallihan, 1940; Карпов, 1959 а, б, 1960б, 1962).

Оказалось, что в плакорных биогеоценозах темнохвойной средней и южной тайги соревнование между растениями через корни идет главным образом за усвояемые формы азота. Эти формы отношений между растениями играют исключительно важную роль в возобновительных процессах и смене пород, а также в формировании состава и строения нижних ярусов таежных биогеоценозов. Так, например, Ромель (Romell, 1938) показал большое положительное влияние подкормки азотистыми удобрениями подроста ели и растений нижних ярусов в еловых лесах Швеции. В работах В. Г. Карпова было установлено, что, во-первых, подрост ели в слово-лиственных древостоях сильно страдает от перехвата корнями березы усвояемых форм азота, во-вторых, что численность, рост

Т а б л и ц а 64

Содержание некоторых питательных веществ в хвое семян ели и листьях растений покрова в опытах с траншейной обрезкой корневых систем в березняках черничной серии

(в % к абсолютно сухому весу)

Вид	В условиях контакта с корнями деревьев				Вне контакта с корнями деревьев			
	зольность	N	P	Ca	зольность	N	P	Ca
Сеянцы <i>Picea excelsa</i> .	3,69	1,38	0,23	0,11	3,73	1,70	0,26	0,19
<i>Oxalis acetosella</i> . . .	9,89	2,06	0,57	0,89	9,71	3,18	0,43	1,07
<i>Vaccinium myrtillus</i> . .	4,85	2,19	0,18	0,94	4,84	2,70	0,24	0,95
<i>Calamagrostis Langsdorfii</i>	14,26	1,85	0,31	0,11	13,87	2,82	0,31	0,16
<i>Aegopodium podagraria</i> .	12,52	1,49	0,50	1,40	12,00	3,11	0,58	1,60

и развитие многих таежных трав и кустарничков в нижних ярусах таежных биогеоценозов контролируются корнями деревьев в основном через снижение концентрации подвижных соединений азота в почве. О том, насколько высока интенсивность соревнования между корнями деревьев за питательные вещества почвы, дает представление табл. 64, из которой видно, что сеянцы ели и многие таежные травы, растущие в условиях соревнования с корнями деревьев, имеют значительно более низкие концентрации азота в тканях листа, чем экземпляры, растущие на площадках с обрубкой корней деревьев. Значение перехвата корнями взрослых берез азота для роста сеянцев ели видно из рис. 41. Не менее интенсивно в лесах таежной зоны протекает соревнование между корневыми системами растений за подвижные соединения фосфора, что хорошо иллюстрируется результатами исследований с применением меченого фосфора (рис. 42) (Карпов, 1962).

В лесных биогеоценозах, формирующихся на богатых почвах, конкуренция между растениями за питательные вещества почвы заметно ослабевает. Это доказывают, например, исследования, проведенные в насаждениях, произрастающих на относительно богатом питательными веществами южном черноземе степной зоны. В насаждениях на южном черноземе сеянцы дуба почти не реагируют на выключенные конкуренции корней взрослых деревьев увеличением содержания питательных веществ в своих тканях (Карпов, 1959а).

В последнее время появились данные, свидетельствующие о том, что корни деревьев при совместном произрастании не только поглощают, но

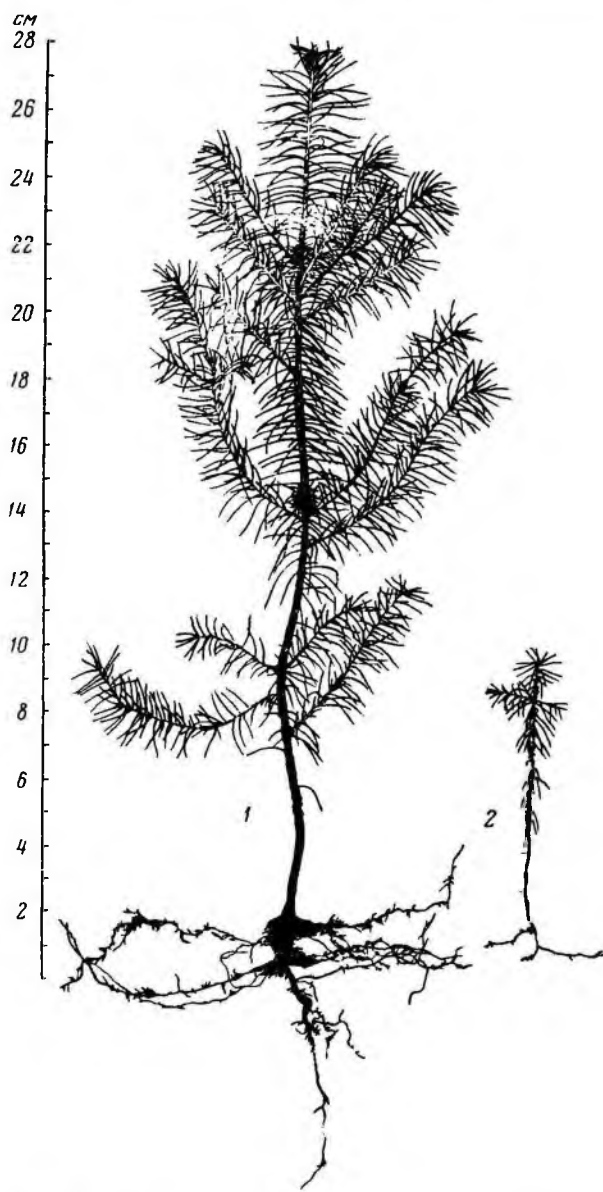


Рис. 41. Конкуренция за питательные вещества и рост сеянцев ели в березовых лесах таежной зоны

Мощность развития сеянцев ели: 1 — в том случае, когда этот фактор выключен; 2 — в условиях соревнования с корнями взрослых деревьев за питательные вещества почвы (в основном подвижные формы азота)

могут и выделять в почву различные виды питательных веществ (Ахромейко, 1936; Рахтеенко, 19586). Основываясь на этих фактах, некоторые исследователи пытаются доказать, что при известных сочетаниях древесных пород создаются условия, при которых одни породы могут использовать корневые выделения других, что повышает устойчивость и производительность смешанных древостоев. Ни в коей мере не отрицая возможности такой формы благоприятствования между компонентами лесного фитоценоза, подчеркнем, однако, что это отнюдь не снимает и не уменьшает

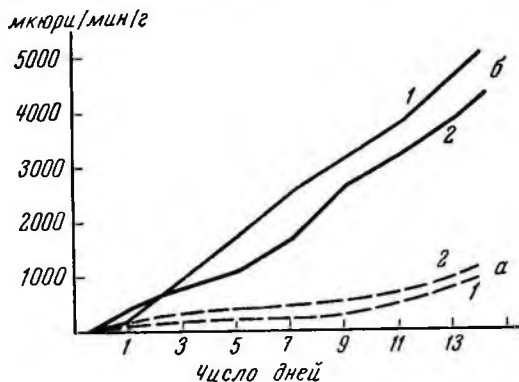


Рис. 42. Динамика накопления радиоактивного фосфора в хвое двухлетних сеянцев ели 1 — в березнякевейниково-черничном на сильноподзолистой почве; 2 — в березняке снытево-разнотравном на дерново-слабоподзолистой почве; а — в условиях соревнования с корнями деревьев; б — в том случае, когда этот фактор выключен

острой конкуренции между корнями растений за питательные вещества почвы. Для смягчения конкуренции за питательные вещества более важным является подбор древесных пород, использующих минеральные элементы различных горизонтов почвы и притом не одновременно в течение периода вегетации.

В целом предстоит еще провести большую стационарную и экспериментальную работу, чтобы выяснить, как интенсивно и за какие именно питательные вещества идет конкуренция между растениями в основных биогеоценотических формациях и составляющих их типах леса в разных физико-географических районах нашей страны.

Конкуренция за углекислоту воздуха. Для обеспечения нормального фотосинтеза необходимы достаточно высокие концентрации углекислоты в окружающем воздухе и постоянный подток углекислоты к ассимилирующим органам растений. Уже снижение содержания углекислоты в воздухе на 10—20% от нормальной ее концентрации сопровождается заметным понижением интенсивности фотосинтеза (Ничипорович, 1955). Между тем исследование последних лет о динамике содержания углекислоты в воздухе со всей определенностью показывают, что в дневные часы вследствие ассимиляционной деятельности растений содержание углекислоты в воздухе внутри лесных биогеоценозов может заметно снижаться, что наблюдается в зоне размещения нижних частей крон деревьев (Huber, 1960; Miller u. Risch, 1962) и при определенном типе погоды — в ясные безветренные дни. В приземном слое воздуха (до 0,5 м), напротив, наблюдаются повышенные концентрации углекислоты вследствие выделения ее почвой. Некоторые исследователи считают, что последнее обстоятельство улучшает условия углеродного питания растений нижних ярусов. Однако сколько-нибудь достоверных данных о влиянии одних растений на другие через изменение концентрации углекислоты в приземном слое воздуха в лесу не имеется. Даже слабый турбулентный обмен воздуха и ветер обеспечивают быстрое выравнивание концентрации углекислоты в приземных слоях воздуха, в связи с чем можно заключить, что если конкуренция между растениями за углекислоту воздуха и есть, то очень непродолжительное время, и роль ее в жизни лесных биогеоценозов весьма невелика.

Изучая и анализируя различные формы конкурентных отношений между растениями, следует иметь в виду, что в природных биогеоценозах все эти формы воздействуют на растение и на весь фитоценоз не изоли-

рованно друг от друга, а совместно и в тесном взаимодействии. В частности, ряд экспериментальных данных показывает, что результат конкуренции растений за свет во многом определяется напряженностью соревнования между растениями в подземных частях за влагу и минеральное питание, как и обратно (Карпов, 1959а).

Средообразующие влияния одних растений на другие осуществляются через изменение разнообразных физических факторов экотопа, как правило, не входящих непосредственно в состав энергетических и пищевых ресурсов местообитания, но существенно влияющих на ход многих физиологических процессов растений. Эти влияния, в свою очередь, могут быть подразделены на две основные группы: 1) средообразующие влияния одних растений на другие через изменение факторов микроклимата; 2) средообразующие взаимодействия между растениями, основанные на изменении почвенно-грунтовых факторов.

Средообразующие микроклиматические влияния осуществляются главным образом посредством изменения скорости ветра, температуры и влажности приземных слоев воздуха, интенсивности солнечной инсоляции и т. д.

Так, например, в лесных биогеоценозах отчетливо выражены благоприятные влияния деревьев друг на друга через уменьшение скорости ветра. При этом повышается ветроустойчивость древостоев и уменьшаются вредные физиологические и механические влияния сильных воздушных потоков на растущие совместно деревья и растения нижних ярусов, уменьшаются вредные иссушающие воздействия ветра на ассимилирующие органы растений, снижаются частота и степень механических повреждений (поломка ветвей, вершин крон и стволов, взаимное охлестывание деревьев ветвями, обрывы корней).

Одни растения влияют на другие в лесном биогеоценозе и через изменение температурного режима приземного слоя воздуха. Сущность этих влияний заключается в том, что верхние ярусы, с одной стороны, уменьшают приток тепла в часы максимального напряжения солнечной радиации, с другой — предохраняют почву и прилегающие к ней слои атмосферы от потерь тепла на излучение в ночные часы. Тем самым они сглаживают крайние колебания температуры воздуха, в котором размещаются надземные части растений нижних ярусов. Вследствие этого растения нижних ярусов, в том числе и подрост древесных пород, произрастают в более благоприятных условиях температурного режима и избегают повреждений в период вегетации как от высоких, так и от низких температур (Морозов, 1926; Ткаченко, 1939; Geiger, 1942; Шенников, 1950; Чугай, 1960). Защитные влияния одних растений на другие этого типа положены в основу многих лесоводственных приемов, в том числе, например, мероприятий по предварительному естественному или искусственному возобновлению лесов (Морозов, 1926; Ткаченко, 1939).

Нижние слои атмосферы в лесных биогеоценозах характеризуются повышенными величинами и более равномерным суточным и сезонным ходом влажности воздуха, что также является результатом совместного произрастания высших растений и оказывает определенное влияние на их жизнедеятельность в лесу (Молчанов, 1961). Некоторые мезофильные виды настолько приспособились к фитоклимату лесных биогеоценозов, что не в состоянии произрастать в условиях открытого пространства (например, кислица, седмичник европейский и некоторые другие виды таежного мелкотравья) (Сукачев, 1934; Толмачев, 1954). Подрост многих древесных пород, в том числе и ели, на сплошных вырубках сильно повреждается критически низкими и высокими температурами, что задерживает лесовосстановительные процессы и вынуждает изыскивать особые лесоводственные приемы защиты новых поколений подроста от повреждений заморозками (Морозов, 1926; Ткаченко, 1939; Молчанов, 1961в).

Средообразующие эдафические влияния одних растений на другие основываются на изменении растениями очень сложного комплекса физических и химических свойств почвы и последующих весьма различных реакций на эти изменения со стороны определенных групп высших растений. Различные лесообразующие породы, виды кустарников и трав влияют на почву в самых разнообразных направлениях и по-разному в зависимости от климатических и почвенно-грунтовых условий произрастания. Сейчас со всей определенностью установлено, что одни древесные породы и сопутствующие им лесные растения могут улучшать лесорастительные свойства почв и таким образом повышать темпы роста и продуктивность произрастающих совместно с ними или вслед за ними древесных растений. Напротив, другие виды ухудшают водно-физические и химические свойства почв и таким образом неблагоприятно влияют на другие компоненты лесного фитоценоза (Морозов, 1926; Ткаченко, 1939; Зонн, 1954а). Прекрасным доказательством такого рода взаимодействий между растениями могут служить многие наблюдения и факты из области лесоводства, положенные в основу разделения древесных пород на почвоулучшающие и почвоухудшающие (Ткаченко, 1938; Зонн, 1954). К числу почвоухудшающих пород относятся, например, ель и сосна, как известно, способствующие накоплению грубого гумуса и ухудшению водно-физических свойств почв. К почвоулучшающим породам относятся большинство лиственных пород, прежде всего береза, а из хвойных — лиственница. Эти породы извлекают из глубоких горизонтов почвы элементы минерального питания, обогащают ими верхние слои почвы и в силу морфологических и химических свойств своего опада повышают темпы минерализации растительных остатков, препятствуя образованию мощных отложений грубого гумуса (Ткаченко, 1939; Aaltonen, 1942; Зонн, 1954а; Паршевников, 1957).

Средообразующие эдафические влияния одних растений на другие сводятся преимущественно к длительному и нарастающему из года в год изменению свойств лесных почв в результате жизнедеятельности самих растений. По характеру и своим последствиям для жизнедеятельности растений эти изменения могут быть весьма различны; сейчас они еще далеко не в полной мере изучены и расшифрованы с точки зрения их значения для биогеоценотических процессов в лесу.

В наиболее общей и универсальной форме эти взаимодействия проявляются прежде всего в том, что при участии господствующих древесных растений протекают процессы почвообразования и формируются определенные генетические разновидности почв с присущими им специфическими свойствами и качествами. Различные виды растений по-разному реагируют на одну и ту же генетическую разновидность почв, что во многом определяет степень их участия в различных типах лесных биогеоценозов. Вопрос о значении высших растений в процессах почвообразования весьма сложен и подробно рассмотрен в другом разделе этой книги. Здесь лишь перечислим некоторые частные формы взаимодействий между растениями этого типа. Во-первых, одни растения могут оказывать определенное влияние на другие через изменение структуры и других важных физических свойств почв, например порозности, водопроницаемости и объемного веса. Это доказывают многочисленные исследования, посвященные водоохраным свойствам лесов и показавшие, что в процессе жизнедеятельности многие древесные породы улучшают водно-физические свойства почв, благоприятно влияя на рост сопутствующих им видов (Ткаченко, 1939; Созыкин, 1939; Молчанов, 1952; Ремезов, 1953; Зонн, 1954а; Стадниченко, 1960). В лесоводственной литературе неоднократно обращалось внимание на тот интересный факт, что корни некоторых древесных пород (например, березы) проникают глубоко в почву и после своего отмирания облегчают доступ в нижние горизонты корней хвойных пород (ели), что позволяет последним использовать запасы влаги и пита-

тельных веществ глубоких слоев почвы (Ткаченко, 1939). Этому приписывается важное значение при объяснении почвоулучшающей роли некоторых древесных пород и положительного значения смены пород в таежной зоне.

С другой стороны, сплошь и рядом приходится констатировать, что развитие густого покрова из злаков в разреженных лесах светолюбивых пород сопровождается ухудшением водно-физических свойств почв и как следствие этого снижением продуктивности древостоев и темпов его семенного и вегетативного возобновления.

Чрезвычайно велика роль лесной подстилки во взаимодействиях между растениями в лесных биогеоценозах. Большое значение при этом приобретают различия между лесообразующими породами в морфологических и химических свойствах ежегодного опада в виде листьев, хвои, мелких ветвей и темпах его минерализации. Некоторые породы (ель, сосна) образуют грубогумусную лесную подстилку, водно-физические и химические свойства которой неблагоприятны для прорастания семян, роста и развития многих видов высших растений, в том числе некоторых древесных пород. Другие породы формируют подстилки мулевого характера, обладающие более благоприятными водно-физическими свойствами и обеспечивающие лучший режим минерального питания произрастающих в лесном фитоценозе растений. Лесоводственный контроль над состоянием и плодородием лесных почв (а следовательно, над ростом и продуктивностью древостоев) часто сводится к изменению свойств и качеств лесных подстилок. В свою очередь, последнее достигается регулированием взаимных отношений между древесными породами, в том числе и введением в состав лесных биогеоценозов пород и кустарников, которые благодаря морфологическим и химическим свойствам своего опада изменяют строение, водно-физические и химические свойства лесных подстилок, темпы их минерализации и высвобождение из них питательных веществ (Ткаченко, 1939; Aaltonen, 1942).

Подстилка оказывает большое влияние на формирование травяного покрова в лесных биогеоценозах, причем эти влияния зачастую сводятся к таким чисто механическим воздействиям, как погребение и мульчирование семян и нежных проростков, создание неблагоприятных условий прорастания семян в слое рыхлой и быстро просыхающей подстилки и т. д.

Наконец, большое значение в жизни лесных биогеоценозов имеет перераспределение веществ почвы лесными растениями. Растения с глубокими корневыми системами извлекают минеральные вещества из нижних горизонтов почвы и обогащают ими верхние слои почвенного профиля в виде опада листьев, коры, ветвей и т. д. Именно таким путем эти растения включают в потребление и в новые циклы круговорота вещества глубоких слоев почвы, которые для других растений недоступны.

Можно было бы привести еще много примеров средообразующих влияний одних растений на другие в лесных биогеоценозах, но и этого достаточно, чтобы сделать вывод о наличии в них весьма разнообразных по своему направлению и характеру вредных и полезных взаимодействий между растениями, не укладывающихся в рамки узкого понимания конкуренции между растениями за свет, влагу и минеральное питание, но косвенно влияющих на эти важнейшие формы отношений между растениями.

Аллелопатические (биохимические) формы отношения между растениями сводятся к взаимным или односторонним влияниям одних растений на другие через выделение листьями и корнями живых растений специфических веществ или через органические соединения, получающиеся в процессе разложения мертвых растительных остатков (колины). Действие выделений одних растений на другие может быть отрицательным

(токсичным) или положительным — стимулирующим рост растений. Эта форма отношений между растениями изучалась чрезвычайно интенсивно (Molisch, 1937; Bonner, 1950; Grümmer, 1955, 1961; Чернобрюнко, 1956; Börner, 1958, 1960 а, в, 1961; Часовенная, 1961; Rademacher, 1959; Санадзе, 1961; Winter A., 1961; Гродзінський, 1962). Но до сих пор роль биохимических взаимодействий между растениями в жизни лесных биогеоценозов остается все еще недостаточно исследованной.

При исследовании биохимических форм взаимодействий между растениями в природных биогеоценозах должны быть решены следующие основные вопросы: 1) действительно ли растения влияют друг на друга в природных биогеоценозах через продукты своей жизнедеятельности, каковы степень и ценогическое значение этих влияний; 2) какова природа действующих начал и в чем заключается физиологический механизм их влияния на растение; 3) каковы концентрации этих веществ в природных биогеоценозах, динамика их накопления и разрушения. К сожалению, все эти вопросы в отношении к природным лесным биогеоценозам, как, впрочем, и к другим, практически не изучены и не освещены в той литературе, которая сейчас существует по вопросам биохимических форм взаимодействий между растениями. Действительно, большинство исследований по этому вопросу выполнено в лабораторных условиях, где в опытах искусственно создавались повышенные концентрации действующих начал. Для выделения колинов из растений сплошь и рядом применялись методы грубого разрушения тканей живых растений, а объектами исследований служили, как правило, виды, не играющие существенной роли в сложении природных растительных сообществ. Очевидно, результаты этих исследований нельзя полностью распространять на естественные ценозы, которые до сих пор практически остаются совершенно неизученными в отношении наличия в них биохимических форм взаимодействий между растениями.

Дело осложняется еще и тем, что при изучении биохимических форм взаимодействий между растениями в природных биогеоценозах исключительно трудно вычлениить и проследить отдельно реакцию растений на продукты обмена других растений от реакции их на конкурентные и средообразующие влияния последних. Однако это обстоятельство сплошь и рядом упускается из виду и некоторые явления из жизни растительных сообществ приписываются биохимическим воздействиям одних растений на другие без попыток доказать, что конкуренция между растениями действительно не ответственна за это явление.

Учитывая все это, рассмотрим некоторые фактические данные о биохимических взаимодействиях между растениями при совместном их произрастании. Биохимические взаимодействия между растениями обычно подразделяют на следующие основные типы (Rademacher, 1959; Börner, 1962).

1. Влияния одних растений на другие через выделения органических соединений живыми корнями.

2. Влияния одних растений на другие через выделения веществ живыми надземными частями растений.

3. Влияния одних растений на другие через продукты распада мертвых растительных остатков.

Влияния одних растений на другие через выделения органических соединений корнями. Впервые Де Кандоль (De Candolle, 1832) высказал предположение, что корни растений выделяют в почву органические соединения, которые «отравляют» ее и таким образом тормозят и угнетают рост последующих поколений растений. Этот взгляд получил дальнейшее развитие в теории «утомляемости» и токсикоза почв как следствия накопления в них вредно действующих на рост растений веществ, выделяемых корнями самих же растений.

Тот факт, что корни растений действительно выделяют весьма разнообразные по своему составу органические и минеральные соединения, был подтвержден многочисленными исследованиями, в которых более или менее охарактеризован и химический состав этих веществ (Ахромейко, 1938; Knapp, 1954; Красильников, 1958; Рахтеенко, 1958 б; Rademacher, 1959; Börner, 1960a, 1962).

О наличии корневых выделений говорит и скопление в зоне ризосфер микроорганизмов, паразитирующих нематод и других патогенных организмов. Наряду с выделением веществ живыми корнями происходит обогащение их состава за счет соединений, образующихся при отмирании клеток и тканей корней, причем эти соединения находятся в сложном сочетании с продуктами жизнедеятельности микроорганизмов, живущих в ризосфере корня. Продукты жизнедеятельности микроорганизмов также могут быть токсичны для растений (Красильников, 1958). Значительно сложнее оказалось определить значение корневых выделений в формировании и жизни растительных сообществ. В подавляющей массе эти выделения представлены различными видами аминокислот и сахаров, которые практически не влияют на рост растений (Rademacher, 1959; Börner, 1962).

Однако в процессе весьма тонких и тщательных исследований корневых выделений растений был обособлен ряд веществ, обладающих высокой токсичностью в отношении прорастающих семян и ювенильных форм растений, причем тормозящее и угнетающее влияние этих органических соединений на рост растений проявляется при очень низких концентрациях. Так, например, Боннер (Bonner, Galston, 1944) с сотрудниками из корней кустарника гваюлы выделил транс-коричневую кислоту, которая при концентрации 50 мг на 1 л питательного раствора воды уже оказывает тормозящее влияние на рост семян этого кустарника. Из корневых выделений овса был выделен скопелитин, представляющий вещество, производное от кумарина, сильно задерживающее рост и развитие сорных трав (Eberhardt, 1954, 1955; Martin, 1956, 1957, 1958). О выделении токсически действующих веществ корнями деревьев имеются данные, касающиеся лишь некоторых видов фруктовых деревьев. Так, например, при изучении вопроса об «утомлении» почвы под плантациями персиковых деревьев в коре корней персика был открыт амигдалин, который при разложении в почве образует бензальдегид, обладающий высокой токсичностью в отношении семян персика. Сходного типа вещество (флюрицин) найдено в коре корней яблони (Börner, 1959, 1960b). Но до сих пор остается открытым вопрос, выделяют ли корни основных лесобразующих пород сильно действующие вещества подобного типа и какова химическая природа этих веществ, что, конечно, затрудняет и оценку корневых выделений в жизни лесных биогеоценозов. Но и в отношении уже установленных токсически действующих выделений живых корней нет каких-либо надежных данных, доказывающих их большое значение во взаимоотношениях между растениями. В классической работе Боннера с сотрудниками, часто цитируемой сторонниками аллелопатии, попытка обнаружить выделенный ими токсин (транс-коричневую кислоту) непосредственно в почве насаждений гваюлы не увенчалась успехом. Оказалось, что это вещество крайне неустойчиво; в естественных условиях оно быстро разрушается микроорганизмами и не накапливается в почве. Этот результат вполне согласуется с количественными исследованиями Мартина (Martin, 1957, 1958; Börner, 1962) над выделением другого токсина — скопелина. Корни овса выделяют этот токсин в естественных условиях в очень небольших количествах, совершенно недостаточных, чтобы вызвать какое-либо торможение роста растений. По исследованиям Мартина (1958), процесс выделения корнями органических соединений имеет пассивный характер и связан с невозможностью клеток корня удерживать

эти соединения при неблагоприятных условиях его жизнедеятельности и нарушении общего метаболизма растений. Это значит, что в природных условиях нельзя ожидать высоких концентраций этих веществ в почве и продолжительного их влияния на корни растений (Börner, 1962).

В тесной связи с проблемой токсических выделений корней в почву обычно ставят вопрос о токсикозе, или «утомлении», почв под некоторыми сельскохозяйственными и плодовыми культурами. В результате многочисленных исследований было, однако, установлено, что «утомляемость», или токсикоз, почв представляет весьма сложное явление, в большинстве случаев вызываемое скоплением в почве патогенных почвенных организмов (нематод) или нарушением микробиологического равновесия в почве и не связанное с накоплением токсических веществ растительного происхождения (Rademacher, 1959; Börner, 1960a, 1962). Понимается, это не исключает возможности развития токсикоза почвы в результате накопления в ней токсических выделений из корней растений, но такого рода явления, видимо, наблюдаются весьма редко и преимущественно в условиях длительной искусственной культуры определенных видов сельскохозяйственных и плодовых деревьев (Patrick, 1955; Börner, 1959, 1962).

Влияния одних растений на другие через выделение органических соединений надземными частями высших растений неоднократно исследовались многими авторами, преимущественно в лабораторных условиях (Часовенная, 1954, 1961; Knapp, 1954; Grümmer, 1955; Bode, 1958; Rademacher, 1959; Колесниченко, 1960). Можно считать вполне установленным, что плоды и листья некоторых видов высших растений (особенно из семейств зонтичных, сложноцветных и губоцветных) могут выделять в высшей степени физиологически активные вещества, тормозящие рост и развитие других растений. Так, например, Молиш (Molisch, 1937; Grümmer, 1955) показал влияние этилена, выделяемого яблоками, на рост и развитие большого числа высших растений. В ряде исследований А. А. Часовенной (1954, 1961) показано действие органических веществ из листьев луговых трав и сорных растений на рост многих видов культурных растений. Бодде установил, что из листьев ореха черного (*Juglans nigra*) и полыни (*Artemisia absinthium*) выделяются вещества, тормозящие рост других растений. В последних работах Колесниченко (1960, 1962) доказывается наличие физиологически действующих веществ в листьях и хвое многих древесных пород, причем автор считает, что ему удалось установить тормозящее влияние этих веществ на процессы фотосинтеза у древесных пород. Все эти наблюдения подробно изложены в обстоятельных сводках Кнаппа, Грюммера и Радемахера (Knapp, 1954; Grümmer, 1955; Rademacher, 1959), где приводятся сведения и о химической природе и физиологическом действии различного рода веществ, выделяемых плодами и надземными частями многих видов растений. Однако вопрос об истинном значении летучих выделений из надземных частей растений в формировании и жизни растительных сообществ до сих пор остается нерешенным, так как, во-первых, неизвестно, в каких концентрациях эти вещества содержатся в атмосфере лесных биогеоценозов, во-вторых, не изучено, как эти вещества влияют на растения в естественной обстановке, где создаются совершенно иные условия накопления и физиологического действия их на растения, чем в лабораторных условиях.

С некоторой долей достоверности можно говорить о влиянии растений друг на друга через выделения надземными частями колинов только применительно к травянистым сообществам степных районов, в которых доминируют и встречаются в большом обилии виды, продуцирующие высокоактивные летучие органические соединения.

Наряду с активным выделением органических соединений листьями и плодами минеральные и сложные органические соединения вымываются из надземных частей растений осадками, причем иногда в весьма значи-

тельных количествах (Тамм, 1950, 1951; Поздняков, 1956; Rademacher, 1959). К сожалению, фитоценотическое и биогеоценотическое значение этого явления в жизни лесных биогеоценозов также совершенно не изучено. С одной стороны, можно предполагать, что растения нижних ярусов получают таким путем дополнительные количества питательных веществ (например, усвояемые соединения азота, фосфора, калия и кальция), что улучшает условия их роста (Тамм, 1951). С другой стороны, можно думать, что некоторые из вымываемых органических соединений обладают известной токсичностью для растений, произрастающих в нижних ярусах биогеоценозов и в какой-то мере угнетают их. Вопрос этот требует дальнейших исследований, представляя большой интерес для лесной биогеоценологии, поскольку речь идет о довольно важной форме обмена веществ.

Влияния одних растений на другие через продукты распада мертвых растительных остатков играют значительно более важную роль в жизни лесных биогеоценозов, чем через выделения живых растений. Огромные массы растительных остатков ежегодно поступают здесь в почву в виде опада разнообразных по составу надземных частей растений, в результате ежегодного отмирания части корневых систем, гибели и разрушения целых индивидуумов. Из свежих и находящихся уже в процессе минерализации растительных остатков осадками вымываются весьма разнообразные органические соединения, поступающие в почву; в их составе имеются и вещества, тормозящие или стимулирующие рост растений. Доказательством этого могут служить исследования многих авторов (Bautz, 1953; Winter, Schönbeck, 1953; Bublitz, 1953; Winter u. Bublitz, 1953; Knapp, 1954). Например, Бауцц и Бублицц (Bautz, 1953; Bublitz, 1953) установили, что в свежей подстилке еловых и буковых лесов содержатся вещества, тормозящие прорастание семян и рост проростков ели и сосны. Концентрации этих веществ в свежем опаде зависят от времени года и от климатических условий произрастания лесных биогеоценозов; в засушливых районах с небольшим количеством осадков эти вещества слабо вымываются из подстилок и могут тормозить естественное возобновление таких древесных пород, как ель и бук (Knapp, 1954).

В исследованиях Рунова (1954) было установлено, что водные вытяжки из лесных подстилок искусственных насаждений тормозят прорастание семян многих степных трав.

Наконец, в серии работ Винтера с сотрудниками (Winter, Schönbeck, 1953) показано, что в соломе и стерне зерновых злаков содержатся вещества, тормозящие прорастание и рост некоторых культурных и сорных растений, причем было прослежено накопление этих веществ в почве и определена продолжительность их физиологической активности.

Все это показывает, что одни виды растений могут влиять на другие при совместном произрастании в фитоценозе через продукты разрушения лесных подстилок. Если учесть, что, по последним данным, корни высших растений могут воспринимать сложные органические молекулы, вероятность влияний растений друг на друга через весьма разнообразные по химическому составу и свойствам органические вещества несравненно возрастает. К тому же эти вещества постоянно поступают в почву и условия их накопления здесь более благоприятны, чем в атмосфере.

К сожалению, влияние на рост растений различных органических веществ, выделяющихся при разрушении растительных остатков, изучено очень слабо, что крайне осложняет оценку этой формы взаимодействий между растениями в лесных биогеоценозах.

Резюмируя сказанное выше, можно утверждать, что аллелопатические отношения между растениями имеют несравненно меньшее значение в формировании и жизни природных биогеоценологических систем, чем конкуренция между растениями за материальные и энергетические ресурсы местообитания. Именно такой точки зрения придерживаются виднейшие

специалисты в области аллелопатии растений — Грюммер, Радемахер и Бёрнер (Grümmer, 1955; Rademacher, 1959; Börner, 1960a, 1961), указывающие на спекулятивность и гипотетичность многих работ по вопросам биохимических взаимодействий между растениями.

Косвенные трансбиотические взаимодействия

Влияние одних растений на другие протекает не только через изменение факторов физической среды экотопов, но осуществляется и посредством животных. В процессе своей жизнедеятельности последние оказывают огромное косвенное влияние на систему установившихся взаимоотношений между растениями в фитоценозе, изменяя эту систему иногда в такой степени, что происходит коренная перестройка лесного биогеоценоза.

Роль вредных насекомых и грызунов в уничтожении семян, подроста и взрослых растений, как и значение пастбы домашнего скота в лесу, хорошо известны. Однако деятельность этих животных не всегда получает достаточно полную биоценотическую интерпретацию, не всегда вскрываются те серьезные нарушения связей и взаимодействий между растениями, которые непосредственно вызываются животными и лежат в основе последующих глубоких изменений состава и строения лесных биогеоценозов.

Растения для большинства животных служат непосредственной пищей, что в конечном счете лежит в основе всех сложных «цепей» и «циклов» питания, развертывающихся между животными в лесу.

Поедая и повреждая определенные виды растений, животные полностью или частично снимают конкурентные влияния одних растений на другие, что сопровождается разрастанием и усилением позиции в составе лесных биогеоценозов растений, не повреждаемых или более устойчивых к воздействиям животных. Эта форма трансбиотических отношений между растениями имеет универсальный характер и осуществляется при участии весьма разнообразных групп животных. Следует подчеркнуть, что различные виды животных обладают избирательной способностью в отношении использования и повреждения различных видов растений, да и способы их воздействий на растения весьма различны. С другой стороны, различные виды растений по-разному реагируют на повреждения животными. Все это вместе взятое, обуславливает очень сложный характер трансбиотических форм отношений между растениями, развертывающихся обычно по схеме: воздействие животного на растение → изменение средообразующей и конкурентной способности растения → реакция его сообитателей на изменение этих свойств.

Но животные могут не только нарушать сложившиеся системы отношений между растениями повреждением и уничтожением некоторых видов, но и поддерживать определенные связи и взаимодействия между растениями. Например, птицы уничтожают огромные массы вредных насекомых и мышевидных грызунов и выступают в роли одного из важнейших факторов, ограничивающих численность и размножение этих групп животных в лесу. Таким образом, они могут благоприятствовать возобновлению и росту некоторых древесных пород и повышать в известной мере их количественное обилие. Известно значение многих птиц в распространении семян и в расширении ареала некоторых древесных пород, что сопровождается внедрением в состав уже сложившихся фитоценозов новых видов, иногда более конкурентоспособных, чем виды-аборигены. Наконец, многие виды насекомых играют важную роль в опылении лесных растений.

Очень сложные взаимодействия между растениями осуществляются через деятельность почвенных животных, особенно беспозвоночных: насе-

комых, нематод, многоножек, ракообразных, паукообразных и т. д. Эти животные играют огромную роль в переработке растительных остатков, в обогащении почв различными соединениями, в изменении органических и водно-физических свойств почв. Состав, численность, а также активность этих животных во многом зависят от присутствия в лесном фитоценозе определенных видов высших растений, поставляющих им пищу. Наличие этих видов служит важным условием их участия в составе биоценоза, активизирует деятельность почвенной фауны в изменении химических и физических свойств почв, что влечет за собой соответствующие реакции со стороны других растений. Известна, например, огромная роль дождевых червей в улучшении структуры и химических свойств почв, которая, однако, проявляется лучше всего только при определенном сочетании древесных пород в лесном фитоценозе. Некоторые животные, напротив, ухудшают водно-физические свойства почвы утаптыванием ее, что может ослаблять конкурентную способность одних видов в их соревновании с другими, более устойчивыми к этому фактору.

Как совершенно особый и весьма специфичный тип трансбиотических взаимодействий между растениями следует рассматривать влияния одних растений на другие через изменение обилия, состава и активности микроорганизмов в почве.

Между высшими растениями и микроорганизмами в лесном биогеоценозе устанавливаются весьма интимные и разнообразные зависимости. Во-первых, микроорганизмы используют и перерабатывают различные по своему составу выделения корней, причем некоторые из этих веществ стимулируют их размножение, а другие, напротив, подавляют. Сильно изменяя условия корневого питания растений и выделяя в процессе своей жизнедеятельности весьма разнообразные продукты, микроорганизмы, в свою очередь, могут стимулировать или задерживать рост и развитие растений.

Важно подчеркнуть, что состав и обилие микроорганизмов в ризосферах и почве зависят от видовой специфики высших растений, корни которых являются фактором не только накопления в почве микроорганизмов, но и отбора их видового состава (Красильников, 1954, 1958; Красильников, Горкина, 1954; Рунов и Кудрина, 1954; Рунов и Еникеева, 1959). Оказывается, различные виды высших растений благоприятствуют развитию определенных групп микроорганизмов и через изменение состава микрофлоры могут влиять на другие растения. Возможность таких косвенных влияний растений друг на друга подтверждается рядом наблюдений и прямых экспериментальных данных, полученных, правда, пока еще в лабораторных условиях (Рунов, Жданникова, 1956; Рунов, Егорова, 1958; Рунов, Еникеева, 1959; Егорова, 1962).

С нарушением соотношений между важнейшими группами микроорганизмов связывают явление токсичности почв, причем непосредственной причиной сдвигов в составе микрофлоры во многих случаях являются сами же растения (Bögnér, 1960a, 1962). Но в целом эта форма трансбиотических отношений между растениями изучена в природных биогеоценозах крайне слабо, хотя, безусловно, играет очень важную роль в жизни леса.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПРОБЛЕМЫ ВЗАИМНЫХ ОТНОШЕНИЙ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ В ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Выше было показано, что взаимоотношения между древесными породами, между ними и растениями нижних ярусов являются одним из существенных факторов, контролирующих и регулирующих состав, строение и динамику лесных биогеоценозов и биогеоценотические процессы, протекающие в них. И поскольку многие лесокультурные и лесохозяйственные

мероприятия преследуют цели изменения состава и строения лесных биогеоценозов, повышения продуктивности и ценных лесоводственных качеств их, то сознательное и целеустремленное управление взаимными отношениями между растениями в лесу является важнейшим звеном теории и практики лесного хозяйства.

В сущности вся сознательная хозяйственная деятельность лесоведа в лесу сводится к управлению взаимными отношениями между растениями, к выключению вредных влияний сорных пород и трав на рост и возобновление ценных пород, к регулированию отношений между деревьями в древостоях ценных пород для выращивания стволов необходимых технических качеств, к устранению вредных влияний взрослых деревьев на подрост и т. д.

Успех любого лесокультурного и лесоводственного мероприятия в лесу во многом зависит от четкого и ясного представления о характере и механизме тех взаимодействий между растениями, которые искусственно видоизменяются и нарушаются лесоводом в целях получения определенного лесоводственного эффекта. И надо сказать, что многие неудачи и просчеты при решении практических задач лесоводства происходят из-за недоучета и незнания механизма и факторов регуляции взаимодействия между растениями в лесных биогеоценозах. Это положение можно бы иллюстрировать большим числом примеров из весьма различных областей лесоводства. Мы, однако, ограничимся здесь только двумя, особенно наглядно демонстрирующими важность конкретных знаний характера и механизма взаимодействий между растениями в лесу.

Во-первых, стоит вспомнить те ошибки в подборе и размещении древесных пород в насаждениях, которые были допущены лесоводами на начальных этапах лесокультурного освоения наших степей. Тогда создавались такие малоустойчивые сочетания древесных пород, как ясеневый «донской» и «нормальный» типы лесных культур. В условиях недостатка почвенной влаги эти насаждения либо не выдерживали натиска со стороны более приспособленных к климату степной зоны сорно-степных трав, либо в них главные породы вытеснялись второстепенными в силу того, что последние оказались более приспособленными к конкуренции за влагу (например, ясень, ильмовые).

Безусловно, одна из актуальнейших задач лесного хозяйства в таежной зоне заключается в восстановлении ценных хвойных массивов и в борьбе с ухудшением состава лесов в процессе смены пород. Успешное решение ее возможно только в том случае, если мы найдем эффективные и экономически выгодные способы борьбы с вредными влияниями сорной растительности на процессы возобновления и рост подроста ценных хвойных пород на концентрированных вырубках, обеспечим защиту новых поколений хвойных пород от тормозящих и угнетающих воздействий мелколиственных пород. Вся практика лесного хозяйства в таежной зоне свидетельствует о том, что без лесоводственного контроля над взаимными отношениями между растениями, без активных мер борьбы с сорными травами и породами в наиболее важные периоды формирования насаждений нельзя добиться успеха в быстром восстановлении ценных лесов.

К сожалению, не всегда еще осознается огромная народнохозяйственная важность своевременного и правильного вмешательства в систему установившихся взаимоотношений между растениями в лесных биогеоценозах. До сих пор наше лесное хозяйство ежегодно несет колоссальные убытки в результате подавления и уничтожения культур и естественного самосева сорной растительностью в начальных фазах их развития на сплошных рубках. Потери ежегодного прироста ценных хвойных пород за счет угнетения малоценными видами лиственных деревьев в пределах только одной Европейской части СССР, видимо, исчисляются десятками

и сотнями тысяч кубометров, что в конечном итоге ведет к увеличению сроков выращивания древесины.

До сих пор в основу многих лесоводственных и лесокультурных мероприятий положены весьма примитивные и подчас неверные представления о характере взаимоотношений между лесобразующими породами, между ними и подростом, травами и кустарничками нижних ярусов. Исследования последних лет со всей определенностью показали, что рост и возобновление древостоев контролируется очень сложным комплексом биоценологических факторов, из числа которых конкуренция за свет не во всех биогеоценологических формациях и типах леса является ведущим и основным. Во многих случаях, чтобы получить наилучший лесоводственный эффект, необходимо регулировать напряженность конкуренции между деревьями за почвенную влагу и минеральное питание, а иногда и другие формы отношений между растениями.

Между тем до настоящего времени на огромных территориях в самых различных типах условий местопроизрастания и типах леса применяются одни и те же установки и технические приемы регулирования взаимных отношений между растениями. Положение осложняется и тем, что наши сведения о характере, и особенно механизме отношений между главнейшими видами лесных растений все еще фрагментарны и далеко не полно отображают все разнообразие конкретных условий формирования биогеоценологических формаций и составляющих их типов леса. Это, безусловно, обезоруживает лесоводственную мысль в управлении сложнейшими процессами, протекающими на огромных лесных территориях нашей страны.

Таким образом, разработка и использование всех лесоводственных приемов улучшения состава и повышения продуктивности лесов должны основываться на глубоком знании условий и факторов, регулирующих взаимоотношения между растениями в лесных биогеоценозах, на разумном и целеустремленном управлении этими отношениями в целях обеспечения наилучшего роста и возобновления ценных пород в лесах нашей страны.

ЖИВОТНЫЙ МИР КАК КОМПОНЕНТ ЛЕСНОГО БИОГЕОЦЕНОЗА

Лес, писал Г. Ф. Морозов (1931, стр. 239), «как рельеф земной поверхности... увеличивает ту поверхность, на которой может развиваться жизнь, но он же и усложняет и разнообразит самые условия жизни». Далее Морозов (стр. 300—302) настоятельно подчеркивает взаимное воздействие среды и связанного с ней биоценоза и, в частности, складывающихся группировок животных.

Специфичность животного мира в зависимости от определенных форм леса и сильная зависимость ряда протекающих в них явлений от животных — один из признаков, характеризующих лес как биогеоценоз.

Процесс развития биогеоценоза сопровождается обычно вселением в него организмов, что влечет за собой становление особых цепей питания, в которые входят и животные как определенное звено. Так, вселение растения, как правило, предопределяет вхождение фитофагов, живущих за его счет; наличие же этих фитофагов привлекает специфических хищников и паразитов. Взаимное приспособление видов друг к другу в специфических условиях развивающегося биогеоценоза формирует популяции животных, которые представляют собой конкретные формы существования их видов (Гиляров, 1954, 1959б) и как таковые входят в цепи питания.

Приспособление того или иного вида животного к климату данной местности также осуществляется в формировании местной популяции. Она характеризуется тем, что, во-первых, амплитуды выносливости входящих в нее организмов соответствуют амплитудам колебаний климатических факторов, а во-вторых, способностью увеличить плотность популяции при благоприятных изменениях окружающей среды, т. е. при снижении силы регуляторов. Увеличение численности должно компенсировать понижение таковой в неблагоприятные годы; если оно не компенсирует или если воздействие неблагоприятного фактора (например, мороза) оказалось слишком мощным, может последовать полная гибель популяции.

Естественно, что в каждом поколении часть популяции, которая не имела возможности использовать благоприятные условия для защиты от неблагоприятных, погибает. Все же остается такое число особей, которое обеспечивает сохранение популяции.

К. Фридерикс (1932) считает необходимым в экологических исследованиях учитывать следующие климатические факторы: солнечное излучение, излучение тепла, температуру воздуха, влажность его и испаряемость, осадки и облачность, ветер, атмосферное давление. Совершенно ясно, что первые два из них определяют третий, а все три вместе создают термический режим. Остальные же создают режим влажности, который для организмов неотъемлем от термического. В самом деле, оптимум и

крайние пределы температуры среды меняются от режима влажности, а характер влагообмена меняется от температуры. Например, при повышенной влажности животные переносят более высокие температуры; при относительно высокой температуре недостаток влаги становится губительным.

Атмосфера в силу своей газообразности оказывается обязательным компонентом любого биогеоценоза и как носитель климата делает воздействие последнего неизбежным и почти независимым от плотности популяций. Постулат о такой независимости воздействия климатических факторов был выдвинут рядом исследователей массовых размножений насекомых в противовес воздействию биотических факторов, результативность которых всегда зависима от плотности популяции. Б. П. Уваров (Uvarov, 1931) писал, что в природе изредка случается отсутствие необходимости конкурировать за пищу, убежище и т. д., но независимость от климатического воздействия — абсурд. Только изменение плотности популяции в замкнутом пространстве влияет на температуру и влажность и этим регулирует воздействие метеорологических элементов. Во всех остальных случаях их воздействие независимо.

Определить, с одной стороны, зависимость животных от биогеоценоза в целом и от других его компонентов, в частности, с другой — воздействия на них самих животных — значит определить роль и возможности последних в поддержании биотического баланса и в его нарушении. Биотический баланс, по Г. Г. Винбергу (1956, 1962 а, б), это уравнение, представляющее, с одной стороны, разность между первичной продукцией и ее деструкцией, т. е. всеми видами ее использования, а с другой — приращение энергии и соответственно биомассы за рассматриваемый период. Изучение роли животных в поддержании или нарушении определенного биотического баланса — основная задача изучения животных как компонентов данных биогеоценозов.

Для решения этой задачи необходимо, во-первых, выявить видовой состав животного мира и численность его (с учетом распределения в пространстве и времени), во-вторых, выяснить взаимодействия животных с растениями, микроорганизмами, друг с другом и с абиотическими компонентами. Характеристике животного мира в лесу уже посвящались работы (Доппельмайр, 1915; Шиперович, 1936, и др.); однако они давали описания лесной фауны, экологические характеристики отдельных видов лесных животных, но еще не касались или очень мало касались всех тех вопросов, которые ставятся в настоящей работе.

В последние два-три десятилетия начались исследования группировок животных, специфичных для определенных типов леса, и их роли в круговороте вещества и энергии (Kühnelt, 1944; Shelford, 1951; Rabeler, 1957, 1962; Trautmann, 1957a, b, и др.).

Учение о биогеоценозах (как и, в частности, биогеогеология) выходит за пределы собственно биологии, так как изучает участие в круговороте энергии и вещества не только биотических, но и абиотических компонентов.

Попытки ограничить рассмотрение трофодинамических связей животных пределами биоценоза в классическом его понимании (Викторов, 1960) не выдерживают критики с точки зрения современных воззрений на круговорот энергии и вещества (от солнца и почвы к зеленым растениям, к животным и от биоценоза к почве), так как рассматривают не весь цикл их превращения, а лишь биотическую его часть.

Для того чтобы наглядно представить место и роль животных в процессе круговорота и превращения вещества и энергии в биогеоценозе, мы воспользуемся схемой, составленной Одумами (Odum Н., 1956; Odum Е., 1959), внося в нее некоторые изменения (рис. 42а). Часть солнечной энергии (E_1) потребляется зелеными растениями, которые, используя пи-

тательные вещества из почвы, фотосинтетически создают общую (валовую) продукцию (P) сообщества; зеленые растения (и хемосинтезирующие микробы, не показанные на схеме) — продуценты сообщества; они представляют собой первый трофический уровень (I). В процессе фотосинтеза (и хемосинтеза), а также с дыханием продуцентов часть энергии деградирует в тепло (D_1) и рассеивается в пространство. Остаток общей продукции после этого выделения тепла и представляет собой чистую

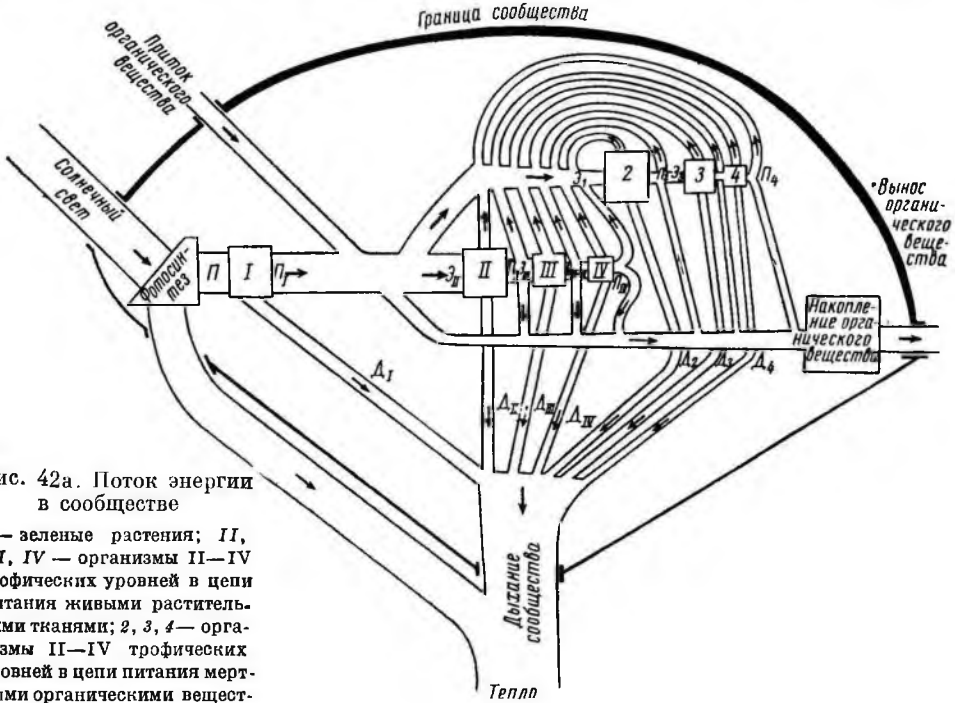


Рис. 42а. Поток энергии в сообществе

I — зеленые растения; II , III , IV — организмы II—IV трофических уровней в цепи питания живыми растительными тканями; 2, 3, 4 — организмы II—IV трофических уровней в цепи питания мертвыми органическими веществами. Дополнительные описания в тексте

первичную продукцию (P_1), которая становится предметом потребления. К первичной продукции данного биогеоценоза добавляется приток органического вещества извне, например в виде иммиграции животных или использования растительной массы, поедаемой за пределами биогеоценоза некоторыми растительноядными обитателями.

Животные (и некоторые другие организмы) в биогеоценозе распределяются по следующим трофическим уровням:

II — фитофаги, питающиеся зелеными растениями (в том числе не только по хищническому типу, но и паразитически, и не только животные и микроорганизмы, но и растения), а также потребители автотрофных микроорганизмов;

III — хищники и паразиты, живущие за счет фитофагов и потребителей автотрофных организмов, а также фитофаги, питающиеся паразитическими растениями;

IV — хищники и паразиты, живущие за счет организмов III трофического уровня.

Если рис. 42а повернуть так, чтобы растения (I трофический уровень) оказались внизу, то над ними расположатся фитофаги (II уровень) и хищники первого и второго порядка (III и IV уровни). Эта «пирамида» характерна тем, что величины каждого последующего уровня меньше предыдущего. Величины могут быть выражены числом особей («пирамида

чисел»), массой или весом («пирамида биомасс») или показателями энергии («пирамида энергии»). Пирамиду эту обычно называют экологической, но правильнее называть трофической.

Продолжая рассмотрение схемы (в ее нормальном положении), мы видим, что на каждом уровне потребляется некоторое количество энергии (E_n), часть ее расходуется на дыхание (D_n), т. е. деградирует в тепло, а остаток представляет собой чистую продукцию данного уровня (P_n).

На схеме видно, что, помимо основного потока продукции по среднему каналу слева направо, некоторая часть ее уходит в «нижний канал», расположенный под средней горизонталью и показывающий накапливаемый запас органического вещества. Сюда относится часть вещества, которая не потреблена представителями следующего уровня и еще не поступила в разложение (в частности, запас древесины, которая выполняет уже не метаболические, а скелетные функции). Сюда входит и вещество животных, которые еще живут, а также трупы, еще не начавшие разлагаться. Иначе говоря, здесь представлен весь запас живого и мертвого органического вещества, накопившегося в биогеоценозе. Отсюда происходит и вынос органического вещества в виде, например, эмиграции животных, выноса какой-либо части опада стоком вод или эмигрирующими животными и т. п.

Другая часть поступает в «верхний канал» (над средней горизонталью), ведущий к разлагающимся организмам. В этот поток входят все виды опада растений, а также выделения животных. Отмершее накопленное вещество, по мере разложения, также входит в этот поток. Мертвая древесина может, иногда даже не теряя связи с живыми частями растений, подвергнуться воздействию разлагающих организмов; другие же виды мертвого органического вещества подвергаются разложению, как правило, после падения на поверхность почвы.

Разложение органического вещества в опаде, подстилке и других горизонтах почвы осуществляется при участии почвенных сапрофагов и сапрофитов, среди которых видное место занимают животные. Разлагающиеся надземные части мертвой древесины стоячих деревьев — сфера деятельности сапрофагов и сапрофитов (в том числе и микроорганизмов), живущих на деревьях; после опада этих частей дерева или после вывала таких деревьев происходит сукцессия: «древоядные» группировки сапрофагов и сапрофитов постепенно уступают место почвенным, живущим за счет органических остатков, утрачивающих специфические особенности исходных организмов. Сроки этой сукцессии определяются состоянием разлагающейся древесины.

Изложенное показывает, что когда некоторые части растительных организмов прекращают отправление физиологических функций и (вне зависимости от сохранения или прекращения связи с организмом в целом) становятся мертвым органическим веществом, они все еще сохраняют значение первичной продукции сообщества. Продукция автотрофных организмов и в этом состоянии служит основанием трофической пирамиды, т. е. источником пищевой энергии для организмов следующих уровней, но уже в другом составе. Учтем, что к опадающему растительному веществу присоединяются вещества животного происхождения и останки микроорганизмов. Таким образом, и в «верхнем канале» располагаются (параллельно средней горизонтали) свои трофические уровни:

1 — органические вещества растительного и животного происхождения и останки микроорганизмов;

2 — сапрофаги и сапрофиты из мезо- и микрофауны и флоры;

3 — фитофаги, хищники и паразиты (животные, растения и микроорганизмы), живущие за счет организмов второго трофического уровня;

4 — хищники и паразиты, живущие за счет организмов третьего трофического уровня.

Организмы, живущие за счет разлагающегося вещества (как и черпающие энергию от живых автотрофных организмов), образуют вторую трофическую пирамиду, из которой также часть энергии рассеивается через дыхание в форме тепла, часть (не потребленная последующими уровнями) возвращается в тот же поток, а некоторая часть поступает в накопление вещества (сапрпель, торф).

Весьма важно, что большую часть вещества в «верхнем потоке» микроорганизмы минерализуют, т. е. разлагают до элементов, которые совместно с гуминами и другими веществами почвы поступают в питание растений. Таким образом и замыкается круговорот вещества и энергии.

В отдельных случаях вопрос об отнесении какого-либо организма к тому или иному уровню может усложниться. Так, хищники и паразиты могут нападать на организмы не только непосредственно предшествующих им трофических уровней, но и других и даже не из «своей» пирамиды. Например, ряд зерноядных птиц выкармливает птенцов насекомыми (растительнойядность и плотоядность), ряд насекомых-энтомофагов питается и фитофагами, и сапрофагами и т. д. У некоторых видов изменение питания связано с временем года, тогда распределение по уровням можно относить к сезонам. У других изменение характера питания связано с различными популяциями и распределение будет зональным (ландшафтным, стациальным). Но комплексность питания может быть и постоянной (во времени и в пространстве), тогда вид должен быть отнесен к нескольким уровням в соответствии со степенью его участия в потреблении того или иного вещества. С биогеоценологической точки зрения это один из вопросов, имеющих большой интерес, так как биохимический состав вещества, разумеется, меняется в зависимости от характера корма.

Основные выводы, которые мы можем сделать из схемы потока энергии (рис. 42а), заключается в следующем.

Первичная продукция, образуемая за счет единственного источника энергии — солнечного света, представляет собой запас потенциальной (пищевой или химической) энергии, которая может: 1) поступить в живом виде в пищу организмам второго уровня (фитофагам); 2) поступить после отмирания в пищу организмам второго уровня (сапрофагам и сапрофитам); 3) накапливаться на некоторое время в живой или мертвой биомассе и после отмирания поступить в разложение и в пищу сапрофагам и сапрофитам.

В каждом биогеоценозе специфика и количественное соотношение этих трех потоков определяют его трофическую структуру и характер биогеоценологических процессов, которые сохраняются с небольшими колебаниями в пределах многолетних средних; этим определяется существование конкретного биогеоценоза.

Изменения плотности популяции животных, в частности массовое размножение, представляют собой изменение соотношения между потоками: увеличение доли вещества и энергии, потребляемых организмами вторых трофических уровней — фитофагами (например, вредителями листвы и хвои) и сапрофагами (например, ксилофагами), и соответственное уменьшение в накоплении органического вещества (главным образом, запаса древесины); это в лесных сообществах может приводить к гибели древостоя и к сукцессии биогеоценоза (Рафес, 1964).

В любом биогеоценозе животные — лишь потребители готового органического вещества; однако при этой общей для них особенности роль их в превращении вещества и энергии может быть весьма различной. Одни питаются растительным веществом (живым или отмершим), другие — животными же (растительнойядными или плотоядными).

Хотя исходным ресурсом для всех животных и служит растительное вещество, все же их нельзя рассматривать как организмы, только пара-

зителирующие на зеленых растениях. С геохимической и биогеоценологической точек зрения одна из главнейших функций животных в природе состоит в ускорении круговорота вещества и энергии. Накопленное растительностью вещество с течением времени переходит в почву. Однако значительная доля растительной массы, особенно в лесных сообществах (в виде древесины), надолго выбывает из обмена веществ; использование же древесины ксилофагами вовлекает поедаемую часть ее в круговорот и ускоряет минерализацию. Зеленая масса, которая в значительной части ежегодно (в лесах умеренной зоны) опадает и поступает в подстилку, минерализуется быстрее древесины, однако не в том же году. Поедание зеленой массы фитофагами ускоряет минерализацию и этой части растительного вещества. Таким образом, в лесном биогеоценозе (как и в других), кроме части растительного вещества, переходящего в почву непосредственно, часть его используется на образование массы животных и поступает в почву в форме продуктов их жизнедеятельности и трупов.

Роль животных в биогеоценологических процессах состоит не только в ускорении минерализации, но и в перераспределении органического вещества. При переходе в почву вещества растений в ходе отмирания, т. е. без участия гетеротрофных организмов, процесс минерализации был бы очень длительным, а распределение вещества было бы «пятнистым», отражая распределение растений по территории.

Ускоряя минерализацию и осуществляя перераспределение органического вещества внутри биогеоценоза и за его пределами (вследствие своей подвижности), животные оказывают влияние на эволюцию биогеоценоза. Они воздействуют на почвенные процессы, на физиологическое состояние растительности, а тем самым на естественное возобновление и смену пород и даже вызывают сукцессии биогеоценозов, как об этом было и еще будет сказано.

Изложенное о связях животных с другими компонентами биогеоценоза приводит к выводу, что количественное увеличение потока вещества и энергии в цепи питания от растений к фитофагам, например при массовом размножении вредителей, вызывает противодействие со стороны потребителей («врагов») последних, мощность этих потребителей усиливается, благодаря увеличению кормовой базы. С другой стороны, рост популяции фитофагов резко сдерживается истощением кормового ресурса. Однако если все эти регуляторы подавляют массовое размножение фитофагов, но кормовые растения истощили свои возможности к восстановлению, лесной биогеоценоз данного типа гибнет и происходит сукцессия.

Трофические связи всегда бывают ведущими (решающими) во взаимоотношениях животных между собой и с другими компонентами биогеоценоза. Наличие корма определяет вхождение организма в данный биогеоценоз, а питание определяет обмен веществом и энергией в этом звене цепи. При наличии корма организм адаптируется к гидротермическим условиям существования и к биотическим факторам среды, что выражается в выборе убежища, формировании суточного и сезонного ритма жизни, установлении фенологических сроков развития, форм жизнедеятельности и т. д., вплоть до приобретения морфологических особенностей («морфы»). Из этого следует, что от изучения пищевых связей (точнее, анализируя все стороны их) необходимо переходить к изучению всевозможных других связей и их систем. В этом задача биогеоценологического исследования.

То, что каждому типу леса свойственна определенная фауна, объясняется в первую очередь спецификой состава растительности, влекущей за собой специфику растительноядных животных и микроорганизмов. Биоценотический комплекс данного типа леса определяет специфику

органических остатков и тем самым видовой состав сапрофагов, копрофагов и некрофагов. Видовой состав потребителей растительности и органических остатков определяет фауну хищников и паразитов.

Кормовые связи создают специфические для каждого типа леса цепи питания, а в конечном счете создается геохимическая характеристика данного биогеоценоза, т. е. специфическая характеристика миграции химических элементов.

Вхождение животных в биогеоценоз, а также пространственное размещение в нем определяется цепями питания. Большинство беспозвоночных-фитофагов живет непосредственно на своем субстрате. Но и те животные, которые имеют убежища не на кормовом субстрате, связаны в своей жизнедеятельности с определенными участками биогеоценоза. Эти участки определяются для питания — местонахождением корма, для убежища — возможностями его постройки и специфическими требованиями к гигротермическому режиму микростанции. Питание фитофагов определяется непосредственно спецификой растительности. Однако и гигротермический режим в любом участке биогеоценоза, а в особенности лесного, определяется растительностью, которая создает микроклимат (фитоклимат).

Важно, что древостой — основа лесного биогеоценоза — создает, как уже говорилось, особую форму земной поверхности. Обусловленная древостоем сложная дифференциация жизненного пространства под пологом леса представляет собой важную особенность обитания животных в лесу (Дошпельмайр, 1915).

Каждому типу леса свойственны специфические возможности для размещения животных, определяемые ярусностью, формами крон, характеристикой подлеска и травяного покрова, а также характером почвы, что, в свою очередь, создает многообразные микроклиматические особенности. Все эти условия среды обеспечивают экологические ниши животных — обитателей леса — и определяют емкость для них данного типа леса. Так формируется животный мир последнего в пространственном отношении.

Распределение животных по ярусам и горизонтам не неизбежно; гнездящаяся в дупле ствола белка кормится в кроне; грызуны, живущие в норах, питаются на поверхности почвы; многие разившиеся в кроне гусеницы уходят на окукливание в почву; есть насекомые, которые развиваются в почве, а во взрослом состоянии большую часть времени проводят на лету. Эти явления, с одной стороны, характеризуют большую или меньшую привязанность животного к ярусу, а с другой — изменения в составе ярусных группировок по периодам (суточные, сезонные и пр.). Поскольку такого типа переходы относятся к фенологическим явлениям, т. е. связаны с определенными периодами, вполне закономерно говорить о сезонных аспектах группировок животных.

Распределение во времени может проявляться не только в перегруппировках по ярусам, но и в изменениях состава животного мира лесного биогеоценоза в целом. Так, часть животных связана с тем или иным ярусом или лесным биогеоценозом в течение всей жизни, деятельность некоторых может выходить за его пределы (например, гнездование в лесу, охота — в окрестных открытых пространствах) или охватывать несколько типов лесных биогеоценозов (например, смежные участки леса разного состава по породам), у некоторых же связь с лесным биогеоценозом может быть сезонной. Примерами последнего варианта могут быть улетающие на зиму птицы или зимующий в лесах клоп-черепашка.

По радиусу жизнедеятельности следует разделить животных на три группы: 1) радиус жизнедеятельности не выходит за пределы данного биогеоценоза или его части; 2) территорию деятельности представляет данный биогеоценоз в целом, а эпизодически животное выходит и за его пределы; 3) радиус жизнедеятельности распространяется на несколько

биогеоценозов. Беспозвоночные обитатели леса в большинстве своем относятся к первой, частично — ко второй группам, а позвоночные — главным образом к третьей группе. Деятельностью животных, относящихся ко второй и третьей группам, частично осуществляется приток извне вещества и энергии, а также вынос за пределы биогеоценоза (см. рис. 42а). Здесь уместно отметить, что «биогеоценоз без обязательного привнесения извне органической материи, почвы, зачатков растений, животных и т. д.» (Арнольди К. В. и Л. В., 1963) просто немыслим, так как таким условием исключается обмен между биогеоценозами. В природе же приток и вынос осуществляется и при помощи абиотических факторов (сток, ветер) и непосредственным «обменом форм» (термин Беклемишева, 1951).

В зависимости от величины радиуса жизнедеятельности одна популяция животных может быть связана с одним или несколькими биогеоценозами. Верность (термин Беклемишева, 1931) данного вида тому или иному биогеоценозу определяется по обилию и по характеру связи с ним (гнездование, питание, прохождение через территорию). Таким образом, степень связи животных с разными типами биогеоценозов может быть различной. Все же для каждого из них характерны виды животных (фаунистический состав) и амплитуды колебаний их численности.

Биогеоценологическая значимость животных в огромной мере определяется характером их питания; следовательно, обилие особей отдельных видов в группировках должно учитываться обязательно.

Определяя обилие тех или иных видов, мы называем доминантами («доминантными видами», «предоминантами») таких, которые численно превосходят других по плотности популяций. Доминантные виды не только физиономически характеризуют группировку. Относительно устойчивое обилие конкретного вида животного в каком-либо месте дает основание считать, что данная среда для него благоприятна. Однако чтобы установить взаимное соответствие вида и его местообитания, следует выявить характер их взаимодействий и сравнить его с характером таковых в других местообитаниях, соответственно сравнивая и показатели обилия. Тогда окажется, что в одном биогеоценозе этот вид численно доминирует, а в другом подавлен; следовательно, в первом он — преферент, а во втором — отступающий вид.

Следует оговорить, что доминанты, составляя главную часть биомассы, имеют большое количественное значение в круговороте вещества, однако они не могут исчерпывающим образом характеризовать биогеоценоз. Различия в обилии могут быть следствием разнообразных причин и их сочетаний. Качественные различия характеризуются видами — индикаторами (специфическими видами), присутствующими в данном биогеоценозе и отсутствующими в других. Например, группа дубовых орехотворок (типичные монофаги) — индикаторы для лесов с участием дуба в сравнении с лесами, где дуб отсутствует, и для древесного яруса в дубраве в сравнении с другими синузиями этого леса.

Разнообразные связи животных между собой, а также животных с другими компонентами биогеоценоза В. Н. Беклемишев (1951) сводит к следующим четырем типам: 1) топические (изменение условий мест обитания), 2) трофические (питание), 3) фабрические (использование для фабрикации сооружений) и 4) форические (форезия, т. е. перенесение). Очень важно установленное в той же работе определение, что связь между организмами представляет собой взаимодействие популяций, результат которого может быть выражен количественно. В классификации связей, разработанной Одумом (Odum E., 1954, 1959), также было учтено влияние процесса взаимодействия на участвующие в нем популяции, выражающиеся либо в приросте, либо в убыли ее живого вещества (без количественных определений).

Для оценки значения взаимодействий между компонентами биогеоценоза совершенно необходимо их количественное определение. Этой оценке относительно легче поддаются трофические отношения между биотическими компонентами, в частности между растениями (в состоянии вегетации или разложения) и их потребителями (фитофагами, сапрофитами, сапрофагами), а также между различными видами животных, питающихся друг другом. В настоящее время уже практически возможно измерить переход вещества и энергии от одного трофического уровня к другому (Винберг, 1962 а, б и др.).

Фабрические связи, выделенные Беклемишевым, возникают в редчайших случаях, когда в качестве материала для постройки убежища служат части живых организмов, например листья для гнезда пчелы-листореза (*Megachile*). Выделение фабрических связей в самостоятельный тип нельзя считать убедительно обоснованным; они имеют двойкий характер. Рассматривая такие взаимодействия со стороны жертвы, допустимо отнести их к хищничеству, так как растение, теряющее лист, терпит одинаковый урон вне зависимости от характера его использования. Однако в данном случае насекомое использует его для постройки гнезда, т. е. получает положительный эффект «топического типа» — улучшение условий среды. Количественное определение этих явлений пока не разработано.

Топическими связями Беклемишев считал воздействие и на движение воды и воздуха, и на освещение, на температуру, влажность, химические свойства воздуха и почвы и т. п. Однако следует заметить, что здесь нет прямого взаимодействия между двумя организмами, а есть восприятие одним из них условий среды, порождаемых или изменяемых деятельностью другого. Это, по В. Н. Сукачеву (1956), трансбиотические связи, т. е. взаимодействия через абиотические компоненты биогеоценоза. Следует заметить, что и при прямых («контактных», по В. Н. Сукачеву) взаимодействиях между двумя партнерами возникает косвенные связи, т. е. взаимодействия с «третьими» (их может быть несколько) популяциями. Иначе говоря, любое взаимодействие имеет косвенное влияние на среду, т. е. и на компоненты биогеоценоза, и на происходящие в нем процессы.

С косвенными воздействиями связано явление, которое именуется метабиозом. Это использование организмами условий среды, созданных группировкой других организмов, которая перестала существовать. Здесь мы видим сукцессию группировок в местообитании, ресурсы которого в определенный период соответствовали потребностям некоторой группировки, но были ею полностью использованы и изменены; они перестали удовлетворять предыдущую группировку, но стали пригодны для последующей.

Из этого следует, что топические связи не выражаются в прямом обмене веществом и энергией, но влияют на распределение популяций в биогеоценозе и могут воздействовать на изменение их плотности. Исследование их количественного значения необходимо.

К примерам фабрических связей относится перенос семян с колючками на шерсти млекопитающих, перенос личинок-триунгулинов маек (*Meloidae*) пчелами родов *Halictus*, *Andrena*, перенос нематод (*Anguillulidae*) на посещающих падаль жуках, дождевых червях, клещах и др. Взаимодействие растений-энтомофилов с насекомыми-опылителями состоит из «хищничества» (животное питается растением в форме его продукта — пыльцы и нектара) и форезии (растение в форме пыльцы переносится животным). Совершенно аналогично этому питание позвоночных сочными плодами с разносом их семян.

Излагаемый ниже материал о деятельности позвоночных и беспозвоночных животных разделен по отдельным главам.

Позвоночные менее связаны со спецификой растительности. Растительноядные же беспозвоночные часто тесно связаны с определенными видами растений (при этом фитофагам сопутствуют их хищники, паразиты и комменсалы, образуя консорции), а почвообитатели — с определенными почвенными разновидностями, населяемыми специфическими микробценозами.

Однако не только в этом выражаются различия. Масса позвоночных в биогеоценозе представляется сравнительно немногими, но относительно крупными особями, нередко связанными с несколькими типами биогеоценозов. Этой мегафауне противопоставляются макрофауна (мелкие позвоночные), мезо- и микрофауна (беспозвоночные). Масса последних характерна большим числом сравнительно мелких особей, зачастую связанных с определенным типом биогеоценоза.

Позвоночные в силу большого радиуса своей деятельности реже «верны» одному биогеоценозу или, точнее говоря, типу биогеоценоза; их жизнь нередко связана с несколькими.

Однако было бы неправильным судить о роли животного в жизни биогеоценоза, как это видно из всего вышеизложенного, только по его массе. Еще Б. Б. Полынов указывал, что ошибочное игнорирование значения геологической деятельности организмов связано с привычкой судить о значении вещества по его массе (Перельман, 1961). Столь же ошибочным было бы суждение по массе о биогеоценотическом значении того или иного животного. Необходимо учитывать все формы взаимодействия животного со всеми другими компонентами биогеоценоза.

БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ФИТОФАГИ В ЛЕСНОМ БИОГЕОЦЕНОЗЕ

Беспозвоночные фитофаги имеют очень большое значение в жизни лесного биогеоценоза, в частности в круговороте вещества и энергии в нем. Оно определяется тем, что беспозвоночные потребляют почти 40% создаваемого растениями вещества и создают новую, животную протоплазму (доля позвоночных в этом процессе гораздо меньше). Масса выделений в процессе жизнедеятельности беспозвоночных животных, а затем масса их трупов также составляет значительную часть органического вещества, поступающего в почву.

Выявление роли, выполняемой беспозвоночными фитофагами в лесном биогеоценозе, естественно, должно сопровождаться учетом воздействия на них плотоядных, питающихся фитофагами, а также хищников второго порядка, т. е. питающихся плотоядными же, а также беспозвоночных, потребляющих органические остатки (некрофагов, сапрофагов, копрофагов), и, наконец, тех плотоядных, которые живут за счет этих беспозвоночных. Описанию группы беспозвоночных, живущих за счет органических остатков в почве и активно воздействующих на происходящие в ней процессы, посвящена специальная глава этой книги.

Обилие относящихся к этой проблеме отдельных вопросов, весьма различная степень их изученности, а также недостаток места, все это вынудило в ряде случаев ограничиться для иллюстрации явлений лишь отдельными примерами и ссылками на литературу. Основной материал почерпнут из мира насекомых, которые занимают доминирующее положение среди беспозвоночных фитофагов в биогеоценозе.

В настоящей главе рассматривается деятельность лишь тех фитофагов, которые живут за счет древесных и кустарниковых пород. В сравнении с этой группой потребители растений травяного и мохового покрова играют количественно незначительную роль в биогеоценологических процессах; они и гораздо меньше изучены. Однако рассмотрение деятельности

обитателей почвенной растительности очень важно и должно найти свое место в исследованиях лесных биогеоценозов.

Фитофаги в биогеоценозе распределяются по своим кормовым растениям; за ними же следуют сопутствующие им виды паразитов, хищников, комменсалов («нахлебников»). В результате создается «фауна»¹ отдельных растений и определенных видов растений. Растение служит основой для группировки консорции, т. е. сочетания разнородных организмов, тесно связанных в своей жизнедеятельности, например дуб со свойственными ему паразитами из мира микроорганизмов, растений и животных, эпифитами (лишайники, мхи), симбионтами (микориза, микробы ризосферы) и пр. (Раменский, 1952). Растение в консортивной группе служит ее основой, для каждого члена консорции — в большей или меньшей мере субстратом, а по ряду взаимодействий — партнером в жизненной деятельности. Наряду с консорцией целесообразно пользоваться принятым в зарубежной литературе термином «консорты» (латинск. *consortes*, единств. число — *consors*), т. е. организмы-партнеры. Данные исследований в Англии, СССР, Швеции и на Кипре показали, что консортивные связи складывались в течение четвертичного периода (Southwood, 1961). Совершенно очевидно, что состав консорций в связи с соответствующим участком почвы и окружающей атмосферой обуславливает специфику обмена веществом и энергией в данном пункте биогеоценоза.

Поскольку консортивные связи филогенетически закреплены (они специфичны для каждого вида), можно считать, что на каждом растении одного вида в одних и тех же условиях среды создается (с большей или меньшей полнотой) одна и та же консорция. В соответствии с другими биогеоценозическими условиями на растении того же вида может сложиться и иная консорция.

Большинство растительоядных беспозвоночных тесно связано с определенными растениями: иногда — с отдельными видами (монофаги), иногда — с группами близких видов (олигофаги), а меньшее число — многоядны (полифаги). Так как каждый вид растения в лесу входит в определенную синузию, то и растительоядные животные, как и связанные с растениями микроорганизмы, входят в соответствующую синузимальную консорцию.

Таким образом, в комплекс живых организмов биогеоценоза, т. е. в биоценоз, входят синузимальные консорции, состоящие из популяционных консорций, слагающихся, в свою очередь, из консорций отдельных растений. Однако и в такой индивидуальной консорции можно выявить обособленные элементы. Они представляются в виде обособленных группировок, связанных с определенным местом на растении или его органом. Так, Уинстон (Winston, 1956) в числе обитателей желудей называет живущих за счет их тканей насекомых и плесневых грибов, связанных с ними энтомофагов и мицетофагов, вторичных энтомофагов и пр. К такого типа микрогруппировкам следует отнести обитателей полостей, имеющихся внутри стволов (Hirschmann, 1954). Особые группировки беспозвоночных (хищников, комменсалов, паразитов) и микроорганизмов слагаются в ходах короедов (Зиновьев, 1958) и других стволовых вредителей.

В исследованиях консортивных связей (Арнольди Л., 1960; Арнольди Л. и Лавренко, 1960; Арнольди Л., Борисова, 1962) принято считать монофагию (питание за счет одного вида растения) связью первой степени, связи с несколькими близкими (систематически, биохимически или морфологически) видами (олигофагия) относить ко второй степени, а бо-

¹ «Фауна» — маленькая фауна, т. е. комплекс видов, населяющих небольшое обособленное пространство.

лее широкие связи — к третьей степени. Как правило, монофаги связаны с отдельными видовыми популяциями, олигофаги — с синузиями, а полифаги могут быть связаны с несколькими синузиями. Что же касается нерастительных, то виды, характеризующиеся узкой валентностью, тяготеют к группировкам, населяющим популяции. Поливалентные виды (например, хищники) могут входить даже не в одну, а в несколько группировок.

При этом олигофагия какого-либо хищника может быть основана не на систематической близости его жертв, а на близости или даже общности убежищ, либо на сходстве форм жизнедеятельности. Например, саксауловая коровка (*Brumus jacobsoni* Var.), приспособившаяся к галлам листоблошек на саксауле, питается и тлями, и трипсами (Савойская, 1955). Пшорн-Вальхер и Цвельфер (Pschorn-Walcher, Zwölfer, 1956) показывают сложение группировок организмов, живущих за счет пихтовых хермесов. У хищников-полифагов жертвы могут быть систематически очень далеки друг от друга. Таким образом и среди хищников намечаются консортивные связи различных степеней. В частности, это выражается в том, что при консортивных связях первой степени радиус деятельности хищника относительно мал и убежище его близко к убежищу жертвы или совпадает с ним. При связях же третьей степени радиус деятельности хищника велик, а убежище его, как правило, бывает удалено от убежищ его жертв.

Как уже отмечалось, группировки животных (как и сами растения) травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов играют относительно малую роль в лесном биогеоценозе. Ведущая роль в лесных биогеоценологических процессах принадлежит консорциям ярусов деревьев и кустарников, особенно первых. Беспозвоночные, живущие за счет древесных растений (особенно господствующей породы), могут оказывать решающее влияние на обмен веществом и энергией в лесном биогеоценозе.

Особенности питания связывают беспозвоночных фитофагов не только с определенным кормовым растением, но и с определенным местом на нем. Выше уже приводились примеры формирования обособленных группировок внутри консорции древесного растения. Если рассматривать отдельные горизонты лесного биогеоценоза, то дендрофильных беспозвоночных, или, правильнее, беспозвоночных-дендробионтов, можно разделить на обитателей крон, стволов и корневых систем. Деятельность этих фитофагов может привести к повреждениям у растений: 1) генеративных органов (нарушается размножение), 2) тканей зеленой массы (нарушаются воздушное питание и транспирация), 3) тканей коры, перидермы и древесины (нарушается передвижение растворов и пластических веществ, а также деятельность камбия), 4) корневых систем (нарушается водное и минеральное питание).

Ясно, что и обмен веществом и энергией между деревьями и их обитателями приурочен к тем или иным горизонтам или ярусам. Интенсивность участия насекомых в этих процессах может быть весьма различной и в ряде случаев приводит к гибели растения. Например, оголение крон массовыми хвоегрызущими (а иногда и листогрызущими) вредителями приводит к усыханию и гибели деревьев; к таким же результатам может привести нападение хрущей на корневые системы или массовое поражение сосудов стволовыми вредителями.

Важно отметить, что происшедшее в каком-либо ярусе биогеоценоза нарушение обычных взаимодействий не остается локальным. Так, массовое размножение листогрызущих насекомых создает их концентрацию в кроне, нарушает нормальное состояние кормового растения, вызывает изменения в его физиологических процессах и во взаимодействии с почвой, что нарушает ее режим и т. д.; с другой стороны, уничтожение листвы

разреживает полог и изменяет микроклимат; вместе с тем в крону привлекаются обилием пищи хищники и паразиты размножившегося насекомого, развиваются его эпизоотии, а следовательно, размножаются болезнетворные организмы. Таким образом, очагом возникновения отклоняющихся от нормы процессов являются кроны, но в компенсаторных процессах в различной мере участвуют все компоненты биогеоценоза.

Процессы обмена веществом и энергией в любом биогеоценозе меняются качественно и количественно и в течение суток, и в течение года. В пределах суток форма и степень участия в этих процессах беспозвоночных-фитофагов зависит от специфических особенностей видов. Однако в умеренном поясе в большинстве случаев их роль в ночные часы падает, поскольку у пойкилотермных животных в эти периоды деятельность понижается.

В отношении сезонных изменений в первую очередь следует отметить, что качественный и количественный состав группировок беспозвоночных в консорциях, как и состав входящих в них популяций, на протяжении года меняется. Сменяются стадии развития, а следовательно, и характер взаимодействий; некоторые виды на определенных стадиях переходят в другие горизонты (например, из крон в почву), в другие консорции и даже в другие биогеоценозы (переход на зимовку из степи в лес). Ряд особей гибнет от разных причин, а из яиц вылупляются новые поколения. Из этого следует, что консорциям свойственны сезонные аспекты и что в различные периоды меняется характер обмена веществом и энергией. Консортивные связи определяют приуроченность стадий жизненного цикла фитофага к фенологическим датам развития кормового растения в данных условиях среды (Сарек, 1962). Например, питание одних потребителей зеленой массы может быть приурочено к весне, когда растущий лист богат белком и водой, а других — к летне-осеннему периоду, когда лист богаче углеводами и балластными веществами (Кожанчилов, 1960). В каждой конкретной цепи питания можно установить фенологические сроки этих изменений. Обмен веществом и энергией в каждой цепи питания теоретически может быть измерен, но фактических материалов в этом отношении собрано еще ничтожное количество. Однако можно сказать, что в лесах умеренных широт наиболее интенсивны взаимодействия растительности и фитофагов весной и в начале лета, когда большинство последних (в частности, массовых вредителей) находится в питающихся стадиях.

Сезонность появления некоторых фитофагов (точнее, определенных фаз их развития) бывает ограничена жесткими фенологическими сроками. В частности, появление питающейся стадии животного должно совпасть с появлением потребного корма. Это условие совпадения может стать решающим в развитии или подавлении массового размножения некоторых вредителей (Thalenhorst, 1951). Так, многими работами (Schütte, 1957, 1959; Thalenhorst, 1960, и др.) установлена необходимость совпадения сроков вылупления гусениц зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.) и распускания почек дуба. А. С. Моравская (1957) многолетними исследованиями показала, что видовой состав основных потребителей листьев дуба в Теллермановском лесу одинаков и на ранней и на поздней формах этого вида, однако на поздней листва распускается на 20—30 дней позднее, а потому численность их в 3,7 раза меньше. Приуроченность развития этих насекомых к ранней форме приводит к тому, что гусеницы, вылупившиеся на деревьях поздней формы, иногда гибнут от голода. Подтверждая это наблюдение в отношении дубовой листовертки, А. С. Данилевский и И. Г. Бей-Биенко (1958) высказывают мнение, что это объясняется недавним вхождением поздней формы дуба в дубравы лесостепи. Самка малого елового пилильщика (*Pristiphora abietina* Christ.) может откладывать яйца лишь в начавшие распускаться почки, уже

сбросившие чешуйки, но еще с хвоей в виде компактной массы (Ohnesorge, 1958). Отсутствие для ряда самок возможности отложить яйца значительно снижает численность потомства.

Изменения группировок беспозвоночных в консорциях отдельных деревьев могут зависеть не только от смен времени года, но и от других причин. В частности, население обитателей коры и древесины находится в прямой зависимости от физиологического состояния дерева. Состав ассоциаций стволовых вредителей и живущих за их счет организмов обогащается и в разной мере сменяется по мере ослабления дерева на протяжении нескольких лет. Эти зависимости были вскрыты З. С. Головянко (1926) и в дальнейшем разработаны рядом исследователей (Ильинский, 1928, 1931, 1958; Зиновьев, 1958; Jamnický, 1958, и др.). В этой связи важно отметить, что составляющие такие группировки виды входят в фауну данного биогеоценоза и в соответствующие синузидальные и популяционные консорции, а в консорции конкретных деревьев могут входить лишь в случае потери их сопротивляемости.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ФИТОФАГОВ С ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ

Жизнь за счет растительности, как известно, отнюдь не ставит фитофагов на положение паразитов. Потребление фитофагами органического вещества, создаваемого растениями-продуцентами, ускоряет его круговорот, способствует минерализации и тем самым созданию нового органического вещества.

Чтобы определить роль растительоядных беспозвоночных в биогеоценозе, следует выявить, во-первых, характер потребления ими растительной массы, во-вторых, изменения, которые происходят в почве при поступлении в нее животного вещества вместо растительного. Вместе с тем подлежат рассмотрению также способности растений к защите от фитофагов. Для оценки значения растительоядных беспозвоночных в лесном биогеоценозе следует количественно оценить процессы превращения вещества и энергии от растения к фитофагу и от него к почве.

Однако эти взаимосвязи не могут осуществляться автономно; они косвенно влияют на другие процессы, а сами находятся под их влиянием; в частности, взаимодействия фитофагов с почвой в большей мере проходят через посредство других организмов. Растительоядные беспозвоночные находятся во взаимодействиях (помимо растений и почвы) с другими животными и с микроорганизмами; вся жизнедеятельность фитофагов находится под влиянием атмосферы. Это создает очень сложную сеть связей, которая порождает цепь явлений, происходящих в биогеоценозе.

Беспозвоночные фитофаги специализируются на питании либо зеленой массой (хлорофиллоносными тканями), либо генеративными органами, а живущие за счет древесной и кустарниковой растительности — еще и камбием и древесиной, в разной мере функционирующими, отмирающими или уже отмершими. Последняя группа ослабляет растение, но не физиологически, а механически, ухудшая скелетные функции древесины.

Вред, наносимый растительоядными животными, выражается в трех явлениях: 1) поранение, т. е. нарушение целостности растительного организма с разрушением незначительного объема тканей, но открывающее доступ для наружной атмосферы (нарушается внутренний газовый и гигротермический режим) и для болезнетворных микроорганизмов; 2) более значительное уничтожение тканей, а иногда и органов, что усугубляет нарушение целостности растительного организма, добавляя к потерям вещества еще и снижение (иногда прекращение) физиологических функций, выполнявшихся съеденными тканями и органами; 3) на-

рушение нормального физиологического состояния, т. е. наступление болезни.

Поранение, в том числе и наносимое животным, не обязательно сопровождается заболеванием, поскольку не каждое повреждение нарушает нормальное физиологическое состояние растения, выработавшееся «...как результат приспособления к определенной экологической обстановке» (Талиев, 1930). Местное повреждение растения вызывает патологический процесс, который нельзя еще считать болезнью, если оно не отражается на организме в целом, не затрагивает все его элементы и функции (Слепян, 1962).

Например, на механическом повреждении коры, вследствие опшмыгивания, могут создаваться условия для заселения этого места златками; усилившийся в качестве ответной реакции приток питательных веществ создает здесь камбиальный наплыв (каллюсный валик), а в результате перерыв сосудистой системы в одном месте компенсируется током по остальным сосудистым пучкам, и дерево продолжает расти. Однако дальнейшее нападение златок (ряд видов которых привлекается камбиальными наплывами) приводит к окольцеванию ствола их ходами, разрыву сосудистой системы и нарушению движения пластических веществ, что создает перебой в работе клеточной системы в целом; это уже становится заболеванием растения. Обычная бесперебойная работа листьев, корней и стебля обеспечивает нормальную деятельность всех клеток, причем они находятся в состоянии тургора под влиянием скопления клеточного сока. Вот почему показатели сосущей силы дерева или показатели осмотического давления могут служить признаками его здорового или больного состояния. Потери листья, вследствие обеднения насекомыми, нередко восстанавливаются в том же сезоне. Потери же хвои могут вызывать значительное ослабление, способствующее заселению их стволовыми вредителями.

Повреждения так называемыми сосущими вредителями (клещами, тлями, щитовками и т. п.) не нарушают целостности организма; наносимый укол используется вредителем, следовательно, доступ внутрь растения из окружающей атмосферы закрыт. Однако при таких повреждениях происходит интоксикация растения выделениями фитофага.

Очень важно, ведут ли вредители открытый образ жизни (остаются снаружи растения) или скрытый (развиваются внутри тканей), передвигаются ли свободно или прикрепляются (например, червецы или щитовки). Скрытоживущие и прикрепленные вредители, по существу, паразитируют на растениях.

Важно подчеркнуть, что фитофаги могут потреблять живые или отмершие части растений. В первом случае происходит не только количественный поток вещества: первичная продукция биогеоценоза (растительное вещество) расходуется на образование вторичной (животной) продукции. Помимо этого, нарушается физиологическое состояние растений, а тем самым ухудшается их продуцирование. Во втором случае, т. е. при потреблении отмерших частей растения, животные не ухудшают их состояния, а ускоряют процесс разложения, чем повышают интенсивность круговорота вещества и энергии.

Защитные реакции растений группируются в шесть основных типов: 1) восстановление потерь или избыточное продуцирование, 2) выработка веществ, создающих биохимическую или физиологическую непригодность тканей для питания, 3) активное воздействие на фитофага, 4) образование защитной ткани, 5) локализация вредного воздействия, 6) механическая защита. Эти формы защиты могут комбинироваться.

Возможной потере генеративных органов каждое живое существо противопоставляет стремление к максимальной плодовитости; семенная про-

дукция во много раз превышает минимум, обеспечивающий возобновление. Потеря зеленой массы может оказаться несущественной, так как деревья в большинстве случаев образуют больше листы, чем это необходимо для их нормального роста и развития. Однако потеря ассимиляционного аппарата скажется в уменьшении прироста древесины и в изменении качества и количества ежегодного опада (что отразится на почвенных процессах). Восстановление физиологического состояния деревьев может задержаться или даже не произойти совсем.

Биохимическая непригодность данного растения для питания, а иногда даже токсичность для конкретного вида животного все же не представляет собой абсолютной неповреждаемости. Массовые вредители после оголения основного (предпочитаемого) кормового растения или при отсутствии его в данном месте переходят на другие, обычно ими почти не повреждаемые (Kovacevic, 1956; Japcovic, 1958; Загайкевич, 1959; Клерас, 1959; Gauss, 1960, и др.). «Недостаточная пригодность» может быть только специфической: данный вид растения по своей биохимической природе не обеспечивает нормального развития данного вредителя (в нормальные сроки, до нормальных размеров и с нормальной продуктивностью). Недостаточная пригодность растения обычно связана с условиями данной части ареала или с условиями (в частности, почвенными) данного места произрастания. Неповреждаемость таких растений и сама их недостаточная пригодность определяются условиями среды данного биогеоценоза для населяющей его популяции фитофага.

Питание не на предпочитаемых растениях снижает накопление жировых веществ, понижает устойчивость к заболеваниям и вызывает общее ослабление и подавленность популяции (Kurir, 1952; Гурьянова, 1954; Бельговский, 1955; Бурнашева, 1955; Басурманова, 1958; Steger, 1962, и др.). В отношении, например, непарного шелкопряда (*Ocneria dispar* L.) это хорошо показано работами Д. Ф. Руднева (1936, 1962), В. Л. Циопкало (1940), Курир (Kurir, 1953), А. В. Ликвентова (1954) и др. И. В. Кожанчиков (1951) показал зависимость питания дендрофильных чешуекрылых даже от сезонных изменений химизма кормовых растений и, следовательно, необходимость адаптации химизма обмена питающихся стадий насекомого к естественной динамике химизма кормового субстрата. Это объясняет отмеченную П. М. Рафесом (1960) недостаточную пригодность для развития непарного шелкопряда в Нарынских песках тех видов тополей, которые принято считать предпочитаемыми, и совпадает с выводом Н. М. Эдельман (1956) об ограниченности в отдельных зонах круга пород, предпочитаемых непарником, вопреки представлению о его широкой полифагии.

М. М. Падий (1959) показал, что ряд стволовых вредителей, выявленных в Сибири на лиственнице, в условиях Украины не только не вредят ей, но и не заселяют ее. Вместе с тем сосняки в Приамурье, где господствует лиственница, поражаются вредителями, специфичными для последней (Тарасова, 1962). Выявлены различия в распространении и вредоносности лиственничного трипса (*Taeniothrips laricivorus* Krat.) на лиственнице в северной Германии, Франции и Швейцарии с указанием зависимости от высоты над уровнем моря, а также от условий посадки (Vietinghoff-Riesch, 1957). Исследованиями в Германии и в Дании установлена различная поражаемость псевдотсуги хермесом *Giletella cooleyi* (Gill.), в частности, в зависимости от ее происхождения из различных мест Северной Америки (Teucher, 1955; Petersen, Soegaard, 1958).

У лиственничной листовертки (*Zeiraphera griseana* Hb.) обнаружены две генетически различные, изолированные в половом отношении расы, населяющие одну местность, развивающиеся одна на лиственнице, другая на сосне (Bovey, Maksymov, 1959). Выявлены вещества, привлекающие или отпугивающие фитофага и тем самым обеспечивающие ему по-

селение на предпочитаемом субстрате (Hesse et al., 1955; Fisher, 1956; Merker, 1956a; Adlung, 1957; Chararas, 1960a). Поселение на освещенных или затененных частях растений различных видов дендрофильных тлей определяется главным образом не гигротермическими, а их кормовыми потребностями, так как различия в освещенности меняют состав белков растения (Фомичева, 1962). Повышенная выживаемость хвоегрызущих вредителей на ослабленных соснах объясняется понижением в ее хвое содержания эфирных масел, токсически действующих на гусениц (Гримальский, 1959, 1961a, б). Руднев (1962) на основании анализа многих исследований приходит к выводам о присущей растениям природной устойчивости к листо-хвоегрызущим насекомым; эта устойчивость колеблется в зависимости от условий произрастания, погоды, возраста деревьев и пр. Высказано предположение (Bevan, 1958), что биохимическая непригодность зеленой массы для питания насекомых присуща молодым, жизнеспособным деревьям. Например, сосняк, посаженный в Англии в 1921 г., рос без повреждений до 1953 г., когда значительная площадь его была оголена сосновой пяденицей, предпочитающей 30-летние древостои.

Исследованиями Эдельман (1963) показана зависимость физиологического состояния фитофагов от биохимического состава корма. В частности, длительное питание растениями определенного состава определяет динамику накопления и траты резервных веществ у насекомых, а также определяет их требования к качеству корма. Изменения в составе сахаров и азота в кормовых растениях вызывают соответствующие изменения в содержании жиров и азотистых веществ в теле насекомых. Кислотность экскрементов изменяется с кислотностью клеточного сока растений. Несовпадение сезонных изменений биохимического состава растений с требованиями насекомых не только подавляет размножение последних, но может вызвать их гибель.

Показанная В. И. Гримальским (1961a, б) возможность изменений в содержании эфирных масел в хвое сосны в благоприятном соотношении обеспечивает улучшение корма гусениц, но в обратном случае создает его токсичность. Другой пример активного воздействия растений на фитофага — токсичность древесины некоторых пород для термитов (Sen-Sarma, 1963). В насаждениях тополей с энергичным ростом наблюдалось зарастание ходов малого осиинового скрипуна (*Saperda populnea* L.) и гибель до 75—100% личинок (Kudler, 1961).

Известна способность растения к образованию каллюса, закрывающего поранение. Примером защиты может служить и способность дерева образовывать раневую перидерму в местах сосания хермесов, предохраняющую от дальнейшего вреда (Oechsler, 1962). Образование каллюса стало основой специфической защитной реакции от некоторых фитофагов: инкапсулирование их в тератозе или галле. При этом орган растения имеет возможность выполнять свои физиологические функции, а фитофаг приспособливается к развитию в тератозе или галле.

Примером механической защиты дерева от нападения вредителей может служить толщина коры (Kriebel, 1954).

Приведенные описания далеко не исчерпывают многообразия защитных реакций растения, но характеризуют типы их и позволяют сделать некоторые выводы.

Во-первых, характер защитной реакции определяется филогенезом взаимных приспособлений фитофага и растения. Так, у ряда стволовых вредителей выработались инстинкты нападения на ослабленные растения. Возбудители галлов приспособились к развитию за счет новообразований, а их кормовые растения — к продолжению роста и развитию. Во-вторых, все типы защитных реакций обеспечиваются не простыми взаимодействиями растения и фитофага, а находятся в зависимости от усло-

вй среды. Иначе говоря, растение и фитофаг взаимодействуют, как две популяции, участвующие в метаболических процессах конкретного биогеоценоза, влияющие на них и подверженные влиянию всех изменений, происходящих в его жизни (Weingärtner, 1962).

Наибольшая пригодность, приводящая к предпочтительности данного вида растения, определяется лишь для монофагов (питающихся одним видом растения). Полифаги имеют несколько предпочитаемых видов, зачастую (но не всегда) систематически близких между собой (Кондаков, 1963; Прозоров и др., 1963).

Наибольшее предпочтение вредитель оказывает тому виду, который в данном биогеоценозе обеспечивает максимальную биохимическую ценность и не обладает отпугивающими, а тем более токсическими качествами (Friend, 1958; Thorsteinson, 1960).

Макфедьен (Macfadyen, 1963) дает методику определения эффективности корма и интенсивности обмена веществ в зависимости от различных факторов среды. Сравнение величин калорийности корма, тканей тела и экскрементов дает возможность объяснить предпочтение и дать объективную оценку условий для роста и развития животного, в частности, фитофага.

Устойчивость, по Р. Пайнтеру (1953), определяется как наличие у данного вида растения наследственных свойств, влияющих на конечные размеры вреда, который может причинить данный вид фитофага. Кроме того, может быть «ложная» устойчивость растения, которая обусловлена либо тем, что уязвимая стадия развития растения проходит достаточно быстро или падает на период ничтожного воздействия фитофага, либо искусственным или случайным совпадением благоприятных условий для роста и развития.

В лесохозяйственной практике «ложная» устойчивость имеет очень большое значение: создание благоприятных условий и, в частности, обеспечение сроков развития, при которых растение «ускользает» от повреждений, представляет собой одну из основ лесохозяйственных мероприятий для защиты древостоя от вредителей.

Так, упомянутые выше исследования Гримальского показывают закономерности, связывающие биохимические кормовые особенности хвои с разностями лесных почв. Рядом исследований выявлена различная поражаемость вредителями тех или иных пород в зависимости от их смешения в древостоях (Turner, 1952; Kinghorn, 1954; Westveld, 1954; Vietinghoff-Riesch, 1957; Courtois et al., 1960), от густоты посадок (Лозовой, 1956; Стебаев и Поливанова, 1959) и других условий ведения лесного хозяйства, в частности от характера рубок.

Ряд приведенных примеров убедительно доказывает, что мощность защитных реакций находится в прямой зависимости в первую очередь от физиологического состояния дерева. Поскольку же физиологическое состояние дерева зависит от условий произрастания, постольку сила его защитных реакций определяется местом произрастания (тип леса, характер данной лесной территории и пр.) и временем (возраст данного дерева и всего древостоя, условия данного года и пр.). Из этого следует, что «истинная» (наследственная) устойчивость может изменяться в зависимости от условий среды и четкое разграничение ее с «приобретенной» устойчивостью затруднительно.

Способность дерева сохранять жизнеспособность и даже развиваться и давать прирост обеспечивает его устойчивость. Она определяется способностью к защитным реакциям и к созданию новых клеток и тканей. Устойчивость древостоя, как и устойчивость лесного биогеоценоза в целом, казалось бы, зависит от устойчивости составляющих его деревьев. Но следует подчеркнуть, что, во-первых, это обоюдная взаимозависимость. Во-вторых, сохранение древостоя обеспечивается сохранением не всех де-

ревьев, а постоянной дифференциацией, при которой сохраняются наиболее устойчивые особи за счет гибели слабых.

Опять-таки и в этом отношении сказывается специфичность биогеоценозов и их типов, так как она обуславливает характер приспособлений растений к защите, а фитофагов — к ее преодолению. Есть авторы (De Leon, 1954), сомневающиеся в том, что истинная резистентность растений существует, так как рано или поздно вредитель ее преодолевает.

Представление о колебаниях устойчивости леса к вредным воздействиям со стороны и абиотических факторов и организмов наиболее детально разработал Швердтфегер (Schwerdtfeger, 1954, 1957) в большой сводке «Болезни леса»; в ней есть специальные главы и о поражаемости дерева и о поражаемости древостоя. В. Н. Старк (1961) сделал краткий обзор данных об устойчивости лесных насаждений к повреждениям. Оба названных автора намечают пути повышения устойчивости леса; рекомендациям по ведению лесного хозяйства, обеспечивающим защиту леса, посвящены и другие работы (Francke-Grossmann, 1953; Pschorn-Walcher, 1958, и др.), а также специальный доклад А. Вуте (Voûte, 1960) на V Всемирном лесном конгрессе.

Доступность древесины для заселения стволовыми вредителями по смыслу слов равнозначна отсутствию устойчивости. Однако это справедливо лишь в отношении тех видов фитофагов, которые нападают хотя и на ослабленные, но все же на живые деревья. Работами А. И. Ильинского (1928, 1931, 1958) было выявлено, что по мере усыхания и отмирания древесины, состав заселяющих ее вредителей закономерно сменяется. Ряд дальнейших исследований выявил сукцессии на различных породах (Schimitschek, 1952—1953; Mogren, 1955; Valenta, 1960; Мамаев, 1961; Рафес, 1962; Jahn, 1962; Линдеман, 1964, и др.), причем четко показано, что некоторые обитатели древесины ведут себя, как паразиты, а некоторые — как сапрофаги. Первые поселяются обязательно в живом дереве и на такой стадии ослабления, которая обеспечивает продолжение вегетации до выхода взрослой стадии нового поколения вредителя. Они нуждаются в том, чтобы движение соков в заболони поддерживало необходимые питательные свойства, и эти виды никогда не поражают поваленных деревьев. Вторые заселяют лишь отмершую древесину, а некоторые из них нуждаются в той или иной степени ее разложения. Промежуточные формы заселяют дерево за некоторое время до его отмирания, но развитие их потомства протекает в мертвой древесине.

Смены группировок ксилофагов определяются метабиозом, т. е. тем, что каждая предыдущая использует условия среды до тех пор, пока они не становятся для нее непригодными, но зато вполне приемлемыми для последующей группировки.

Такие требования к кормовому растению, которое служит и субстратом для гнездования, привели к выработке ряда приспособлений у обитателей древесины для предохранения от защитных реакций растений, а у хозяев — для поддержания своей жизнеспособности при заселении.

Давно отмеченная способность хвойных пород заливать ходы короедов смолой или камедью создала упрощенное представление о понижении ее выделения как признаке не только ослабления защитной реакции дерева, но и обеспечения короедов условиями для развития. Экспериментальное изучение заселения показало, что первое истечение смолы от нанесенного поранения заливает не свыше 12—14% вточившихся особей, а второе истечение (у разных видов растений в различные сроки) не оказывает влияния, так как насекомые уже продвинулись в ходы на значительные расстояния (Chararas, 1959a). Исследования показали, что способность выделять смолу служит менее надежным признаком поражаемости дерева, чем осмотическое давление. По многим данным (Callahan, 1955; Merker, 1956b, 1960; Zwölfer, 1957; Chararas, 1959a, b, 1961,

1962; Chararas et al., 1960, 1962; Vité, Rudinsky, 1962; Schimitschek, Wienke, 1963, и др.), осмотическое давление изменяется от того, что нарушение влагообеспеченности дерева приводит к повышенной концентрации клеточного сока, за которой следует повышение сосущей силы; нормальная полупроницаемость клеток уступает место необратимой проницаемости, происходит резкий скачок осмотического давления и гибель клеток. В связи с этим есть данные не только по зависимости короедов от этого условия, но и по зависимости усыхания от их деятельности.

Установлено, что именно колебания осмотического давления в дереве определяют его доступность для короедов (Merker, 1956b, 1960; Zwölfer, 1957; Chararas, 1959b, 1960a, b, c, 1961; Courtois, Chararas, Charitos, 1960). Установлено и то, что осмотическое давление зависит, в частности, от водного обмена дерева; на сходных предпосылках основаны исследования, сопоставляющие поражаемость дерева короедами со скоростью токов воды в сосудах (Kraemer, 1953; Georgescu, Nitu, Tutunaru, 1960). Понижение обеспеченности водой создает условия и для поселения толовой пятнистой златки (Рафес, 1956).

Известно, что доступность деревьев для поселения короедов увеличивается с возрастом, а также от ослабления древостоев неправильными рубками, промышленными газами и другими вредными воздействиями (Погоріляк, 1962; Погоріляк, 1962; Pfeffer, 1963, и др.).

Нарушения нормального осмотического давления, способствующие ослаблению дерева и тем самым подавлению его устойчивости, сопровождаются образованием химических соединений, привлекающих короедов, и вместе с тем снижением пищевой ценности тканей луба и заболони (падением содержания углеводов). Короеды же приспособляются к поеданию тканей с недостаточной питательностью. При этом хемотропизм имеет не только качественную, но и количественную специфику. Так, терпеновые испарения (в основном, α -пинен) привлекают большого соснового лубоеда, но лишь при некотором снижении концентрации против нормы; максимальное выделение служит защитой от жуков, а погибающее дерево с истощением терпенов не привлекает их (Chararas, Berton, 1961).

В ряде случаев ксилофагам требуется обеспечение специфических условий развития. Так, амброзиевые грибы, которыми питаются личинки полосатого древесинника (*Xyloterus lineatus* Ol.), способны повысить нужное для его питания содержание азота в заболони до потребного уровня; но для самих грибов необходима влажность заболони 42—62% (Chararas, 1961). Таким образом, включение симбионтного гриба в трофическую связь короеда с деревом делает взаимозависимым содержание азота и влажность.

Емкость какого-либо растения по отношению к тем или иным фитофагам можно определить, как некий предел потери тканей и нарушения обычного физиологического состояния, при котором рост и развитие растения продолжается (хотя бы в минимальной степени). Изложенное выше показывает, что потребление растительного вещества фитофагами имеет значение не только для трансформации биомассы. Фитофаги, уменьшая массу растений и увеличивая свою, повышают свою жизнедеятельность и подавляют таковую у растительности.

Данные о емкости в соотношении к плотности популяции вредителей служат основой для прогнозирования их массового размножения и определения необходимости мероприятий по их истреблению.

Разумеется, с биологической и хозяйственной точек зрения важно определять емкость древостоя, а не отдельных деревьев, так как отношения деревьев и фитофагов складываются как взаимодействие популяций, находящихся в определенных условиях, т. е. в пределах биоценозов.

В каждом лесном биогеоценозе есть много видов беспозвоночных, которые характеризуются и малой численностью особей, и незначительными колебаниями этой численности. Вместе с тем бывает несколько (сравнительно мало) видов, характеризующихся большими колебаниями численности особей в популяциях, плотность которых иногда достигает колоссальных величин.

Широко распространено разделение фитофагов на две группы: 1) индифферентные виды и 2) вредители; в числе последних выделяются массовые вредители. Индифферентными называют виды, которые хотя и питаются веществом растений, но их питание практически не ощущимо, так как численность их мала, а потому количество съеденного вещества невелико, и физиологическое состояние растений оказывается ненарушенным. Эти виды поэтому даже не причисляются к вредителям, хотя в некоторых условиях вред от них с хозяйственной точки зрения проявляется, и внимания они заслуживают (Eidmann H., 1949; Neugebauer, 1951; Brauns, 1953; Воронцов, 1955; Рафес, 1960; Gauss, 1960; Postner, 1961). Массовые вредители, накапливаясь в огромных количествах, наносят колоссальный урон и в различные периоды очень заметно меняют соотношения животного и растительного вещества, поступающего в почву. Ауэр (Auer, 1961), например, сообщает, что плотность популяции листовёртки (*Zeiraphera griseana* Hb.) в период кульминации размножения увеличилась в 18 500 раз! Остальные (немассовые) вредители в различной мере потребляют вещество растений, но ежегодные показатели их деятельности можно считать мало отличающимися от многолетних средних.

Таким образом, потребителей растительной массы, с точки зрения емкости последней, можно относить к следующим группам, соответствующим степеням их мощности: 1) наносящие не учитываемый вред (индифферентные виды); 2) наносящие вред, не превышающий емкости (вредители, урон от которых характеризуется небольшими колебаниями и, как правило, не достигает пределов емкости); 3) вредители, потребности которых в периоды нарастания численности превышают пределы емкости. Такое деление показывает, что первые две группы беспозвоночных не нарушают нормального круговорота вещества в биогеоценозе, при котором деревья накапливают годичный прирост древесины и дают обычный ежегодный опад, так что часть его постепенно переходит в почву. Нормальными и обычными мы называем величины, которые близки к многолетним средним, т. е. их колебания не нарушают нормального состояния данного биогеоценоза. Лишь третья группа (массовые вредители) способна нарушить и нормальное накопление растительной массы и нормальный переход части ее в почву.

В тех случаях, когда вредители третьей группы не достигают критической (т. е. опасной для древостоя) численности, можно согласиться с мнением, что «животные в целом широко симбионтны в своих отношениях с растительностью...», питаясь их излишками и не нанося им ущерба, опасного для жизни» (Alee et al., 1949).

Хенсон и Старк (Henson, Stark, 1959) предлагают различать три степени численности популяций массовых вредителей. «Терпимой» численностью называется такая, при которой не используется избыток биологической продукции кормового растения; «критической», когда используется больше избытка, но менее всей продукции (это приводит к потерям годичного прироста); при «нетерпимой» используется не только годичная, но и продукция предыдущих лет, что приводит к гибели кормовых растений. Старк (Stark, 1961) предлагает термин «интенсивность популяций», выражающий соотношение численности вредителя и кормовых запасов; этот термин соответствует «относительной плотности» некоторых других исследователей.

В отношении фитофагов ограничивающую роль будет играть емкость растительности как источника питания. Емкость растительности как первичной продукции биогеоценоза определяется количеством и качеством вещества, а следовательно, и его энергетическим значением. Она ограничивает величину создания вторичной продукции, т. е. биомассы фитофагов, иначе говоря, определяет ее емкость для следующих трофических уровней — плотоядных организмов.

Ежегодные колебания в накоплении продукции разных уровней, зависящие от колебаний в условиях погоды, почвенных условий и т. д., меняют и пределы емкостей. В этих колебаниях значительную роль могут играть массовые вредители, когда плотность их популяций становится, по Хенсону и Старку, нетерпимой или хотя бы критической.

Потери деревьев при массовом размножении вредителей не исчерпываются истреблением ассимиляционного аппарата, который у лиственных пород в той или иной мере (особенно в первые годы) восстанавливается. Потеря листвы приводит к временному прекращению ассимиляции и резкому сокращению транспирации. Восстановление листвы происходит за счет резервных питательных веществ; интенсивность восстановления находится в прямой зависимости от условий произрастания и погоды. По А. И. Ильинскому (1959), новая листва нередко поражается мучнистой росой, не успевшие одревеснеть побеги побиваются морозом. Ослабление деревьев заметно проявляется обычно в период максимума массового размножения вредителей, когда у наиболее развитых и энергично растущих деревьев, по внешнему виду здоровых, прирост может резко упасть, на 40% и более. На средних по росту и развитию деревьях ослабление проявляется резко: хуже восстанавливается листва, почвенные растворы подтягиваются к кронам за счет водяных побегов. У наиболее плохо развитых и плохо растущих деревьев усыхают вершины, они заселяются стволовыми вредителями и поражаются трахеомикозом. При наличии очагов этих вредителей и болезней в пораженных массовым размножением непарного шелкопряда древостоях усыхание деревьев убыстряется их деятельностью, что может привести деревья к гибели. Если этого не происходит, то после кризиса массового размножения непарного шелкопряда древостой начинает оздоравливаться. Цикл с начала ослабления до оуправления насаждений, поврежденных непарником, длится 10—12 лет, потери на приросте достигают 25—50%. Эти потери на приросте, связанные с понижением физиологической деятельности деревьев и их побего-производительной способности, обосновывают и неуклонное снижение образования листвы, происходящее в течение вспышки массового размножения вредителей.

Хвойные породы умеренных зон (кроме лиственницы) болезненнее переносят потерю зеленой массы, чем лиственные, так как способны ежегодно восстанавливать лишь часть потерянной хвои.

По данным Швердтфегера (Schwerdtfeger, 1957), сосна располагает большими резервами, чем ель. У сосны потери восстанавливаются дополнительным ростом оставшейся хвои (даже ростом пеньков хвои), образованием вторичных коротких побегов из покоящихся почек между хвойниками, розеточных побегов (несущих ненормальную хвою, образующуюся за счет последних ресурсов перед гибелью дерева). Ель не только обладает меньшей способностью возобновления, но страдает еще и от ожога камбия, который обычно защищен хвоей; поэтому жаркие периоды после оголения мешают восстановлению ельников.

Однако восстановившаяся после объедания хвоя качественно отличается от первичной. По данным А. С. Рожкова, Б. П. Сендаровича и К. Н. Дановича (1962), восстановленная хвоя лиственницы отличается от первичной большими размерами, но содержит меньше углеводов, жиров и белка. Недостаток питательных веществ ухудшает физиологиче-

ское состояние гусениц сибирского шелкопряда, а повышенная влажность изменяет ход физико-химических процессов в их организме, понижая холодостойкость.

Наблюдения над деревьями, у которых под воздействием вредителей уменьшается количество ассимиляционного аппарата, показывают снижение прироста древесины и усыхание вершин; однако зависимость изменений продукции от этих потерь нередко бывает чрезвычайно сложной (Моисеенко, Кожевников, 1963; Brown, 1963; Kulman et al., 1963; O'Neil, 1963, и др.). Так, некоторая потеря хвои иногда в том же году сопровождается повышением прироста древесины, а снижение его происходит позднее; сложны и зависимости плодоношения от потери хвои (Сарек, 1962а).

Следовательно, массовое нападение фитофагов на растительность любого (и в частности, лесного) биогеоценоза приводит не только к повышению количества трансформации растительного вещества в животное и таким образом к изменению состава органических остатков, поступающих в почву. Помимо этого нарушения геохимического круговорота, происходит снижение продукции зеленой растительности, что изменяет самую основу биогеоценологических процессов в лесу. Вместе с тем понижается устойчивость древостоя, что, по выражению Швердтфегера (Schwerdtfeger, 1957), вызывает «цепное заболевание» (Kettenkrankheit), т. е. цепь заболеваний, могущих привести к очень тяжелым последствиям вплоть до гибели древостоя, т. е. к сукцессии биогеоценоза.

Одно из частых последствий объединения зеленой массы и последующего ослабления древостоя — заселение его стволовыми вредителями.

ЗАВИСИМОСТЬ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ФИТОФАГОВ ОТ ПОЧВЫ

Для многих беспозвоночных почва служит средой обитания. Эти животные зависят от почвы, как от субстрата, в котором прокладывают ходы или устраивают камеры (колыбельки). От почвы зависят их гигротермические условия и газовый режим. Разумеется, почва как среда воздействует на жизнедеятельность своих обитателей, изменения ее состояния отражаются на характере их метаболических процессов. Эти вопросы рассматриваются лишь в отношении организмов, живущих за счет органических остатков и участвующих в почвенных процессах; им посвящена специальная глава этой книги.

Связи почвы с фитофагами рассматриваются с двух сторон: 1) зависимость фитофагов от почвы, проявляющаяся через растения, и 2) зависимость почвы от фитофагов в связи с поступлением в нее продуктов их жизнедеятельности, а после смерти — трупов; вторая группа связей, определяющая воздействие животных на почву и, в частности, поступление в нее органических веществ животного происхождения, будет рассмотрена ниже.

Зависимость фитофагов от почвы хотя и осуществляется через кормовые растения, но проявляется совершенно четко. В. Н. Старк еще в 1926 г. опубликовал наблюдение, что осины, растущие на мергельных, перегнойно-карбонатных и болотистых почвах, меньше страдают от вредителей (хотя их было обнаружено 25 видов), чем на борových песках (где они были поражены сердцевидной гнилью и 67 видами вредителей). Он же указывает (Старк, 1931), что сосняки, у которых корни находились в подзолистом горизонте или на поверхности ортштейнового, сильнее страдали от насекомых, чем те, у которых корни либо не дошли до подзолистого горизонта, либо находились между подзолом и ортштейном; из сосен же, росших на черноольховых трясинах и по окраинам болот, максимально были заселены вредителями те деревья, у которых корни соприкасались с вивианитовым горизонтом. Уже тогда Старк (1926)

проводил опыты внесения удобрений и выявил их угнетающее воздействие на развитие некоторых вредителей. Усиление деятельности вредителей в зависимости от плохих почвенных условий отмечается за последнее время все чаще и чаще (Головянко, 1952; Zwölfer, 1953; Zinecker, 1957; Niechziol, 1958a, b; Руднев, 1958, 1959, 1961, и др.). В связи с этим развиваются экспериментальные работы, в процессе которых выясняется сущность воздействия почвы на фитофагов и одновременно разрабатываются способы удобрения, не только улучшающие состояние растений, но и подавляющие жизнеспособность вредителей (Büttner, 1956, 1959; Zwölfer, 1957; Oldiges, 1958, 1959, 1960; Merker, 1958, 1961, 1962a; Schwenke, 1960, 1961).

С точки зрения взаимодействия беспозвоночных и почвы можно учесть связь воды и азота в почве и в деревьях. В обзорных работах Швенке (Schwenke, 1961, 1962b, 1963) отмечает, что: 1) влажность почвы нужна для растворения нужных корням питательных веществ, для активации гумуса (преобразования кислого перегноя) микроорганизмами и для внесения дождевыми червями частиц гумуса в минеральный слой почвы; 2) длительный недостаток воды снижает дыхание растений и тем самым увеличивает содержание неокисленных сахаров, повышает ассимиляцию и тем самым образование углеводов (в том числе сахаров), повышает осмотическое давление; 3) хорошее снабжение водой обеспечивает переход ее из коллоидов в клеточный сок и хорошее снабжение азотом, что усиливает рост корней, повышает ассимиляцию, транспирацию и содержание белка. Достаточная влажность почвы ограничивает относительную долю сахара; в результате либо от недостатка сахара, либо от избытка белка снижается кормовая ценность листьев, что сдерживает размножение фитофагов. Выше, в разделе о фитофагах — потребителях древесины, отмечалась еще и зависимость защитных реакций дерева от осмотического давления. Такие условия произрастания, благоприятные для роста растений и подавляющие размножение хвое- и листогрызущих вредителей, характерны для мало поражаемых последними биогеоценозов; их можно создать и искусственно внесением удобрений, главным образом азотных. Недостаток воды в почве вызывает недостаток в дереве и влаги, и азота (в результате ограничения его доставки микроорганизмами); происходит смещение в соотношении белок:углевод в пользу последнего, а именно сахара. Это повышает кормовую ценность листьев для насекомых — фитофагов, снижает их смертность; повышаются процент самок и половая продуктивность, что и приводит к массовому размножению.

В работах Меркера (Merker, 1962a, b) очень важно указание на то, что изменение качества корма, зависящее от почвенных условий, имеет решающее значение для популяций фитофагов лишь при наличии дополнительных условий среды. Так, например, повышенная концентрация питательных веществ не во всяких условиях бывает использована; в частности, короеды наносят главный вред в лесах II и III бонитета, где увеличение концентрации сахара на 50% бывает гораздо реже, чем в лесах IV и V бонитетов, которых они избегают. Воздействие недостаточности корма в тургесцентных растениях на состояние и численность фитофагов сказывается лишь в сочетании с дождливыми погодными условиями. Вместе с тем Меркер выявляет два направления, по которым удобрения воздействуют на фитофагов: косвенное, через изменение физиологического состояния растений, и прямое (выявлено радиоактивными индикаторами), через проникновение в организм фитофагов содержащихся в удобрениях частиц азота, кальция, фосфора, цезия и пр., что нарушает обмен веществ. Из этого следует, что прямое токсическое значение могут иметь и не искусственно внесенные частицы почвы.

Наряду с признанием повышения устойчивости при удобрении лесов, растущих на бедных почвах, отмечается недостаточное выяснение при-

чип подавления насекомых (Francke-Grossmann, 1963). Подчеркивается опасность, что повышение азота, подавляющее деятельность вредителей хвои и листвы, стимулирует вредоносность сосущих вредителей, в частности паутинных клещей; возникает необходимость детального изучения воздействия удобрений на организмы растений и животных и изучения возможных изменений в биогеоценозах вследствие того, что повышение азота подавляет одних животных, а у других вызывает повышение жизнедеятельности (Schwerdtfeger, 1962; Thalenhorst, 1963). Одной из задач экспериментального удобрения лесных почв Таленхорст (1963) ставит выявление вопроса, как трофическая связь «питательное вещество — растение — животное» входит в комплексную систему биотических и абиотических факторов, определяющих плотность популяции вредителя; иными словами, исследуется биогеоценотическое значение удобрения, его место в круговороте вещества.

Значение физиологического состояния древостоя для возникновения массового размножения вредителей показано в другой работе Меркера (Merker, 1960), но особенно детально разобрано Д. Ф. Рудневым (1962), который показал, что условия произрастания регулируют не только питательные особенности растительных тканей, но и их защитные свойства (см. выше, раздел о питании беспозвоночных растениями).

ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ФИТОФАГОВ МЕЖДУ СОБОЙ И С ДРУГИМИ ЖИВОТНЫМИ

Животные фитофаги, главным образом беспозвоночные, составляют основную массу потребителей растительного вещества, а животные, живущие за счет фитофагов, регулируют деятельность последних. Большинство паразитов и хищников консортивно тесно связано с фитофагами, и численность плотоядных находится в прямой зависимости от численности фитофагов. Взаимодействия многих видов в биогеоценозах усложнены, и вхождение их в какую-либо консорцию проявляется иногда не в одной цепи питания, а в двух и более. Хрущи в стадии личинки грызут корни, а взрослые поедают листву. Некоторые паразиты имеют хозяев и среди фитофагов и среди их паразитов, оказываясь, таким образом, паразитами I и II порядка. Вместе с тем многообразие связей вида со средой упрочивает его положение в биогеоценозе. Этим же объясняется пятнистость распределения вида внутри ареала («кружево ареала»). Отсюда следует и то, что экологический оптимум вида имеет относительный характер и зависит, в частности, от консервативности в распространении организма и от ценологических отношений внутри сообщества (Арнольди К., 1957).

Трофические связи определяют положение фитофага в двух звеньях потока вещества и энергии: растение — фитофаг и фитофаг — почва (нередко второе звено становится трехчленным: фитофаг — плотоядные — почва). Деятельность же каждой популяции фитофага определяется: 1) ее особенностями как наследственными, так и характерными для данного поколения; 2) взаимодействием с кормовыми растениями; 3) взаимодействиями с хищниками и паразитами и 4) взаимодействиями с другими компонентами среды. В настоящем разделе подлежат рассмотрению характеристика популяции фитофага и взаимодействия фитофагов с хищниками и паразитами из животного мира, т. е. в пределах одного компонента.

Структура популяции беспозвоночного фитофага может изменяться в каждом поколении. Она определяется: 1) морфологическими признаками; 2) возрастным составом; 3) конституцией (физиологическим состоянием) особей; 4) половым индексом, или соотношением числа самок к числу самцов; 5) яйцепродукцией самок; 6) заболеваемостью (процент

паразитированных и больных, но живых особей); 7) поведением (способностями к скоплениям, передвижениям и т. д.).

Условия существования в кошклетном биогеоценозе через естественный отбор формируют приспособительные признаки особей, морфологически и экологически обособляя местную популяцию. Однако условия какого-либо климатического периода или периода в жизни популяции и даже условия отдельного года могут уклонять экологические признаки популяции (опять-таки под воздействием отбора в данных условиях) в ту или иную сторону. Так, влажность или сухость периода отбирают гигрофильных или, наоборот, ксерофильных особей. Недостаток корма, обилие врагов и эпизоотии в период кризиса массового размножения отбирают наиболее устойчивых особей, но отличающихся малыми размерами, т. е. способных закончить развитие при недостатке корма, иначе говоря, характеризующихся высоким коэффициентом использования пищи на рост и развитие; при этом малые размеры особей определяют понижение яйцепродукции.

На физиологическое состояние фитофагов воздействует биохимический состав корма (Эдельман, 1963); несоответствие его потребностям может не только подавлять размножение некоторых древоядных насекомых, но и вызывать гибель их личинок.

Возрастной состав популяции меняется по стадиям жизненного цикла. Для развития популяции имеет особое значение, например, совпадение в появлении кормящихся стадий с периодом обилия и высокой пищевой ценности корма или совпадения наиболее беззащитных стадий развития с минимумом вредных воздействий. От наличия или отсутствия совпадений меняется жизнеспособность популяции, выражающаяся в динамике ее плотности и конституции особей.

От конституции зависит яйцепродукция, которая при том или ином половом индексе определяет плодовитость популяции.

Наличие в популяции паразитированных или больных особей характеризует воздействие на нее подавляющих компонентов среды из мира животных или микроорганизмов: особи еще живы, однако либо они не закончат развития, либо не достигнут нормальных размеров и веса, либо не дадут потомства.

Поведение особей изменяет плотность популяции в результате либо эмиграции части особей за пределы биогеоценоза, либо их скоплений в одних его частях за счет разрежения в других.

Анализ зависимостей структуры популяции выявляет, с одной стороны, ее внутренние возможности к изменениям биомассы, а с другой — ее элементы, которые могут изменяться под воздействием факторов внешней среды.

Так неблагоприятные условия развития нередко уменьшают у ряда видов относительное количество самок, развитие которых бывает продолжительнее, чем самцов. Некоторые хищники выбирают жертву в определенных стадиях развития. Есть паразиты, стерилизующие своих хозяев. Различные части биогеоценоза в силу своей экспозиции, залегания грунтовых вод или других условий привлекают или отталкивают особей, меняя тем самым распределение (дисперсию) популяции по площади.

Воздействие врагов фитофага может быть весьма значительным. По данным Мак-Кормика (McCormick, 1959), плотоядные организмы первого порядка потребляют в среднем 42% массы фитофагов. Разумеется, мощность этого регулятора в различных местах и в различные годы может подвергаться значительным изменениям. В частности, помимо влияния условий питания и погоды, регуляторная мощность плотоядных находится в большой зависимости от воздействия их врагов, плотоядных организмов второго порядка (крупных хищников, паразитов позвоночных животных, кровососущих организмов и пр.). Плотоядные

второго порядка (по тем же данным) потребляют в среднем 45% массы плотоядных первого порядка. Мы уже отмечали и усложняющие явления, когда некоторые паразиты воздействуют и на фитофагов (подавление), и на их паразитов (благоприятное для фитофагов воздействие); аналогично могут вести себя и некоторые хищники. Рассматривая комплекс зависимостей (регулирующих связей), следует учитывать процессы взаимодействия, а не виды, так как они могут участвовать в нескольких, иногда антагонистических взаимодействиях.

Рассматривая значение животных, живущих за счет фитофагов и, следовательно, зависящих от их наличия, в первую очередь нужно назвать паразитов, поскольку организм фитофага-хозяина служит для них и источником питания, и местом обитания. В настоящее время известно большое число организмов, паразитирующих на вредителях леса, в число которых входят и насекомые, и нематоды (Положенцев, 1952), и представители других групп, поражающие как яйца, так и все остальные стадии развития фитофагов. За паразитами следует назвать хищников, популяции которых обитают совместно с популяцией жертвы и приобрели даже наименование спутников; в эту группу включаются, конечно, и комменсалы. Г. А. Зиновьев (1958, 1959) на основе личных наблюдений и из литературных источников подобрал обширный материал о регуляторном значении комплекса энтомофагов, поселяющихся в ходах короедов. В монографических работах о вредителях, как правило, даются сведения об их паразитах и хищниках; большинство из них консортивно связано со своей жертвой. Изучение связей паразитов и хозяев показало, например, что специфического яйцеда *Anastatus disparis* можно считать индикатором резерваций непарного шелкопряда (Vaclav et al., 1959).

Вместе с тем выявляется сложность взаимодействий паразита с хозяином и хищника с жертвой. Поскольку хозяин и паразит по-разному реагируют на воздействия среды, отношения их динамичны и они нередко оказываются разобщенными во времени и в пространстве (Thalenhorst, 1951; Clark, Brown, 1962). Отмечаются колебания в эффективности паразита и в устойчивости хозяина (Muldrew, 1953; Lejeune, Hildahl, 1954; Малышева, 1962). Так, ихневмонид *Mesoleius tenthredinis* Morl. — эффективный паразит большого листовичного пилильщика (*Pristiphora erichsonii* Htg.) в Пенсильвании, а в Мичигане последний почти иммунен относительно этого наездника (Drooz, 1961). Другой ихневмонид, *Itoplectis conquistator* (Say), поражал куколок зимующего побеговьяна (*Evetria buoliana* Schiff.) на сосне норвежской слабее, чем на обыкновенной; последняя была характерна меньшими, а потому более доступными для яйцеклада паразита почками (Arthur, 1962)¹. По другим данным (Haynes, Butcher, 1962), зимующий побеговьян откладывает на единицу длины побега сосны обыкновенной, сосны Банкса и сосны веймутовой меньше яиц, чем на сосне красной; между тем на сосне обыкновенной относительно сильнее воздействие яйцеда *Trichogramma minutum* Riley.

Наряду с этим установлено, что заражение паразитами яиц пилильщика *Neodiprion swaini* Midd. находится в прямой зависимости от числа яиц в кладке (Lyons, 1962). Большое значение имеет конкуренция между паразитами (Graham, 1949; Теленга, 1953; Vjegovic, 1963), причем она очень усложняется и тем, что ряд паразитов связан с несколькими хозяевами на разных кормовых породах (Zwölfer, Kraus, 1957). Приведенных примеров достаточно, чтобы показать, как изменчивы взаимодействия и что вся сеть связей в биогеоценозе воздействует на каждую из них; поэтому все больше появляется работ о паразитизме, рассматривающих комплекс взаимодействий в сообществе (Balch, 1958; Simmonds, 1959, и др.).

¹ Длина яйцеклада приобретает особое значение для паразитов короедов (Ryan, Rudinsky, 1962, и др.).

Некоторые хищники-полифаги, как уже отмечалось выше, могут быть связаны со многими консорциями, и связи с каждой из них могут быть слабыми (третьей степени). Их регуляторная деятельность мало изменяется в своей интенсивности. Сюда относятся, например, хищные членистоногие, живущие на поверхности почвы и истребляющие насекомых-фитофагов, уходящих в почву для окукления (Drift, 1959). Большая роль в поддержании «гигиены леса» принадлежит муравьям, в Европе главным образом рыжему лесному муравью (*Formica rufa* L.).

В результате 25-летних исследований Велленштейн (Wellenstein, 1953) установил, что население одного гнезда рыжего муравья уничтожает за лето 3—5 млн. насекомых, в том числе 150—360 тыс. вредителей (при отсутствии вспышки массового размножения) с участка 0,2—0,5 га; многие насекомые избегают селиться вблизи муравейников. По исследованиям Павана (Pavan, 1960), в Итальянских Альпах на площади 1 млн. га лесов (дихта, ель, лиственница) муравьи потребляют 24 тыс. г пищи; если принять потребность в живой добыче за 60% (большинство которой составляют вредные насекомые), можно предположить, что муравьи истребляют в год 14,4 тыс. г вредителей. Роли муравьев и их практическому использованию посвящено много исследований (см. обзоры: Thalenhorst, 1956; Халифман, 1961). Вместе с тем отмечается, что полезную роль в лесу играют лишь определенные расы рыжего муравья; наряду с этим муравьи благопритвствуют тлям, наносящим значительный вред в некоторых лесах (Кауцис, 1956; Schwenke, 1957; Müller, 1958).

Другая важная группа плотоядных — насекомоядные птицы, которые, как правило, привлекаются массовым размножением вредителей. Значение птиц как регуляторов численности насекомых, а отсюда и их влияние на лесной биогеоценоз в целом, рассматривались уже во многих публикациях. Работа Г. Е. Корольковой (1963) содержит не только богатый материал, но и большой список литературы по этому вопросу. Беспозвоночные в лесу имеют своих врагов и среди других классов позвоночных (амфибии, рептилии, а из млекопитающих — насекомоядные, рукокрылые).

Выше сделан обзор основных зависимостей деятельности растительноядных беспозвоночных от других видов животных. Эти зависимости относятся к непосредственным трофическим связям с организмами-регуляторами. Однако сами регуляторы зависят не только от наличия корма, но в немалой мере и от других условий среды, в частности от своих хищников и паразитов. Энергетический принцип исследования отношений между популяциями, входящими в один цикл питания (Винберг, 1962а, б), позволяет определять биомассу популяции на каждом его этапе. Учитывается масса растительного корма, биомасса фитофагов, биомасса потребляющих их плотоядных первого и дальнейших порядков.

Косвенные воздействия животных на деятельность фитофагов проявляются в различных формах изменения воздействия регуляторов. Так, некоторые насекомоядные птицы распространяют семена растений, обеспечивающих развитие насекомых, паразитирующих на фитофагах (Турбек, 1961, 1962, 1963).

Огромно для лесных биогеоценозов косвенное значение нападений вредителей. Каждое из них ослабляет сопротивлению кормовой породы и облегчает доступ другим фитофагам, нападающим лишь на ослабленные деревья. Так создаются сукцессии ассоциаций фитофагов, характерные для определенных пород и стадий ослабления и отмирания деревьев (Головянко, 1926; Ильинский, 1931, 1958; Schimitschek, 1952—1953; Мамаев, 1960, 1961, и др.).

Проявляется и в незначительной мере воздействие явлений, на первый взгляд совершенно не связанных между собой. Например, избыточная пастба скота губит цветковую растительность (питающую тахин и

наездников), за ней — подлесок (нужный для гнездования птиц и сохранения в верхних почвенных горизонтах влаги, способствующей жизнедеятельности болезнетворных организмов), наконец, приводит к разрушению корней и гибели деревьев второго и первого ярусов; так создается очаг постоянного гнездования и размножения непарного шелкопряда, в котором почти отсутствуют подавляющие его элементы среды (Ильинский, 1959).

Среди взаимодействий животных с окружающей средой следует отметить и выделение биологически активных веществ «телергонов» (Кирпиченблат, 1962), которые разнообразны и по химическому строению, и по физиологическому действию. Некоторые телергоны воздействуют на особей того же вида (например, привлекающие особей противоположного пола, сообщающие специфический запах гнезду), другие — на животных, не относящихся к этому виду (защитные или отпугивающие вещества, парализующие или убивающие добычу и др.).

Разнообразие косвенных взаимодействий животных хорошо охарактеризовано В. Н. Беклемишевым (1951). Приводить здесь большое число примеров нет надобности. Однако следует еще раз подчеркнуть, что любые связи отражаются и на взаимодействующих организмах, и на окружающей среде и порождают много разнообразных косвенных влияний на другие организмы.

ВОЗДЕЙСТВИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ФИТОФАГОВ НА ПОЧВУ

Беспозвоночные фитофаги потребляют растительное вещество, трансформируют его и передают почве в форме выделений, а по окончании жизнедеятельности в форме трупов. В большом количестве случаев особи фитофагов служат пищей хищникам и паразитам и таким образом увеличивают количество органических веществ, поступающих в почву от плотоядных. Будучи подвижным компонентом, животные переносят вещество и в пределах биогеоценоза и за его пределы (последнее компенсируется внесением из других биогеоценозов). Растительноядные животные в отношениях с почвой осуществляют круговорот вещества лишь в одном направлении — в почву. Сами они (через кормовые растения), хотя и зависят от почвы, непосредственно от нее ничего не получают.

Доля поступающего от фитофагов органического вещества в почву в сравнении с веществами растительного происхождения обычно мала, и в процессе сложения и развития биогеоценозов приобретает некоторую постоянную величину.

Резкое влияние на почву фитофаги могут оказать в годы их массового размножения. Рафес (1964) сделал попытку приближенного подсчета (в сыром весе) изменений в круговороте вещества, вызываемых в дубраве популяцией непарного шелкопряда за семилетний период его массового размножения (рис. 43). В основу положены данные о запасе весенней листвы деревьев — 9,3 т/га (в том числе листвы дуба 4 т/га) и показана динамика поступления органических веществ в почву за каждый год. В первый год нарастания плотности популяции непарного шелкопряда деятельность его незаметна, но во второй — он уже потребляет 0,07 т листвы, а количество органических веществ животного происхождения (трупы вредителя и насекомых — энтомофагов, экскременты вредителя и питающихся им позвоночных), поступающих в почву, выражается в 0,03 т/га. В дальнейшие годы и количество потребленной листвы (двойная штриховка), и количество попадающих в почву веществ животного происхождения (заштрихованные части) растут. В четвертый год вспышки общее количество опада весьма высоко. Это объясняется тем, что в него входит остаток весеннего запаса листвы, не тронутой вредителем, огрызки листьев, роняемые гусеницами, восстановившаяся во второй половине лета

листва и вещества животного происхождения. На рис. 43 показано (высокой колонкой), что начиная с четвертого года вспышки, весенний запас листы падает вследствие ослабления ежегодно объедаемых деревьев. После кризиса вспышки на пятом году массового размножения значение животных органических веществ в круговороте резко падает, на седьмом году их не заметно. Прошедшее понижение продукции зеленой массы деревьев должно при отсутствии массового размножения вредителей ликвидироваться.

Из этого следует, что основное значение массового размножения насекомых для метаболических процессов состоит в резком ускорении

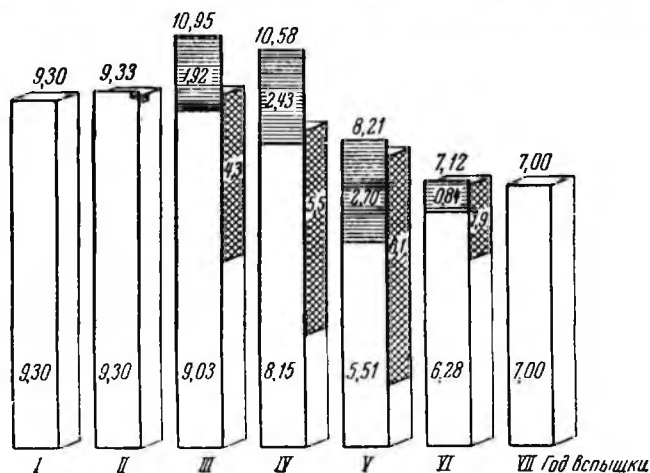


Рис. 43. Вес органического вещества, поступающего на 1 га почвы за вегетационный период в каждый год семилетнего цикла массового размножения непарного шелкопряда.

Объяснения в тексте

минерализации поступающего в почву органического вещества и изменении его состава. Значение его для почвообразовательных процессов, минерального питания растений и, следовательно, всего биогеоценоза требует глубоких исследований.

Следует оговорить, что эти данные касаются лишь отдельного звена круговорота — поступления органических остатков в подстилку. Замечено здесь положительное влияние животного вещества имеет значение для повышения плодородия почвы в данный период. Так, есть данные, что массовое размножение вредителей повышало поступление в подстилку азота на 50% («Nature conservancy», 1962). Однако это явление не отображает всего биогеоценозического процесса в это время, характеризующееся значительным снижением прироста древесины. И если мы отмечаем выгодное для растений, и в частности для древостоя, повышение плодородия, то остается неизвестным, в какой мере оно восстанавливает продуктивность деревьев.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ФИТОФАГОВ С МИКРООРГАНИЗМАМИ И ГРИБАМИ

Беспозвоночные фитофаги связаны с микроорганизмами весьма разнообразно. Во-первых, следует отметить трофические связи. Беспозвоночные, питающиеся зелеными растениями, могут в той или иной мере заглатывать и сожигательствующие с ними (симбиотически или паразитарно) микроорганизмы. Но есть примеры специфического питания микро-

организмами. Так, долгоносики *Sitona* питаются клубеньками на корнях бобовых растений, т. е. уничтожают азотсобирающих бактерий (*Bacterium radicicola*). Результат такого поедания выходит за рамки относитель-но простой трансформации вещества автотрофного растения (а с ним и вещества микроорганизмов) в вещество растительного насекомого. В этом случае снижается количество азота, фиксируемого бактериями, и нарушается азотный обмен в данном элементе биогеоценоза. Подчеркнем, что и этот факт дает дополнительное обоснование для понимания эле-мента биогеоценоза как консорции совместно с соответствующим участком почвы и объемом атмосферы.

Короеды-древесинники, термиты и некоторые муравьи (Bennett, 1958) разводят для питания «грибные сады». По сообщению Адорна (Hadorn, 1933), Шмидтбергер (Schmidtberger) в 1836 г. первый описал наличие в ходах некоторых древесинников белого покрова, который на-звал амброзией; грибное происхождение амброзии было выявлено Гартиг-ом (Th. Hartig) в 1844 г. Древесинники (именуемые в английской лите-ратуре «амброзиевыми жуками») имеют специальные приспособления (и морфологические и в образе жизни) для переноса спор грибов, мицел-лий которых будет служить питанием их личинок. Грибы же адаптирова-лись, во-первых, к переносу спор жуками, во-вторых, к облегченному жуками проникновению в древесину, за счет которой они живут и в кото-рой вызывают заболевания (например, голландская болезнь ильмовых), в-третьих, к потере части мицелия. Известно (Escherich, 1940—1941), что и некоторые рогахвосты связаны таким же симбиозом с определенными грибами, причем личинка рогахвоста протачивает ход вслед за распро-страняющейся в древесине грибницей. Так же следуют за грибницей и некоторые другие насекомые — обитатели древесины.

С другой стороны, выявлено, что термиты, питающиеся гниющей дре-весиной, отыскивают ее, руководствуясь изменениями концентрации ве-ществ, происходящими под воздействием разрушающих грибов (Esenter et al., 1961).

Нельзя не отметить, что симбиоз насекомых с грибами не происходит без участия и других компонентов биогеоценоза. Так, исследованиями Г. В. Линдемана (1963) показано, что распространение голландской бо-лезни не представляет собой автоматического следствия «укуса» забол-лонником вяза. При наличии многих втачиваний заболонников, носителей спор возбудителя болезни *Ophiostoma (Ceratostomella) ulmi*, заболевают не все, а лишь некоторые неустойчивые деревья; устойчивость же к инфекции определяется рядом условий произрастания, зависящих и от типа лесного биогеоценоза, и от условий погоды данного года или неко-торого периода, и от иных причин. Например, специальными опытами выявлено (Al-Asawi, Norris, 1959), что заражение голландской болезнью происходит, лишь если короеды заносят споры на глубину более 3 мм.

Взаимодействия между беспозвоночными и грибами могут быть и конкурентными. Так, наблюдения в Серебряноборском лесничестве (Мос-ковская область) Т. М. Турундаевской (1963) показали, что разрастание грибницы корневой губки (*Fomes annosus* Ske) в корневой шейке сосно-вого подростка приводит к гибели личинок точечной смолевки (*Pissodes notatus* F.).

Многочисленны случаи паразитического питания микроорганизмов растительными беспозвоночными. Такая форма паразитизма значи-тельно отличается от той, когда паразитом беспозвоночного бывает также беспозвоночное: в этом типе, к примеру, личинка тахины или нематода (одна или несколько) живет в теле фитофага, и к окончанию развития особи паразита наступает гибель особи хозяина (или нескольких особей, если паразит сменяет хозяев). Паразитизм микроорганизмов в огромном большинстве случаев порождает эпизотию фитофагов-хозяев; некоторые

эпизоотии чрезвычайно быстро распространяются и представляют собой мощные регуляторные факторы, подавляющие массовое размножение фитофагов. Большое значение, в частности, имеют вирусные болезни (Buchner, 1953; Bergold, 1953; Husson, 1954; Weiser, 1956; Vasiljevic, 1959; Atger, Chastang, 1961; Smirnoff et al., 1962; Benz, 1962; Орловская, 1962, и др. авторы), болезни, вызываемые микроспоридиями (Weiser, 1957), бактериями (Талалаев, 1956; Гукасян, 1960; Гукасян, Домб, 1961, и др.). Значение воздействия микроорганизмов как возбудителей болезней фитофагов настолько велико, что его изучение породило специальную дисциплину — патологию насекомых (Штейнхауз, 1952). Началось использование таких эпизоотий в практике защиты леса (Гукасян 1963 а, б; Kudler, Lusenko, 1963, и др.).

Интересно и здесь отметить, что взаимодействия двух организмов никогда не могут проходить автономно от воздействия среды. А. Б. Гукасян и Н. С. Домб (1961) наблюдали, что на возбудителя болезни сибирского шелкопряда *Bacillus dendrolimus* var. *sibirica* хвоя пихты, кедра и сосны действует бактериостатически, а хвоя ели и лиственницы нет. Это явление, несомненно, оказывает влияние и на динамику численности популяций названного вредителя и на выработку предпочтений, оказываемых кормовым породам.

Некоторые микроорганизмы поселяются в убежищах стволовых вредителей не как их паразиты, а как комменсалы. Взаимодействие бактерий, разлагающих клетчатку в пищеварительном тракте насекомых-ксилофагов, представляет собой мутуализм, который вытекает из двух процессов типа комменсализма: бактерий в отношении насекомых и насекомых в отношении бактерий (переваривание разложенной клетчатки, которое без воздействия бактерий было бы невозможно).

Перенос вызываемых микроорганизмами заболеваний деревьев (Carter, 1961) представляет собой пример форезии. Совместное питание беспозвоночного и микроорганизма на одном растении порождает связанные с этим все виды взаимоотношений, которые могут быть и симбиотическими, и конкурентными, и нейтральными.

БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ФИТОФАГИ И АТМОСФЕРА

Для выяснения взаимодействия беспозвоночных с атмосферой прежде всего надо учесть, что атмосфера биогеоценоза находится в постоянной связи с атмосферой окружающего пространства, поэтому ее свойства как источника кислорода обычно не меняются, даже если способность к образованию кислорода в данном биогеоценозе значительно нарушена. Недостаток кислорода, образуемого зелеными растениями данного биогеоценоза, и вследствие этого превышение относительного содержания углекислоты нивелируется воздушными течениями. Исключения составляют маленькие замкнутые пространства в убежищах скрытно живущих животных, где связь с окружающей атмосферой может быть весьма малой. Однако к выбираемым или создаваемым ими самими убежищам животные филогенетически приспособились, а потому газообмен здесь происходит нормально. Следует особо отметить, что в лесу движения атмосферы (сравнительно с другими биогеоценозами) наиболее замедлены, поэтому в отдельных участках леса нередко происходит скопление газов (например, от разложения), которые могут застаиваться относительно долго. Все же можно считать бесспорным, что животные, в частности беспозвоночные, в естественных условиях существования не встречают затруднений в дыхании и в других формах газообмена. Однако зависимый от местных условий химический состав атмосферы играет важную роль. Воздействие животных, и в частности беспозвоночных, на газообмен

в обычных условиях биогеоценоза практически неощутимо. При массовом размножении процессы газообмена не встречают затруднений вследствие постоянного передвижения воздушных потоков. Лишь в отдельных случаях (скопление трупов, экскрементов и т. п.) может происходить загрязнение атмосферы, но оно не влечет сукцессионных изменений биогеоценоза.

Атмосфера как среда жизни выполняет и другую весьма важную для животных функцию: она определяет погоду и климат в биогеоценозе. В этой своей функции она также взаимодействует со всеми его компонентами.

Животные, в том числе и беспозвоночные, не оказывают влияния на погоду и климат, но находятся от них в постоянной зависимости.

МИКРОКЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ФИТОФАГОВ

Относительно малый радиус жизнедеятельности, специфические потребности гигротермического режима для выведения потомства, чрезвычайное ограничение способностей термо- и гиррорегуляции организма — все эти характерные для беспозвоночных фитофагов особенности не позволяют учитывать при изучении зависимости беспозвоночных от климата только фитоклимат лесного биогеоценоза в целом; надо принять во внимание, что каждое дерево, каждая популяция какого-либо вида древесных пород и каждый ярус растительности создают свои климатические условия.

Поэтому всегда надо иметь в виду, что и на беспозвоночных обитателей лесного биогеоценоза воздействует не погода местности, регистрируемая общей метеорологической сетью, а эти специфические климатические микроусловия. Вообще же воздействие погоды на беспозвоночных животных в силу их пойкилотермности имеет значительно большее значение, чем воздействие ее на млекопитающих и птиц, обладающих способностью терморегуляции.

Зональность климата определяет комплексы населяющих зоны растительных и животных организмов; экологические же свойства беспозвоночных определяют их распределение внутри зон и по биогеоценозам. Так, большой сосновый лубоед (*Blastophagus piniperda* L.), характерный для зоны тайги, обитает, как правило, в сосняках и селится под корой нижней части стволов спелых и приспевающих сосен; так он избирает в зоне определенные типы биогеоценозов и занимает в них экологические ниши. В этом процессе ведущую роль играют два фактора: 1) наличие специфического корма и 2) климат данной зоны, биогеоценоза и микростадий. Нередки случаи, когда древесные породы вводятся в новую для них зону (например, сосняки, создаваемые на песках полупустыни), тогда вслед за кормовым растением в новую зону может проникнуть и по свойственному ей животное. Так, в упомянутые сосняки проник и большой сосновый лубоед. Однако поселяется он здесь под корой не только нижней части ствола, но главным образом комля и даже корневых лап; это можно объяснить лишь стремлением уйти от опасного перегрева и максимально приблизиться к более влажным условиям (Рафес, 1957). По Старку (1952), такое опускание по стволу в тех частях ареала, где воздух суше и летние температуры выше, свойственно многим короедом. Если же это наблюдение обобщить (подобные явления замечены в ряде групп), то можно сделать заключение, что правило смены стадий (Бей-Биенко, 1930, 1962) может проявляться и в смене микростадий. Это правило выражается в том, что животное, ведущее себя в более холодных и влажных зонах как ксерофил, в теплых и сухих оказывается мезо- или гигрофилом.

Для понимания воздействия климата на беспозвоночных надо еще

учесть, что филогенетически обособились две группы форм жизни беспозвоночных, ведущих открытый или скрытый образ жизни.

Среди беспозвоночных обитателей леса группа скрыто живущих (в течение всего или части цикла развития) очень многочисленна. К ней относятся живущие в почве, в паутиных гнездах, листовых пакетах, галлах, мидах, ходах под корой и в древесине. Очевидно, что приспособленность к таким убежищам связана с обеспечением той или иной степени изоляции от воздействия наружной погоды. Разумеется, что атмосфера каждой из таких микростаций взаимосвязана с наружной атмосферой биогеоценоза, следовательно, и климат микростанции соответственно связан с климатом биогеоценоза (его фитоклиматом). Однако амплитуда колебаний климата этих изолированных (в различной мере) пространств, значительно меньше, чем снаружи. Следует подчеркнуть и уже упомянутое обстоятельство, что чем более изолировано убежище и чем меньше его размеры, тем выше влияние обитателей на состояние атмосферы внутри микростанции. Из этого следует вывод: виды скрыто живущих беспозвоночных филогенетически выработали образ жизни, при котором они в течение всего или части цикла развития изолированы от внешних (в частности, климатических) условий.

Открыто живущие беспозвоночные в общем всегда доступны влиянию атмосферы и, стало быть, изменениям ее состояния. Однако филогенетически выработалась приспособленность вида, правильнее сказать — конкретных его популяций, к определенным климатическим условиям. Это обуславливает географическое (зональное) распределение животных, внутри зоны — распределение по типам биогеоценозов, а внутри последних — по синузиям и микростанциям. У открыто живущих форм филогенетически выработалась связь с конкретными условиями среды, а отсюда следует вывод, что обитатели леса характеризуются, в частности, приспособлением к наименьшей (сравнительно с биогеоценозами луга, поля и других открытых пространств) амплитуде колебаний атмосферных явлений.

В филогенетическом развитии каждого вида первостепенное значение имеет выработка тропизмов в отношении основных метеорологических элементов. Так вырабатывается, например, положительный или отрицательный термотропизм¹.

Присущие животному тропизмы направляют его в зоны гигротермического режима, более близкие к потребностям организма. Следует подчеркнуть, что тропизмы вырабатываются не у вида в целом, а у отдельных популяций и изменяются в соответствии с правилом смены стадий (и микростадий).

РЕАКЦИИ НА КЛИМАТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Ввиду того, что скрыто живущие беспозвоночные защищены от большинства воздействий климатических факторов, речь о реакциях на последние может идти главным образом относительно открыто живущих. Принято считать, что пойкилотермные животные отличаются отсутствием механизмов регуляции температуры своего тела и она изменяется вслед за колебаниями внешней температуры (Наумов, 1955). Однако, несмотря

¹ Можно предположить, что положительный фототропизм — приспособление, обеспечивающее животному пребывание в условиях инсоляции, а следовательно, необходимый нагрев, так как в естественных условиях свет и тепло, как правило, неразрывны. Исследования фотопериодизма насекомых, опубликованные А. С. Данилевским (1961), показали, что продолжительность дня служит сигналом изменения сезонных условий существования (в частности, теплового режима), между тем, как интенсивность света не вызывает изменений в физиологических процессах. Это подтверждает предположение, что биологический смысл фототропической реакции — в обеспечении животного теплом.

ря на отсутствие терморегуляции, механизм которой в известных пределах автоматически поддерживает необходимую температуру, пойкилотермные животные все же регулируют нагрев своего тела и испарение с его поверхности. Движимые выработавшимися рефлекторными реакциями, они используют способность воспринимать определенную температуру окружающей среды.

Такие реакции управляются соответствующими тропизмами, которые, как говорилось выше, направляют их в условия, близкие к преферендуму¹.

Температура, таким образом, вызывает у беспозвоночных соответствующие движения, которые могут иногда ограничиться лишь поворотом тела, чтобы предоставить воздействию (тепла, например) большую или меньшую поверхность; Боденгеймер (Bodenheimer, 1938) назвал способность к таким движениям псевдогетеротермией. Но животное может быть вынуждено и к передвижениям, расстояния которых, а также их скорости могут быть различными. В этом случае происходит не только перемещение в сторону преферендума, т. е. точки с более благоприятными (в частности, термическими) условиями, но и активное повышение температуры тела в результате мышечной работы (гетеротермия, по Боденгеймеру)².

Погода не только вызывает реакции, но и меняет их скорости, а приближение к пессимуму вызывает оцепенение, позволяющее животному свести потери энергии почти на нет.

Таким образом, открыто живущие беспозвоночные постоянно доступны, но не пассивны в отношении воздействия на них метеорологических элементов, в частности температуры и связанной с ней относительной влажности.

Возрастание воздействия некоторых метеорологических факторов (например, температуры, влажности) за пределы максимума и минимума, свойственные популяции, вызывают гибель последней. Все это вновь подтверждает недопустимость приложения к физиологическим процессам животных таких закономерностей, которые были установлены относительно химических реакций. Еще Б. П. Уваров (Uvarov, 1931), а за последние годы Макфедьен (Macfadyen, 1963) показали, что в соотношении температуры и скорости развития организмов правило Вант-Гоффа³ оказалось неприменимым ни само по себе, ни с различными поправками; предложенные для определения скорости развития различные кривые также оказались неприменимыми. Колеблущуюся в течение суток температуру в природе, как отмечает Б. П. Уваров, нельзя равнять со средней лабораторной температурой опыта, так как колебания за пределы оптимума и ниже порога развития нарушают ход последнего, причем возврат к оптимуму может и не компенсировать нарушения. Интенсивность обмена веществ зависит от температуры тела, изменения которой, как отмечалось выше, не всегда следуют изменениям внешней температуры. Наконец, особо важно, что в любых условиях изменения скорости развития зависят не непосредственно от изменений температуры, а от сочетания отдельных реакций и всего поведения особей.

Многочисленные исследования приводят к выводу, что организм в природе реагирует не на воздействие одного фактора, а на возникающие в каждый данный момент сочетания факторов среды. Иначе говоря, по-

¹ Преферендум в современной литературе рассматривается как максимальное достижение оптимума, допустимое в данных условиях.

² Н. П. Наумов (1955) называет гетеротермией снижение уровня обмена веществ в период прекращения активности позвоночных животных (зимняя спячка, глубокий сон). По-видимому, этим термином нужно обозначать изменение теплообмена вследствие изменения активности животного.

³ Скорость реакции увеличивается с температурой, и коэффициент Q_{10} , выражающий кратность увеличения, имеет величину между 2 и 3 на каждый интервал в 10° .

ведение его определяется не одной реакцией, а их сочетанием, которое в ряде случаев приводит к возникновению сопряженных реакций, не имеющих явной зависимости от какого-либо из воздействующих факторов. Хенсон (1960) для подтверждения этого положения приводит наблюдения, по которым воздействие температуры, сопровождаемое повышением испарения, вызывает у гусениц еловой листовертки-почкоеда (*Choristoneura fumiferana* Clem.) передвижение, скопление и питание; атмосферное испарение влияет на выделение у них паутиных нитей.

Сопряженностью факторов и сопряженностью реакций объясняется и тот факт, что термальная константа (Сандерсон, 1908, цит. по Фридериксу, 1932), или правило суммы тепла, необходимого организму для развития, зачастую не подтверждается. Это происходит потому, что сходство условий различных сезонов даже в одном месте бывает лишь относительным. Отдельные отклонения в колебаниях температуры за пределы оптимума (и даже пессимума), изменения влажности (от характера осадков, ветров и пр.) изменяют значение температурного фактора. Поэтому потребная сумма тепла меняется.

По тем же причинам нельзя считать независимыми такие величины, как, например, морозостойкость. Она меняется и от условий зимовки (в частности, от глубины снежного покрова), и от амплитуды и частоты колебаний зимних температур, и от «осенней закалки», и от других причин.

В статье Н. Н. Егорова, И. Н. Рубцовой и Т. Н. Соложеникиной (1961) сообщается, что популяция дубовой листовертки была подавлена февральскими морозами 1956 г., доходившими до -35° , между тем как другие исследователи якобы ошибочно считали критической температурой -30° . Однако морозостойкость беспозвоночных нельзя считать свойством видовым и абсолютным; она изменяется в различных географических местностях, следовательно, характерна не для видов, а для популяций, но и у них колеблется в зависимости от внешних и внутренних условий зимовки, характера колебаний температур и влажности, состояния снежного покрова, состояния организма при наступлении диапаузы и т. д. Следовательно, морозостойкость — свойство, обеспечивающее выход из зимовки при условии, что хотя бы некоторые ее условия защищают популяцию, и морозы в убежище не достигают крайних пределов выносливости. Так, при наличии многих факторов и при многообразии реакций их взаимодействия взаимно компенсируются.

Значение погоды для массового размножения вредителей. Известно, что массовое размножение многих вредителей следует за наступлением засушливой погоды, что позволило прогнозировать опасность массового размножения вредителей по данным метеорологической обстановки (Henson, 1960, и др.). Однако осуществление массового размножения вредителей в конкретной их стадии зависит от микроклиматических особенностей данного лесного биогеоценоза (Рафес, 1961, 1964).

Выше уже отмечалось, что погода больших пространств весьма специфично преобразуется в разных типах биогеоценозов, где создаются свои условия «микропогоды».

Хорошим подтверждением этого положения служит работа П. М. Распопова (1961), наблюдавшего последовательное возникновение очагов массового размножения шелкопряда-монашенки сначала в лесостепной, затем в предгорной, горной и лишь эпизодически в горнотаежной зонах Челябинской области. По мере повторения жарких и сухих лет, постепенно и в стадиях более прохладных и влажных создавались засушливые условия, вызвавшие вспышку; происходившее одновременно снижение уровня грунтовых вод ослабляло древесные породы, что также способствовало размножению вредителей леса. От почвенных условий и водного режима зависит и массовое размножение зимующего побеговьяна (Schimitschek, 1962).

Анализ массового размножения листовенничной листовертки (*Zeirapha griseana* Hb.) в Альпах за 1910—1960 гг. показал, что оно всегда возникает сперва в чистых спелых листовенничниках на хорошо освещаемых склонах долин, а затем (с менее высокими максимумами плотности популяций) в смешанных древостоях листовенницы с сибирским кедром на затененных склонах (Baltensweiler, 1962). Интенсивное размножение еловой листовертки-иглоеда (*Epiblema tedella* Cl.) в северной Германии происходило лишь в местах произрастания на бедных почвах с глубокими грунтовыми водами, где водный баланс ели нарушен излишней густотой или усиленным испарением на неблагоприятных по экспозиции склонах (Führer, 1963).

Во многих случаях массовое размножение зависит не только от прямого воздействия погоды на фитофага, но и от изменения ряда условий в окружающей среде. В частности, фенологическое совпадение сезонных изменений биохимического состава растений с требованиями насекомых на отдельных этапах развития является одной из причин вспышек массового размножения, а расхождение — причиной гибели насекомых и депрессии их размножения (Thalendorst, 1951, 1960; Schütte, 1957, 1959; Эдельман, 1963).

СЛОЖЕНИЕ ГРУППЫ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ В ЛЕСНОМ БИОГЕОЦЕНОЗЕ

В ряде разделов были рассмотрены связи беспозвоночных фитофагов с различными другими животными, т. е. внутри компонента, а также связи с растениями, микроорганизмами, почвой и атмосферой, т. е. с другими компонентами биогеоценоза. В изложенном материале рассматривались взаимодействия (коакции), в которые вступают растительноядные беспозвоночные, а также зависимости, порождаемые как этими коакциями, так и другими процессами, протекающими в биогеоценозе. Иначе говоря, были рассмотрены экологические отношения, которые связывают популяции беспозвоночных со средой. Однако постоянно подчеркивалось то обстоятельство, что рассмотрение отдельных связей не может дать вполне удовлетворительного объяснения ни прочности связи того или иного вида с данным биогеоценозом (или типом биогеоценоза), ни закономерностей его поведения. Такое объяснение может дать лишь исследование связей вида с биогеоценозом в целом, а в первую очередь — определение его места в обмене веществом и энергией, т. е. в биогеоценологических процессах, протекающих в сообществе.

Сложение группы растительноядных беспозвоночных в лесном биогеоценозе определяется в первую очередь трофическими связями каждого вида. Отсутствие кормового растения исключает вхождение фитофага в данный биогеоценоз. Как правило, фитофаг входит в биогеоценоз в качестве члена консорции. Однако уже в зависимости от конкретных условий сингенеза данного биогеоценоза установившиеся экологические связи между растением и фитофагом могут подвергнуться изменениям. Так, если растение в новом биогеоценозе оказывается в иных условиях произрастания, то могут изменяться и условия для связанного с ним фитофага. Выше приводились примеры того, как изменение биохимических особенностей растения меняло степень предпочтения к нему фитофага, изменение гигротермического режима их сдвигало место поселения обитателя ствола (смена микростадии). Приводились примеры, когда крайняя требовательность организма к какому-либо условию исключает его из консорции в новых условиях среды. Таким образом, конкретные условия среды данного биогеоценоза определяют, во-первых, самую возможность вхождения в него того или иного вида, а во-вторых — формы его жизни в этих условиях. Известно, что пределы каждого условия изменяются в зависимости от его сочетания с другими: недостаток количества осадков сказывается не так резко при вы-

сокой влажности почвы, недостаток влажности воздуха меньше сказывается при пониженных температурах и т. д.

Разумеется, типы биогеоценозов (типы леса), характеризующиеся сходством ряда условий, в первую очередь сходством состава фитоценоза, имеют сходные группировки растительноядных беспозвоночных.

В. Н. Старк предпослал своему капитальному руководству «Вредные лесные насекомые» (1931) эпиграф из «Учения о типах леса» Г. Ф. Морозова, выделил специальный раздел «Энтомофауна и типы леса» и отметил, что еще в 1922 г. считал возможным изучать вредных лесных насекомых, лишь положив в основу типы леса. Г. К. Пятницкий (1929) дал материалы о короедах ельников по типам леса в понимании их В. Н. Сукачевым. В дальнейшем ряд исследователей устанавливает связи энтомофауны с типами леса; обзор таких работ за последние 30 лет дан А. И. Воронцовым (1960). Помимо литературных примеров, Воронцов приводит полученные им данные о численности вредных насекомых в различных типах сосновых

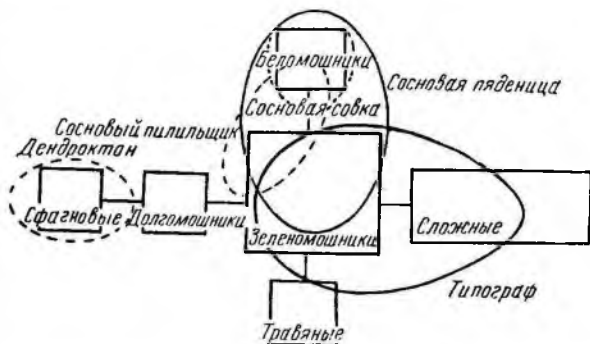


Рис. 44. Распространение главнейших видов вредных насекомых по типам соснового леса (Воронцов, 1960).

лесов; автор наглядно показывает, как распространение отдельных видов располагается на обобщенной схеме типов леса Сукачева (рис. 44). Исследование связи группировок фитофагов с типами леса продолжается (Малоземов, 1962; Patočka, Capek, Charvat, 1962).

Глубокое исследование роли черники в борах-черничниках показывает, что она создает мощную сеть ценотических связей, положительно влияющих на сохранность леса (Karczewski, 1962). Так, из 249 видов насекомых-энтомофагов 30% питается вредителями сосны, а черника поддерживает их дополнительных хозяев.

Нередки случаи, когда конкретные лесные биогеоценозы или типы леса отличаются не видовым составом, а плотностью популяции того или иного вида фитофага. Новые данные в подтверждение этого положения приводятся во многих публикациях (Озол, 1961; Падій, 1962; Луговой, 1963; Kangas, 1963; Postner, 1963 и др.).

Зависимость массового размножения от типов леса и от особенностей биогеоценозов определяется, очевидно, не только видовым составом фитофагов, но и плотностью их популяций в специфических условиях среды.

Столина (Stolina, 1959) посвящает специальную статью использованию типов леса в экологии насекомых. В ней приведен анализ массового размножения в Словакии листоверток: еловой (*Choristoneura murinana* Hb.) и лиственничной (*Zeiraphera griseana* Hb.) в 1957—1958 гг. Первичное размножение еловой обнаружилось в ельниках, входящих в группы производных типов леса *Fageto-Quercetum* и *Querceto-Fagetum* (по Златнику).

Только по достижении некоторой плотности этих насаждений она напала на ельники в *Fagetum typicum* и *Abieto-Fagetum*. Слад массового размножения начинается в естественных или слегка измененных ассоциациях (здесь климатические условия субоптимальны для вредителя). Лишь гораздо позднее и лишь при нехватке корма начинается падение численности в глубоко измененных растительных ассоциациях, в которых вспышка

началась раньше других и где вредитель находит оптимальные климатические условия.

Лиственничная листовертка размножилась в массе в ельниках групп *Abieto-Fagetum* и *Sorbeto-Picetum*, где ель произрастает естественно; здесь заселенность достигла 74% деревьев. В других типах она была заметно ниже; *Fagetum abietino-picetosum* 12%, *Fageto-Abietum* 9%, *Abieto-Fagetum* 5%. Различия поведения листоверток в том, что еловая быстро заселяет насаждения соседних групп типов, хотя и менее благоприятных с климатической стороны; лиственничная же не нападает на ельники соседних групп, хотя бы и столь же благоприятных климатически, даже если ей не хватает корма. Лиственничная листовертка зависит от климатических условий меньше, чем от других факторов среды.

Н. Г. Коломиец в коллективной монографии о сибирском шелкопряде (Жохов, Гречкин, Коломиец и др., 1961) наносит оптимальные обитания этого вредителя на схему типов леса Западной Сибири. В ряде других работ также раскрываются связи сибирского шелкопряда с условиями, которые представлены в тех или иных типах биогеоценозов (Коломиец, 1957, 1960 а, б; Костин, 1958; Галкин, 1960, 1963; Ивлиев, 1960; Петренко, 1961).

В энтомологической литературе распространилось деление очагов массового размножения на первичные, вторичные и третичные. В первичных регуляторы численности вредителя наименее мощные, и плотность его популяции нарастает при минимуме благоприятных условий, а в двух других нарастание численности вредителя происходит соответственно менее интенсивно. Совершенно очевидна связь первичных очагов с зоной максимальной вредоносности, а вторичных и третичных соответственно с зоной массового распространения и с остальной частью ареала. Раскрытие связей оптимальных и пессимальных обитаний того или иного вредителя с определенными типами леса дает массовому размножению наиболее глубокое биогеоценологическое объяснение.

Воздействие массового размножения вредителей на биогеоценоз. Вспышки массового размножения вредителей возникают в результате стечения обстоятельств, специфичных для каждого биогеоценоза, и протекают, вызывая специфичные для него изменения биогеоценологических процессов.

В нормальных условиях, следовательно, популяция «массовых вредителей» по своей плотности остается «терпимой». По мере нарастания массового размножения, она станет «критической», а затем — «нетерпимой». Рассматривая этот процесс с точки зрения биологической продуктивности биогеоценоза, мы отмечаем, что емкость кормовой базы исчерпывается, «первичная продукция» (вещество, накапливаемое зелеными растениями) за год целиком потребляется вредителями, т. е. уходит на образование «вторичной продукции», а почва лишается поступления растительных остатков. В ходе нарастания массового размножения вредители не просто потребляют всю создаваемую за год продукцию растений, но истребляют ее тотчас по появлении. Растения для образования зеленой массы в этом случае расходуют не только годовые ресурсы, но и физиологические резервы, истощая свои накопления, что приводит к ослаблению и гибели.

Таким образом, по мере развития массового размножения сначала происходит количественное изменение в круговороте вещества и энергии: нарастает количество вторичной продукции, причем в почве начинает повышаться относительное количество животных остатков. В дальнейшем число растительных остатков начинает нарастать, но уже не за счет отпада продукции текущего года, а за счет отмирания основного накопления растительного вещества.

Цифровые показатели этих явлений, как мы видели из предыдущего раздела, почти отсутствуют. Исследования наземных биогеоценозов в этом направлении еще только начинаются, и ряд расчетов приходится делать на основе предположений и допущений. Между тем биогеоценологическое

значение массового размножения вредителей леса выявлено на многих примерах.

В первую очередь следует отметить, что цикл массового размножения вредителей (от подавленного, или «латентного», состояния популяции через нарастание до максимума и до следующей латенции) может привести к катастрофе данного биогеоценоза. Чрезмерное истощение ресурсов приводит к гибели древостоя, основного источника первичной продукции в лесу, или его господствующей породы. В обоих случаях это приводит к полной или частичной гибели леса, иначе говоря, к сукцессии биогеоценоза. Такие примеры в истории лесного хозяйства зарегистрированы неоднократно, и останавливаться на них нет надобности.

В случае меньшей интенсивности вспышки массового размножения либо ее подавления естественными регуляторами, или мерами борьбы сукцессии может не произойти, но биогеоценозические процессы подвергнутся изменениям, и весь характер биогеоценоза изменится. Такого рода наблюдений опубликовано пока мало, они случайны, а зачастую ограничиваются лишь указаниями на происшедшее ослабление без его детализации или глубокого анализа явления.

Так, уже издавна отмечалось, что массовые вредители, уничтожая зеленую массу, наносят вред древостою не только прекращением фотосинтеза и, следовательно, ассимиляции, но и осветлением леса. Таким образом, так называемым вторичным вредителям не только облегчается доступ к заселению деревьев (понижается их сопротивляемость в результате ослабления), но и создаются лучшие условия для развития и размножения, так как повышается освещенность и температура под пологом.

Рассмотрим данные об увеличении освещенности под пологом, вызванном нападением непарного шелкопряда, анализированные в Коннектикуте (США). Коллинз (Collins, 1961) констатирует, что оголение деревьев названным вредителем совпадает с максимумом их вегетационной активности. Деревья лишаются фотосинтезирующего аппарата в период максимальной продолжительности дня. Вследствие гибели листьев свет проникает под полог в то время, когда нормально здесь бывает тень. В результате урона, нанесенного пологу, создаются благоприятные условия под ним. В исследованном лесу полог образован дубом (он оголяется в первую очередь), а подлесок представлен красным кленом, который подвергается нападению позднее и иногда может даже сохранить листву, если корма на дубе хватило на весь период развития гусениц. Проведен детальный учет прироста клена на различных участках леса и на открытом месте (для контроля). В результате установлено, что прирост у кленов под пологом замедлился и прекратился, когда дуб полностью оделся листвой (клен в лесу прекратил рост на шесть недель раньше, чем росший на поляне); под уничтоженным гусеницами пологом рост кленов продолжался на две недели позднее, чем под нетронутым пологом; когда сами клены были лишены листвы, рост прекратился, но, по мере ее восстановления, возобновили рост до момента, когда восстановилась листва на дубах. Коллинз отвергает возможные предположения, что прирост клена под оголенным пологом был обеспечен ликвидацией конкуренции в транспирации с дубом или увеличением питательных веществ в почве от накопления в опаде обильных экскрементов гусениц. Уменьшение транспирации дубом не имеет значения, так как клен повысил свою собственную транспирацию. В то же время питательная ценность экскрементов гусениц не могла быть использована, так как прирост кленов закончился до дождей, которые выщелочили этот опад. Таким образом, улучшение прироста клена под оголенным пологом дуба может быть следствием только ликвидации тени от него.

Объедание листвы в осинниках Миннесоты при массовом размножении американского кольчатого шелкопряда (*Malacosoma disstria* Hbn.) приводит к повышению освещенности леса; в результате неповреждаемые хвой-

ные породы подлеска повышают прирост, а у осины и лещины он снижается, и вследствие этого иногда происходит смена типов леса (Duncan, Hodson, 1958).

У бальзамической пихты, вследствие полного объедания хвои еловой листовёрткой-почкоедом, прекращается образование женских цветков, и происходит массовое отмирание деревьев верхнего яруса, а вследствие этого улучшается развитие пихты в подросте (Ghent, 1958).

В результате массового размножения в 1929—1934 г. пихтовой пяденицы, а затем большого черного усача в Тубинском лесном массиве образовались пустыри, на которых мощный травяной покров препятствует прорастанию семян и развитию всходов от единичных плодоносящих кедров, берез и одиночных групп пихты и ели (Кутузов и др., 1963).

Более глубокий биогеоценотический анализ проводит Роулингс (Rawlings, 1961), рассматривающий энтомологический и другие факторы жизни насаждений *Pinus radiata* в Новой Зеландии. Древостои этой сосны, занимающие 46 000 га, на площади 20 000 га считаются хорошими, на 20 000 га — удовлетворительными, а 6000 га требуют замены (деревья малорослы, слишком ветвисты, многие многовершинны). Названная сосна приспособлена к мягкому климату с осадками 625—750 мм и сухому лету. Сухость лета, эквивалентная 50 дням без дождя, еще не наносит заметного вреда, но более интенсивная засуха усиливает конкуренцию, принося выгоду более высоким деревьям. Кроме того, повышенная засуха (например 1946 г., эквивалентная 60 дням без дождя) вызывает массовое размножение фиолетового рогохвоста (*Sirex noctilio* F.), приводящего к гибели менее высокие сосны. Ветер — особенно важный климатический фактор. Качание дерева приводит к постоянному охлестыванию, в результате чего каждая вершина оказывается в центре кругового пространства, ежегодно увеличивающегося в соответствии с местной характеристикой ветров. Охлестывание губит почки, повреждает ветви и концевые побеги, открывая ворота грибной инфекции, главным образом *Diplodia pinea*. У деревьев, не вышедших в полог, побеги угнетены нижними ветвями более высоких соседей. В результате в густых древостоях кроны малы, ветви направлены вверх, полог светлый. Ветер ломает ветви высоких деревьев. Деревья с раздвоенными кронами, которые бывают особо развесистыми, угнетают соседей, а при вывале ломают их. На плохо дренированных почвах деревья с поверхностной корневой системой нередко вываливаются. Ветер в итоге регулирует кроны, способствует истреблению подавленных деревьев. Сильная засуха, как и избыточная влажность, способствуют доминантам и губят подавленные деревья. Засуха способствует массовому размножению вредных насекомых, высокая влажность — развитию грибных заболеваний.

В исследованном насаждении (1922 г. посадки), относящемся к лесам в хорошем состоянии, до 1946 г. больших изменений не происходило. На почве был толстый слой неразложившейся хвои и сучьев, не было папоротников и другого покрова, хотя свет и осадки проникали в достаточной мере. Узкие и относительно удлиненные кроны позволяли удерживать дождь, который стекал по стволу и просачивался в глубокие горизонты. Почва под подстилкой была слабоструктурной и содержала мало дождевых червей. Предшествующие влажные годы способствовали развитию грибов и ухудшили состояние крон. К 1946 г. древостой был подавлен, необходимого естественного прореживания не было. Засуха благоприятствовала рогохвосту, который погубил ослабленные деревья и размножился в массе; численность его спала к 1950 г. Гибель деревьев к этому времени достигла 30%, а в 1951 г. погибло еще 10% сохранившегося древостоя. Это изреживание изменило лес: ветви разрослись и изогнулись так, что капли стекали с их концов, а не текли по стволу; подстилка разложилась, структура почвы улучшилась, дождевых червей стало много, белые выщелоченные участки почвы начали исчезать. Появился богатый и разнообразный покров, в том

числе 30 видов папоротников (древовидных папоротников было 500—1000 экз. на 1 га). Из этого явствует, что состояние леса по сравнению с 1946 г. ухудшилось.

Примеров можно привести много. Однако и этих достаточно, чтобы показать качественные изменения в лесах, пострадавших от нападений массовых вредителей. Это выражается в том, что количественные изменения в круговороте, касающиеся иногда одного или нескольких видов растений, с одной стороны, и одного или нескольких видов вредителей, с другой, влекут за собой не только изменения во взаимодействиях с сопряженными видами, но могут изменить и состав биоценоза и характер реакций в абиотических компонентах.

Взаимосвязь всех компонентов в биогеоценозе проявляется и в том, что каждый член его не только бывает захвачен (в той или иной мере) какими-либо нарушениями нормальных (в пределах многолетних средних) взаимодействий, но и сдерживает их.

Роль растительных беспозвоночных во взаимодействиях между биогеоценозами определяется степенью «верности» вида конкретному сообществу. Популяции, жизнедеятельность которых не выходит за пределы данного биогеоценоза, практически не играют роли во взаимодействии с другими биогеоценозами. Исключения могут быть в случае насильственного переноса отдельных особей, например ветром. Если популяция размещается на территории, превышающей конкретный биогеоценоз (выходит за ее пределы, например, за опушку) или включающей несколько биогеоценозов, то особи ее постоянно переходят из одного биогеоценоза в другой. Примером второго типа могут служить хищники или паразиты фитофагов, живущих и на луговых, и на лесных растениях. Известны закономерные связи вида с двумя различными биогеоценозами; например, песчаные осы связаны выведением потомства с аренами, где они роют свои норки, а сбор нектара могут производить на опушках леса и даже внутри него. Переход особей из одного в другой биогеоценоз может происходить нерегулярно и может быть связан с суточными или сезонными циклами.

Переходы особей, во-первых, представляют собой перенос биомассы, меняющий баланс вещества и энергии в биогеоценозах, а, во-вторых, бывают связаны с участием в нескольких метаболических циклах. Материал по этим вопросам в настоящее время лишь начинает накапливаться.

ПОЧВООБИТАЮЩИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ-САПРОФАГИ В ЛЕСНОМ БИОГЕОЦЕНОЗЕ

Многие наземные беспозвоночные в своем развитии связаны с почвой, но лишь часть из них обитает здесь постоянно. Встречающиеся в почве животные могут быть разделены на «активных», т. е. принимающих участие в трансформации содержащихся в почве органических веществ, и «пассивных», которые используют почву лишь как укрытие при неблагоприятных условиях или проводят здесь покоящуюся стадию развития (Гиляров, 1949). Деятельность почвенных фитофагов, которые, повреждая корни растений, могут до некоторой степени снижать накопление органических веществ в лесных биогеоценозах и тем самым наносить вред лесному хозяйству, принципиально не отличается от деятельности беспозвоночных, повреждающих надземные части растений, а поэтому рассмотрена в главе о беспозвоночных-фитофагах. Но среди беспозвоночных, питающихся в почве, основную массу (70—80%) составляют сапрофаги (Гиляров, 1959). Эта группа еще очень мало изучена по сравнению с фитофагами, хотя если рассматривать деятельность почвенных беспозвоночных с точки зрения участия их в круговороте вещества и энергии, роль сапрофагов представляется наиболее значительной. По современным представлениям, участие почвенных беспозвоночных в минерализации растительных и животных остатков

сводится в основном к косвенному воздействию на эти процессы. Насколько велико влияние почвенных беспозвоночных на скорость разложения органических веществ, показывают данные, приведенные ниже. Обитающие в почве беспозвоночные воздействуют и на осуществляемый растениями процесс синтеза органического вещества, причем это воздействие может быть как положительным — через повышение плодородия почвы или через выделение веществ из группы биостимуляторов, — так и отрицательным.

По размерному признаку обитающих в почве беспозвоночных принято делить на микрофауну, куда относят животных плохо заметных или вообще невидимых невооруженным глазом, и мезофауну¹, т. е. более крупных беспозвоночных.

Микрофауну составляют простейшие, некоторые черви (нематоды и энхитреиды), клещи и первично бескрылые насекомые (*Arterygota*). Сюда же относятся мелкие виды многоножек, некоторые мелкие личинки крылатых насекомых и т. д. Число этих животных в почвах леса нередко достигает очень больших величин и обычно намного превосходит численность мезофауны. Однако их масса значительно меньше массы беспозвоночных, относимых к мезофауне (дождевых червей, моллюсков, многоножек, насекомых и их личинок и др.).

Для учета почвенных беспозвоночных из группы мезофауны используется чаще всего метод раскопок с применением ручной разработки. Микрофауну учитывают иными способами, причем они различны для разных групп животных. В связи с тем, что способы учета и дальнейшая обработка материала крайне трудоемки, лишь в редких случаях при исследовании почвенной фауны удается учесть все группы беспозвоночных; полученные цифры, по-видимому, сильно занижены, так как методика, применяемая для извлечения животных из почвы, еще очень несовершенна. Однако и те данные, которыми мы располагаем, показывают, что в почве обитает множество животных из всех систематических типов наземных беспозвоночных.

ФОРМИРОВАНИЕ КОМПЛЕКСОВ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ В ПОЧВАХ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Изучением комплексов или отдельных групп беспозвоночных животных, обитающих в почвах лесов, занимаются многие исследователи как в нашей стране, так и за рубежом.

В результате проведенных работ обнаружилось прежде всего большие различия в составе почвенной фауны в лесах с грубой и медленно разлагающейся подстилкой (грубый гумус типа «мог») и в тех типах леса, где опад быстро разлагается и перемешивается с минеральной частью почвы (мягкий гумус типа «mull»). В лесах с грубогумусными почвами численность крупных почвенных беспозвоночных значительно ниже, чем в лесах с муллевыми почвами, и поэтому общая масса животных в них, несмотря на более высокую численность, полученную за счет мелких членистоногих (клещей, коллембол и др.), много меньше (рис. 45).

В буковых лесах Дании, по данным Борнебуша (*Bornebusch*, 1930), масса животных в почвах с грубым перегноем составляла 16,6 г (вес живых), в муллевых почвах с мягким перегноем — 70,8 г на 1 м². В. Я. Шиперович (1937) нашел, что в переувлажненных почвах исследованных им сфагновых сосняков вес беспозвоночных не превышает 5—7 г на 1 м². Лишь немного больше масса животных в почвах сухих боров (16,4 — в беломошнике, 24,6 — в вересковом бору и т. д.), в то время как в богатых почвах сложных сосняков вес фауны достигает 55—62 г на 1 м². На этом основании был сделан вывод, что чем медленнее идет процесс разложения лес-

¹ К макрофауне относят обитающих в почве позвоночных животных.

ной подстилки, тем меньше вес почвенной фауны. Дальнейшие исследования (Зиновьева, 1955; Козловская, 1959. и др.) подтвердили это положение (рис. 46).

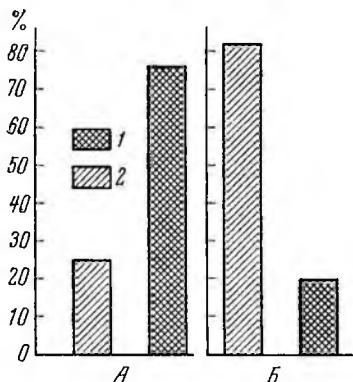


Рис. 45. Соотношение численности (А) и биомассы (Б) почвенных беспозвоночных (в % от общего значения этих величин) (по Murphy, 1955).

1 — в грубом гумусе; 2 — в мулле (мятком)

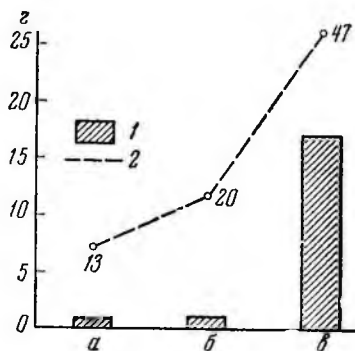


Рис. 46. Связь биомассы почвенной фауны со степенью разложения торфа (по Козловской, 1959)

1 — биомасса (в г/м²); 2 — степень разложения торфа (в %); а — сосняк кустарничково-сфагновый; б — ельник сфагновый; в — ельник болотно-широко-кочватный

Весовые различия, как уже было сказано, отражают в основном различия в численности крупных почвенных беспозвоночных (прежде всего дождевых червей). Численность ряда групп мелких почвенных животных (аптеригот, клещей, энхитреид), напротив, выше в почвах, на поверхности которых постоянно сохраняется слой медленно разлагающихся растительных остатков (Bornebusch, 1930; Nosek, 1954; Nielsen, 1955).

Мелкие членистоногие наиболее многочисленны в верхней слабо разложившейся части лесной подстилки. С увеличением веса субстрата (т. е. степени его разложения) численность их, как видно из табл. 65, резко снижается (Nosek, 1954).

Т а б л и ц а 65

Зависимость численности мелких членистоногих от степени разложения опада (Nosek, 1954)

Характер опада	Средний вес 1 дм³ субстрата, кг	Число мелких членистоногих в 1 кг субстрата	
		Acarina	Apterygota
<i>Букосо-пихтовое насаждение с преобладанием кислицы в травяном покрове</i>			
Слабо разложившийся опад	0,10	8 114	3 905
Полуразложившийся опад	0,27	2 800	600
Сильно разложившийся опад, перемешанный с минеральной частью почвы	0,44	1 300	50
<i>Еловое мертвopoкpoвнoе насаждение</i>			
Слабо разложившийся опад	0,12	24 950	10 500
Полуразложившийся опад	0,14	10 100	4 300
Сильно разложившийся опад, перемешанный с минеральной частью почвы	0,51	1 250	660

Было показано, что характер почвенного населения в лесу зависит не только от условий местопроизрастания, но и от состава и структуры насаждения и в результате этого каждому типу леса соответствует определенный характерный для него комплекс почвенных беспозвоночных. Так, например, Носек (Nosek, 1954), выявив большие различия в составе фауны беспозвоночных в почве буково-пихтового и мертвопокровного елового насаждений (табл. 66), растущих в сходных условиях (одинаковые экспозиция и высота над уровнем моря, тот же тип почвы), пришел к заключению, что последовательность растительных сообществ обуславливает последовательность зооценозов (имеются в виду только почвенные беспозвоночные!).

Т а б л и ц а 66

Сравнительная характеристика почвенной фауны двух типов леса (Nosek, 1954)

Систематический состав фауны беспозвоночных	Численность на 1 м ²	
	Буково-пихтовое насаждение (Fageto abietosum) с преобладанием в травяном покрове <i>Oxalis acetosella</i> Почва бурая, лесная	Горный ельник с мертвым покровом. Почва суглинистая
Lumbricidae	40	10
Enchytraeidae	703	2 672
Isopoda	2	2
Gastropoda	22	6
Pseudoscorpiones	21	32
Araneae	82	10
Acarina	17 104	40 436
Diplopoda	17	10
Chilopoda	251	60
Apterygota	7 487	17 628
Psocoptera	5	—
Thysanoptera	11	—
Homoptera	8	—
Hymenoptera	27	14
Coleoptera	186	140
Lepidoptera	10	16
Diptera	930	1 610

Исследования эти были проведены в Яблунских горах на высоте 700—890 м над ур. м., в окрестностях Дольной и Горной Ломны (Чехословакия).

Подобный же вывод делает Тиле (Thiele, 1956), считая, что почвенное население той или иной территории разделяется на определенные группировки (или комплексы) в соответствии с распределением растительных сообществ.

Зависимость распределения обитающих в почве животных от характера растительного покрова может быть подтверждена рядом примеров. Об этом свидетельствуют, в частности, изменения в составе и численности почвенного населения в результате рубки леса и при смене пород (табл. 67). О том же говорят изменения в структуре комплексов почвенных беспозвоночных при создании лесных полос. По данным В. М. Березиной (1937), в условиях лесостепи существенные отличия в составе и количественном соотношении видов насекомых, обитающих в почве под пологом древостоя, по сравнению с энтомофауной почв прилежащих необлесенных пространств

(залежи и поля) наблюдаются уже на восьмой-девятый год после посадки лесных полос. На формирование в почве под пологом полос «вторичных биоценозов», отличающихся от почвенного населения окружающей плакорной целинной и распаханной степи, указывает также М. С. Гиляров (1956), проводивший исследования на севере степной зоны. К подобным выводам приходят и многие другие авторы.

Т а б л и ц а 67

Численность доминирующих групп почвенной мезофауны в местообитаниях, отличающихся по характеру растительного покрова (на 1 м²) на дерново-слабоподзолистой легкосуглинистой почве

(По раскопкам в Рыбинском районе Ярославской обл.)

Систематический состав беспозвоночных	Ельник кислично-папоротниковый	Вырубка в ельнике кислично-папоротниковом	Березняк снытево-разнотравный, производный от ельника кислично-папоротникового
Diptera			
Bibionidae	18,6	1,0	30,2
Tipulidae	4,1	0,1	—
Rhagionidae	1,8	5,0	4,3
Tabanidae	—	3,0	4,5
Dolichopodidae	—	5,0	1,5
Всего (с прочими семействами)	25,6	18,6	43,2
Coleoptera			
Elateridae	7,4	1,5	10,5
из них			
<i>Athous subfuscus</i>	6,5	1,2	1,6
<i>Dolopius marginatus</i>	0,3	—	5,0
Carabidae	2,3 (VIII) *	6,6 (XVI)	3,0 (X)
Staphylinidae	3,5	4,8	4,3
Cantharididae	1,3	0,6	2,7
Curculionidae	0,2	1,1	6,0
Всего (с прочими семействами)	14,7	18,2	28,5
Heteroptera	0,3 (II)	9,3 (XI)	1,8 (II)
Chilopoda	9,3	4,5	8,0
Diplopoda	3,5	5,0	6,1
Lumbricidae	3,1	9,3	6,8
Общая численность беспозвоночных	73,0	85,6	110,5
Число взятых проб (по 0,25 м ²)	24	24	24

* В скобках (римскими цифрами) приведено число найденных видов.

Характер влияния древостоя на почвенную фауну в большой мере зависит от породного состава насаждения. Правильность этого положения, которое было высказано ранее в общей форме, подтвердили результаты учета, проведенного К. А. Гавриловым (1950) в почвах под разновозрастными и одинаковой полноты лесными культурами, отличавшимися только по составу древесных пород. Данные Гаврилова носят ориентировочный характер, так как они основаны на сравнительно небольшом фактическом материале, но, судя по дальнейшим исследованиям, вполне справедливы. Показано, что распределение даже такой группы беспозвоночных, как дождевые черви, которые в течение всей жизни связаны с почвой и по типу питания

являются сапрофагами, находится в явной зависимости от состава насаждения (табл. 68). Имеют значение также возраст и полнота насаждения,

Т а б л и ц а 68

Средняя численность и видовой состав дождевых червей в лесных культурах на выщелоченном черноземе*

(на 1 м²; 10 проб под каждой культурой)

Вид	10Е	10С	10Д	10Б
	возраст 28, полнота 1,0	возраст 31, полнота 0,9	возраст 28, полнота 0,9	возраст 28 полнота 0,8
<i>Allolobophora caliginosa</i> (Sav.) f. typ.	6,6	27,6	131,3	112,1
<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffm.	Единично	9,7	36,6	69,8
<i>Eisenia rosea</i> (Sav.)	»	10,6	+**	63,5
<i>Dendrobaena octaedra</i> (Sav.)	»	21,0	Единично	+
<i>Octolasion lacteum</i> (Oerley.)	—	Единично	14,1	10,9
<i>Lumbricus terrestris</i> L.	—	—	+	+
В с е г о	10,0	72,0	190,0	269,0

* Моховой лесхоз, Орловская область (Перель, 1958).

** Не больше 5 на 1 м².

по-видимому, прежде всего потому, что от них зависит сомкнутость крон. По наблюдениям Березиной (1937), при изреживании древостоя в почве под пологом лесных полос появляется ряд видов насекомых, свойственных открытым пространствам. Борнебуш (Bornebusch, 1932) отмечает увеличение численности и видового разнообразия Lumbricidae в результате прореживания сомкнутого елового насаждения с мертвым покровом. Исследованиями ряда авторов (Ronde, 1951; Зражевской, 1957; Перель, 1958) выявлены различия в численности и количественном соотношении видов Lumbricidae в почве лесных культур, одинаковых по составу, но отличающихся по возрасту. А. Г. Топчиев (1960) обнаружил различия в составе и плотности личинок пластинчатоусых жуков, щелкунов и чернотелок в почвах под пологом сосновых культур, находящихся на разных возрастных ступенях. Плотность и количество видов жуков названных семейств в почве насаждений на стадии чащи были заметно ниже, чем в жердняке и средневозрастных насаждениях.

Влияние породы, составляющей насаждения, на почвообитающих беспозвоночных осуществляется и через воздействие на подлесок и приземную растительность (кустарничковую, травяную и моховую). Данные, указывающие на значение подлеска и травяного покрова в формировании комплексов почвенных беспозвоночных, можно найти в работах ряда авторов; степень развития и состав этих ярусов имеют значение не только для фитофагов, но и для таких типичных сапрофагов, как дождевые черви (Bornebusch, 1932; Ronde, 1951, и др.).

Воздействие растительного покрова на почвообитающих беспозвоночных многообразно и проявляется в различных формах. Существуют прямые связи между почвенными животными и растениями, например, зависимость корнегрызущих видов от насыщенности почвы корнями и от пищевых качеств корней различных видов растений. На распределение ряда видов сапрофагов, принадлежащих к различным систематическим группам (некоторые виды дождевых червей, моллюсков, двуларноногих многоножек и т. д.), большое влияние оказывает состав лесного опада, который является для них основным источником пищи, причем отношение к опадку той или иной породы у разных видов животных не всегда одинаково.

Отметим, что непосредственное влияние растений на обитающих в почве беспозвоночных животных не ограничивается, однако, кормовыми связями. Судя по некоторым сообщениям, имеющимся в литературе, оно более сложно. Например, было показано, что выход из цист личинок свекловичной нематоды (*Heterodera schachtii* Schmidt) стимулируется корневыми выделениями некоторых растений (Кораб и Бутковский, 1939), в том числе и тех, корнями которых они не могут питаться (в этом случае личинки погибают). А. И. Зражевский (1957) обнаружил токсическое действие на дождевых червей веществ, вымываемых из свежего опада клена серебристого. Раманн (Ramann, 1911) отмечает, что дождевые черви избегают некоторых растений, в числе которых он называет шалфей и мяту. В дальнейшем в этих растениях были обнаружены растворимые в воде (а в шалфее — и летучие) вещества типа фитонцидов, губительно действующие на дождевых червей (Драбкин и Баловнев, 1952). Имеет значение и то обстоятельство, что корневыми выделениями растений стимулируют развитие бактерий, количество которых в области ризосферы наиболее велико. Это привлекает сюда простейших, многие из которых питаются бактериями. В результате численность простейших в зоне ризосферы значительно выше, чем в удалении от корней, причем корневая система, как это было показано на примере хлопчатника и люцерны, обладает четко выраженным свойством селекционировать простейших. По наблюдениям Андраси (см. Balogh, 1959), в области ризосферы формируются также специфические сообщества свободноживущих нематод. Однако влияние веществ, выделяемых растениями в процессе жизнедеятельности и освобождающихся при разложении отмерших частей растений, на обитающих в почве животных изучено еще очень слабо.

Действие растительного покрова на формирование комплексов почвенных беспозвоночных осуществляется также косвенно, изменением гидротермического режима и физико-химических свойств почвы. Наблюдения в степной зоне на базе Деркульской научно-исследовательской станции б. Института леса АН СССР показали, что расход влаги из почвы обусловлен здесь в большей мере транспирацией, чем испарением с поверхности почвы, причем почвы под травянистой растительностью иссушаются не менее сильно, чем под лесными культурами. Отличие заключается в том, что древесные породы берут влагу в основном из толщи чернозема глубже 50 см, а травянистая растительность иссушает в наибольшей степени верхний 50-сантиметровый слой почвы (Зонн, 1954б). Соответственно этому под пологом лесных полос почвенное население формируется здесь из более влаголюбивых видов по сравнению с почвенной фауной плакорной степи, но состоит преимущественно из беспозвоночных, связанных в своем развитии с подстилкой и верхним слоем почвы (Гиляров, 1956). Различия в гидротермическом режиме почв, вызванные различным характером растительного покрова, отражаются и на сезонной активности почвенных беспозвоночных. Это можно видеть из сопоставления вертикального распределения дождевых червей (*Allolobophora caliginosa*) в летние месяцы в 10-сантиметровом слое почвы под пологом лесных культур (28-летние древостой), отличающихся по составу древостоя (в % от общего числа собранных червей этого вида):

	1.VI	2.VI	3.VI	1.VII	3.VII
Культура дуба	75	64	58	67	96
Культура березы	32	36	68	93	95

Уход червей вглубь (где они свертываются и впадают в неактивное состояние) при подсыхании верхнего слоя почвы и переход к активному состоянию в результате начавшегося в конце июня дождевого периода были в почве под культурой березы более быстрыми, чем в почве под культурой дуба, где густой полог задерживал иссушение и размачивание почвы.

Для почвообитающих беспозвоночных имеют значение также структура и механический состав почвы, поскольку от них зависят режим влажности, соотношение воды и воздуха в почве, скважность почвы (последнее особенно важно для животных, неспособных активно прокладывать ходы). На распределение почвенных беспозвоночных влияют, кроме того, количество и качество перегноя, кислотность почв, содержание в них и в подпочвенных слоях кальция, засоление почв и т. д. (Гиляров, 1949 и др.). Очевидно, особенности, которые возникают в почвах данного типа в зависимости от характера растительности, не могут не отражаться на составе и численности почвенных беспозвоночных.

Однако влияние растительного покрова на формирование почвенного населения нельзя считать первостепенным (как это делает, например, Григорьева, 1950), определяющим состав и численность почвенных животных в данном местообитании. Даже в обрабатываемых почвах, несмотря на нивелирующую роль обработки и использования под одинаковые сельскохозяйственные культуры, проявляется зависимость состава и численности почвенного населения от типа почв (Гиляров, 1939, 1942).

Еще более отчетливо эта зависимость видна при сравнении участков, занятых естественными растительными формациями, характерными для почв рассматриваемых типов. Как видно из табл. 69, население каждой из двух

Т а б л и ц а 69

*Некоторые особенности почвенного населения (мезофауны) двух почвенных разностей **

Характер растительности	Общая численность на 1 м ²	Количество доминирующих групп, % от общего числа собранных беспозвоночных		Встречаемость беспозвоночных, обитающих в собственно почве, % от общего числа проб			
		Diptera	Coleoptera	личинки Curculionidae	личинки Asilidae	Octolasion (Lumbricidae)	Mermithidae

Дерново-слабоподзолистая почва

Ельник кислично-папоротниковый	73,0	34,9	21,7	4,2	12,2	16,6	20,8
Березняк снытево-разнотравный	110,5	45,5	25,9	62,5	33,3	25,0	12,5
Вырубка в ельнике кислично-папоротниковом	85,6	25,0	21,3	25,0	8,3	29,2	33,3

Слабо-дерново-сильноподзолистая почва

Ельник-черничник	53,8	13,5	53,5	12,5	—	—	—
Березняк-черничник	51,3	10,7	32,8	8,3	8,3	4,2	—
Вырубка в ельнике черничнике	72,1	14,6	25,4	—	—	4,2	—

* Рыбинский район, Ярославская область.

сравниваемых почвенных разностей характеризуется рядом особенностей, которые распространяются на участки с различным растительным покровом. Так, дерново-слабоподзолистые почвы отличаются от дерново-сильноподзолистых более высокой численностью почвенных беспозвоночных, иным соотношением доминирующих групп, более частой встречаемостью типично почвенных форм, а также тем, что в них чаще и в большем числе встречаются виды, более характерные для южнее расположенных районов.

Таким образом, комплексы почвенных беспозвоночных формируются в зависимости от характера растительного покрова, но лишь из тех видов, которые способны обитать в условиях, свойственных данной почвенной раз

пости. На этом основан разработанный М. С. Гиляровым (1953 б, 1956 а) почвенно-зоологический метод диагностики почв.

Большое влияние на распределение беспозвоночных оказывают климатические условия. Однако в случае с почвообитающими животными они преломляются не только в зависимости от состава и структуры фитоценоза, но и через гидротермический режим почв, зависящий от механического состава и структуры почвы, уровня стояния грунтовых вод, поверхностного стока и т. д.

Зональное изменение почвенно-климатических условий сопровождается закономерными изменениями численности, массы, вертикального распределения и группового состава почвенных беспозвоночных.

В тундре почвообитающие беспозвоночные сосредотачиваются в тонком поверхностном слое почвы; иногда бывает населена только моховая дернина. Поверхностное распределение животных в профиле тундровых почв объясняется сильным переувлажнением, которое создает дефицит кислорода в почве, а также влиянием вечной мерзлоты. Как отмечает И. В. Стебаев (1962), проводивший раскопки в районе Салехарда, в почве тундры уже на глубине 4—5 см беспозвоночные часто, особенно в начале лета, находятся в состоянии холодого окоченения. Наиболее распространены здесь мелкие формы (энхитреиды, коллемболы и, по-видимому, также орибатидные клещи). Они нередко составляют основную массу почвенных животных, которая в таких случаях в целом не превышает 1 г на 1 м². Численность дождевых червей обычно низка. Среди высших насекомых преобладают личинки Diptera (Козловская, 1957а, б; Стебаев, 1959; Чернов, 1961).

Несколько больше масса беспозвоночных в почвах подзоны тайги (Шилова, 1950; Козловская, 1957а, 1959). Почвообитающие животные здесь также не проникают глубоко в почву. Они представлены в основном подстилочными формами. В мезофауне наиболее многочисленны личинки двукрылых и проволочники.

Т а б л и ц а 70

Численность почвообитающих беспозвоночных (мезофауны), учтенных методом раскопок, в различных почвенно-климатических зонах (на 1 м²)

Беспозвоночные	Подзона тайги						Подзона хвойно-широколиственных лесов			Лесостепь		Степь			
	Вологодская обл.		Ярославская обл.				Минская обл. *	Московская обл.		Тульская обл.	Курская обл. *		Луганская обл. *		
	Ельник-черничник на подзоле	Ельник травяно-зелено-мошный на торфянисто-пегретной почве	Ельник черничник	Березняк черничник	Ельник кислотно-лапоротничковый	Березняк сытево-разнотравный	Сосняк лубяниновый на слабоподзолистом суглинке	Дубняк ясеневый на слабоподзолистом суглинке	Ельник осокновокислый с дубом	Ельник волосистоосокновый с дубом	Ельник кислотно-зелено-кочный с дубом	Дубняк ясеневый-липовый, сытевый. Почва серая лесная	Курганная лубява на черномосе	Некислая (запонецдан) степь	Плакорная целинная степь
Дождевые черви	5	8	2	2	3	6	110	124	69	120	285	209	102	39	12
Все почвообитающие беспозвоночные	38	41	53	51	73	110	216	232	107	172	308	—	605	463	64

* По литературным данным: по Минской обл. использованы данные Л. А. Зиновьевой (1955), по Курской и Луганской — М. С. Гилярова (1956, 1960).

В подзоне хвойно-широколиственных лесов и в лесостепи масса почвообитающих животных достигает сравнительно больших величин: в почвах лесов Дании (Bornebusch, 1930) 70—100 г на 1 м², в сложных борах европейской части СССР, как отмечает В. Я. Шиперович (1937), — 55—56 г на 1 м². По нашим данным, в дубравах Тульских засек вес только дождевых червей составил 81,2 г на 1 м². В подзоне хвойно-широколиственных лесов и в лесостепи дождевые черви составляют основу биомассы почвенного населения. Среди всех групп почвенных животных в этих районах широко представлены типично почвенные формы. При благоприятных условиях беспозвоночные здесь сосредоточиваются обычно в верхнем 10-сантиметровом слое почвы, но при подсыхании или промерзании верхних слоев они уходят вглубь, мигрируя на сравнительно большую глубину (до 1 м и более).

Значительно ниже численность животных, относимых к мезофауне, а следовательно, и масса беспозвоночных в почвах степной зоны (табл. 70). В группе мезофауны преобладают личинки насекомых (в основном Coleoptera). Весной беспозвоночные концентрируются близко к поверхности почвы, но по мере подсыхания верхних почвенных слоев постепенно продвигаются вглубь (Гиляров, 1949).

Таким образом, и при сравнении, проведенном в зональном плане, наиболее высокие показатели, характеризующие массу почвообитающих беспозвоночных, совпадают с областью наиболее интенсивного разложения растительных остатков.

УЧАСТИЕ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В РАЗЛОЖЕНИИ ЛЕСНОЙ ПОДСТИЛКИ

В лесу основная масса растительных остатков поступает в почву в виде опада. От скорости и характера разложения лесной подстилки зависит плодородие почв под пологом леса. Лесная подстилка является не только источником поступающих в почву леса органических и минеральных веществ, она влияет и на гидротермический режим и аэрацию почвы. Насколько велика роль беспозвоночных в разложении лесного опада показывают опыты, проведенные в Центрально-Черноземном заповеднике (Курская обл.) Г. Ф. Курчевой (1962). На заложенных в дубовом лесу опытных площадках участие беспозвоночных в процессах разложения было исключено внесением нафталина, отпугивающего животных, но не препятствующего деятельности бактерий и грибов. В результате подстилка разлагалась здесь в несколько раз медленнее, чем на контрольных площадках (без внесения нафталина). В первый год наблюдений (при благоприятных для беспозвоночных животных погодных условиях) на контрольных площадках за 140 дней теплого периода разложилось около 55% опада, а при исключении деятельности беспозвоночных — всего лишь 9%. В последующие два года наблюдений (при более сухом и жарком летнем периоде) в те же сроки разложилось 37% опада на контрольных и только 10% — на опытных площадках.

По мнению ряда авторов (Bornebusch, 1930; Dungen, 1958a, и др.), в лесах, где складываются благоприятные условия для почвенных беспозвоночных, последние перерабатывают всю массу годового опада. По данным венгерских исследователей (Dudich, Balogh, Loksa, 1952), в лесах средней Европы только почвенные членистоногие перерабатывают ежегодно около 40% опада, т. е. минимум 240 г на 1 м². В дубовых лесах Голландии (van der Drift, 1949) представители одной из групп почвенных сапрофагов, двупарноногие многоножки, используют в пищу не менее 10% опада, а мелкие членистоногие (клещи и ногохвостки) — приблизительно 50%. Эти цифры, однако, очень приблизительны, так как получены пересчетом данных, полученных при лабораторных исследованиях.

Скорость, с которой почвенные беспозвоночные перерабатывают опад, зависит от многих условий. Особенно большое значение для них имеет состав подстилки. Известно, что почвенные сапрофаги обладают избирательной способностью в отношении опада различных древесных и кустарниковых пород.

Это можно видеть, например, по результатам опытов, проведенных Дунгером (Dunger, 1958в) с почвенными беспозвоночными, принадлежащими

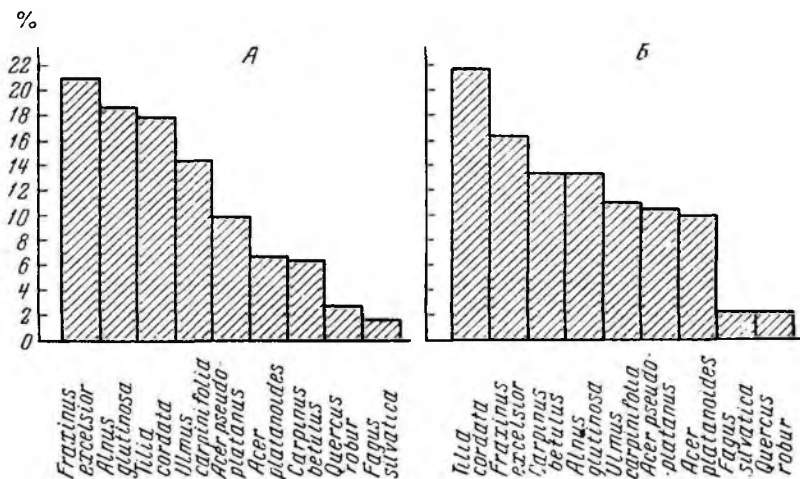


Рис. 47. Количество опада 9-лиственных пород, съеденного беспозвоночными 14 различных видов (в %) (по Dunger, 1958)

А — свежий опад; Б — перезимовавший опад

к нескольким систематическим группам (Diplopoda, Isopoda, Pulmonata, Oligochaeta). Расположив опад девяти взятых для опыта лиственных пород в «ряды предпочтения», построенные исходя из количества съеденного животными вещества, Дунгер обнаружил, что эти ряды совпали для всех подопытных животных. В наибольшем количестве животные были использованы опады липы, ясеня и черной ольхи. Наименее «охотно» они употребляли в пищу опад дуба и бука (рис. 47). Подобные результаты были получены и другими исследователями (Lindquist, 1941; Lyford, 1943; Wittich, 1953 и др.). Чем определяется степень пригодности опада как пищи для сапрофагов, еще не вполне ясно. Считают, что при этом имеют значение химический состав (содержание N, отношение C/N, содержание Са, наличие вкусовых и дубильных веществ), механические свойства и влагоемкость опада (Dunger, 1958в).

Не следует думать, однако, что отношение всех видов почвенных беспозвоночных к опадку той или иной породы всегда одинаково, хотя во многих случаях оно и совпадает. Так, опад¹ ряда хвойных пород (сосны, ели и некоторых других) многие беспозвоночные вообще не используют в пищу, но его успешно перерабатывают, например, некоторые библиониды (Schremmer, 1958) и часть видов панцирных клещей. В опытах с дождевыми червями (Lindquist, 1941) обнаружилось, что только один из семи взятых видов (*Lumbricus terrestris*) способен питаться опадом дуба, причем, как показали наши наблюдения, черви этого вида, выкармливаемые опадом дуба, прибавляют в весе не меньше, чем в вариантах с липой и лещиной.

¹ Имеется в виду опад, не очень сильно разложившийся, когда сохраняются еще отдельные хвоинки.

Скорость, с которой почвенные беспозвоночные перерабатывают подстилку, зависит также от температурных условий и степени влажности опада (van der Drift, 1951; Gere, 1956). В то же время, по данным этих авторов, наблюдаются сезонные изменения в активности почвенных беспозвоночных. Так, в опыте с двупарноногими многоножками при одинаковой влажности и температуре весной и в начале лета животные значительно быстрее перерабатывали опад, чем осенью и в зимние месяцы.

Наконец, было показано, что у многих групп почвенных сапрофагов¹ мелкие индивидуумы потребляют пищу в относительно (в % к весу их тела) большем количестве, чем крупные экземпляры того же вида. Потребление изменяется пропорционально изменению активной поверхности тела, и, следовательно, пропорционально $\sqrt[3]{W^2}$, где W — вес животного (van der Drift, 1951; Gere, 1956).

По-видимому, в какой-то мере это справедливо и для беспозвоночных, относящихся к различным видам и даже группам, хотя и нельзя полностью согласиться с Gere (1956), который считает, что интенсивность потребления пищи не зависит от видовой принадлежности животного. Так, например, мелкие свободноживущие нематоды потребляют O_2 на единицу массы в 10 раз больше, чем при тех же условиях дождевые черви (Overgard, 1949), что свидетельствует о значительно более высокой у них энергии метаболизма.

Это дает основание предполагать, что мелкие виды беспозвоночных, относимых к мезофауне, перерабатывают относительно больше опада, чем более крупные. Так, например, Балог (Balogh, 1959) считает, что мелкие членистоногие (коллемболы и клещи) при численности 200 000 экз. на 1 м² и общем весе² 1,1 г потребили бы в 40 раз больше опада, чем за ту же единицу времени животные из группы мезофауны с общим весом 6 г. Однако, как отмечает и названный автор, это пока что чисто гипотетические расчеты.

При оценке степени участия почвенных беспозвоночных в разложении лесной подстилки имеют значение, несомненно, не только количество опада, которое животные перерабатывают, но и те качественные изменения в химическом составе лесной подстилки, к которым приводит деятельность животных.

Рассматривая воздействие почвенных беспозвоночных на процесс химического изменения растительных остатков, необходимо различать две группы явлений: 1) изменения, непосредственно зависящие от метаболизма животных, и 2) косвенное участие беспозвоночных в процессах разложения через воздействие их на микрофлору, где роль животных «по своей природе более подобна действию катализатора» (Macfadyen, 1961). По последним данным, непосредственное участие беспозвоночных в разложении растительных остатков очень невелико. Так, например, по приблизительным подсчетам (Macfadyen, 1961), на пастбище в условиях умеренного климата из общего количества калорий, содержащихся в поступающих в почву отмерших растительных остатках, 85% высвобождается в результате деятельности микрофлоры и только 15% — почвенных беспозвоночных, включая простейших, причем в этих расчетах приняты во внимание хищники и беспозвоночные, питающиеся грибами и бактериями.

Изменение химического состава опада, пропущенного через пищеварительный тракт животных, прослежены лишь для немногих групп почвенных сапрофагов. Наиболее подробно изучена в этом отношении деятельность многоножек и мокриц (van der Drift, 1951; Gere, 1956; Dunger, 1958a, в, 1960 и др.). В опытах с этими группами животных было установ-

¹ Это не распространяется на моллюсков и насекомых с полным превращением (Balogh, 1959; Dunger, 1960).

² Как основание для подсчетов были взяты средний вес и средняя плотность коллембол и клещей, полученные в результате учета, проведенного в лесах Венгрии.

лено, что экскременты сразу же после выведения их во внешнюю среду по химическому составу мало отличаются от использованного в пищу опада. Только при питании особенно охотно поедаемым легко разлагающимся опадом (например, опадом бузины) в экскрементах значительно возросло содержание гуминовых кислот. При использовании опада многих других пород этого не наблюдалось. На этом основании был сделан вывод, что почвенные сапрофаги редко принимают непосредственное участие в гумификации растительных остатков (Dunger, 1960). По мнению Дунгера, прямое участие беспозвоночных в гумификации сводится к тому, что, перерабатывая растительные остатки, они высвобождают часть лигнина (Dunger, 1958a), который становится доступным для химических реакций. Однако можно сомневаться в справедливости такого широкого обобщения, основанного на результатах экспериментов лишь с двумя группами почвообитающих беспозвоночных. Проведенный Дунгером (1958a, в) микроскопический анализ экскрементов и содержимого кишечника двупарноногих многоножек и мокриц показал, что эти сапрофаги в большинстве случаев слабо разрушают растительные ткани. В то же время степень размельчения при заглатывании опада разных пород различна, причем изменения в содержании гумуса при прохождении опада через пищеварительный тракт животных коррелируют со степенью разрушения растительных тканей. По данным Кубиены, в пищеварительном тракте дождевых червей и некоторых других беспозвоночных происходит значительно более сильное размельчение и разрушение опада, чем у многоножек. Вполне вероятно, что представители этих групп животных подвергают опад более сильным химическим изменениям, по сравнению с *Diplopoda* и мокрицами. Так, в опытах обнаружилось, что питаясь землей, смешанной с сильно измельченными растительными остатками, черви *Allolobophora caliginosa* около 6% азота, находившегося в недоступной для растений форме, выделяют (с экскрементами) в составе легкоусвояемых растворимых соединений. Таким образом, довольно распространённое сейчас мнение о том, что непосредственное участие беспозвоночных в разложении органических веществ сравнительно невелико, нуждается в пересмотре.

Косвенное влияние почвенных беспозвоночных на процесс разложения хорошо иллюстрируют опыты Анстетта (Anstett, 1951). Убедившись, что разложение виноградной лозы происходит значительно быстрее в присутствии дождевых червей (*Eisenia foetida*), Анстетт удалил их из некоторых опытных сосудов. Оказалось, что темп разложения после исключения дождевых червей, длительное время находившихся в опытных сосудах, не снизился, оставаясь значительно выше, чем в контрольных вариантах, где черви вообще отсутствовали (табл. 71). Микробиологический анализ показал,

Т а б л и ц а 71

Влияние дождевых червей (*Eisenia foetida*) на скорость разложения виноградной лозы (Anstett, 1951)

Дата определения	Процентное содержание золы в сухом веществе			
	в варианте без червей	в варианте с червями	с червями до 1.IX, позже без червей	с червями до 15.IX
17.VII	12,8			
7.VIII	13,1	15,2		
1.IX	13,4	17,9	17,9	
15.IX	13,5	21,3	21,3	21,3
15.XII	13,9	25,1	24,7	24,9

что в опытных сосудах (с червями) плотность популяции микрофлоры в 4—5 раз выше, чем в контроле (без червей).

Значительно более интенсивное разложение опада дуба, о чем можно судить по изменениям процентного содержания С и зольных элементов (табл. 72), отмечено Д. Ф. Соколовым (1957) в опытах с кивсяками. По-видимому, и в этом случае влияние беспозвоночных на процессы разложения следует отнести за счет усиления деятельности микрофлоры.

Т а б л и ц а 72

Изменение содержания биогенных и зольных элементов при разложении и минерализации органического вещества в лабораторных опытах с кивсяками (Соколов, 1957)

	Количество сухого вещества, г	Содержится, % на сухое вещество					
		углерода		азота		зольных элементов и минерализованного остатка	
		а *	б	а	б	а	б
<i>В контрольных сосудах</i>							
Листья дуба	100	51,03	50,16	0,918	1,241	6,83	10,02
Почва	1000	4,43	4,46	0,476	0,429	87,47	83,26
<i>В сосудах с кивсяками</i>							
Листья дуба	100	51,03	40,62	1,918	1,807	6,83	18,59
Почва	1000	4,43	4,45	0,467	0,505	87,47	83,88

* а — в исходном материале; б — в момент снятия опыта (через 100 дней).

Исследованиями ряда авторов установлено, что количество микроорганизмов в экскрементах беспозвоночных много больше (табл. 73), чем в почве (Ruschmann, 1953; Зражевский, 1957; Стебаев, 1958а; van der Drift, Witkamp, 1960, и др.). Неясно лишь, где происходит усиленное размножение микроорганизмов: в пищеварительном канале животных или в экскрементах (Day, 1950), которые представляют благоприятную среду для развития микрофлоры.

Т а б л и ц а 73

Общее число микроорганизмов в почве и в выбросах дождевых червей (в тыс. на 1 г абс. сухого вещества) (Ruschmann, 1953)

Место нахождения	Морковный агар	Почвенный агар	Кислый корневой агар	Маннитный агар
Почва	3 800	6 300	44	420
Выбросы	13 300	44 000	550	530

Питаясь лесной подстилкой и другими растительными остатками, беспозвоночные размельчают их и перемешивают с почвой и таким образом создают условия для более интенсивной деятельности микробов. Особенно эффективна в этом отношении работа мелких членистоногих. По некоторым подсчетам (приведено по Nef, 1957), орибатидные клещи, питаясь хвоей сосны, увеличивают поверхность использованного в пищу опада приблизительно в 10 тыс. раз по сравнению с исходной.

Этим, однако, не ограничивается воздействие почвенных беспозвоночных на микрофлору. Показано, что при внесении беспозвоночных в почвенную культуру прекращаются широко распространенные процессы гриб-

ного и бактериального старения, происходящие, как предполагают, от присутствия в почве антибиотиков. Так, например, бурное прорастание спор наблюдалось при введении в культуру *Trichoptera* или *Glomeris marginata* (Witkamp, 1960, по Macfadyen, 1961). В почве обитает множество животных (мелкие членистоногие, нематоды, простейшие и др.), питающихся микробами, но и они способны благоприятным образом влиять на деятельность микрофлоры. Например, в совместных культурах простейших (инфузорий и амёб) с азотобактером накапливается значительно больше азота, а бактерии представлены молодыми, активно развивающимися клетками. Причина этого заключается в том, что простейшие выделяют вещества, стимулирующие развитие бактерий. Известно, что колонии бактерий и грибов после начальной фазы роста и пика активности приходят к упадку. Предполагают, что животные, питающиеся микробами, способны интенсифицировать деятельность микрофлоры, т. е. ускорять энергетический обмен (Macfadyen, 1961) посредством нарушения целостности этих колоний.

Почвенные беспозвоночные влияют также на состав микрофлоры. Так, в выбросах дождевых червей было обнаружено иное, чем в почве, количественное соотношение актиномицетов, грибов и бактерий (Ruschmann, 1953; Козловская и Жданникова, 1961, и др.). В экскрементах типулид, при общем более высоком, по сравнению с почвой, содержании микроорганизмов, количество грибов оказалось в несколько раз меньшим (Стебаев, 1958) ¹.

Наконец, почвенные беспозвоночные способствуют распространению микроорганизмов. Как показали опыты с четырьмя видами грибов (Hutchinson, Kamel, 1956), скорость рассеивания их в стерильной почве была существенно выше там, где присутствовали дождевые черви. Подобные результаты были получены и в опытах с почвенными оribатидами, которые, как выяснилось, инокулируют почву микробами, перенося их на поверхности тела и внутри пищеварительного канала. Доказано, что споры грибов остаются жизнеспособными при прохождении через пищеварительный тракт коллембол (Poole, 1959). Но и почвенные беспозвоночные зависят от деятельности микрофлоры.

Не все, более того, по-видимому, немногие виды беспозвоночных способны питаться слаборазложившимся свежим опадом. Так, например, в опытах, поставленных (Drift, 1951) с дождевыми червями (*Dendrobaena octaedra*) и с тремя видами двупарноногих многоножек, животные использовали опад, взятый из нижнего слоя (F_x) подстилки, в значительно большем количестве, чем опад из менее разложившегося верхнего слоя (F_0). Там, где был использован опад из верхнего слоя подстилки, животные медленнее росли и смертность их была выше, чем в вариантах с более сильно разложившейся частью подстилки. Подобные же результаты получены (Gere, 1956) в опытах с несколькими видами многоножек и мокриц. Таким образом, микроорганизмы подготавливают пищу для почвенных сапрофагов, которые, в свою очередь, создают условия для более интенсивной деятельности микрофлоры.

Содержащиеся в экскрементах почвенных беспозвоночных неперева- ренные органические вещества не только подвергаются микробальному разложению, они используются и беспозвоночными, принадлежащими к другим видам и группам. Процесс разложения опада и превращения его в аморфный «гумус» сопровождается, по-видимому, сукцессионными изменениями в составе питающихся опадом организмов (Birch, Clark, 1953), подобно тому, как это наблюдается при разложении древесины (Мамаев, 1961). Однако наши знания в этой области еще недостаточны для того, чтобы можно было различать отдельные стадии сукцессии.

¹ Возможно, что с другими видами и в других почвах состав микрофлоры изменится иным образом.

ВОЗДЕЙСТВИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ НА ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПОЧВЫ

Все почвенные беспозвоночные сапрофаги, питаясь лесным опадом и другими растительными остатками, одновременно заглатывают некоторое количество почвенных частиц. Песчинки и комочки земли могут быть обнаружены в кишечнике ногохвосток, кивсяков, дождевых червей и других представителей почвенной фауны (Гиляров, 1939). Но разные виды сапрофагов заглатывают почву и растительные остатки в различном соотношении. Например, пищу некоторых кивсяков (*Sarmatiulus kessleri* Lohm.) приблизительно на $\frac{2}{3}$ составляют опавшие листья и другие разлагающиеся части растений (Соколов Д. Ф., 1957), в то время как многие виды дождевых червей могут существовать лишь за счет содержащегося в почве перегноя. Почвенные беспозвоночные не только размельчают растительные остатки и перемешивают их с минеральной частью почвы, но, как уже было сказано, изменяют и их химический состав. Экскременты почвенных беспозвоночных, как показывают опыты с дождевыми червями, содержат большее, чем в почве, общее количество органических веществ, рыхлосвязанных гуматов, подвижных форм азота и необходимых для растений элементов минерального питания, в них выше также сумма поглощенных оснований (Соколов А. А., 1956; Зражевский, 1957; Пономарева, 1949, 1950, и др.). При этом состав экскрементов в большой мере зависит от качества использованного в пищу опада или других органических остатков. Так, в опытах с *Lumbricus rubellus* прибавка гумуса (по Тюрину) в экскрементах по сравнению с почвой составляла при питании опадом бузины 121,2%, при использовании опада липы — 101,9%, а в опытах с опадом дуба черешчатого — 75,8% (Зражевский, 1957).

Перемещаясь и оставляя на различной глубине свои экскременты, беспозвоночные способствуют равномерному распределению в почве органических веществ и углубляют гумусовый горизонт. В формировании почвенного профиля принимают участие в основном крупные беспозвоночные (дождевые черви, крупные личинки насекомых, двупарноногие многоножки и др.). Некоторые из них способны мигрировать на большую глубину. Там, где беспозвоночные представлены преимущественно мелкими формами (клещи, ногохвостки и другие представители микрофауны), населяющими в основном подстилку и поверхностную часть гумусового горизонта, их роль в перемещении органической и минеральной части ничтожно мала и ограничивается воздействием на самые верхние слои почвы толщиной в несколько сантиметров. Глубина, на которую распространяется деятельность почвенных беспозвоночных, коррелирует с мощностью гумусового горизонта (Гиляров, 1947, 1949; Fenton, 1947; Шилова, 1950, и др.). Животные могут углубляться в подпочвенные слои, вынося затем в поверхностные горизонты минеральные частицы, содержащие важные для растений элементы питания. Так, например, по наблюдениям А. А. Соколова (1956), дождевые черви там, где не очень далеко от поверхности залегают карбонаты, транспортируют их в верхние слои почвы. Кроме того, они обогащают почву карбонатами также за счет выделений известковых желез (Пономарева 1950, и др.), что способствует нейтрализации кислых почв.

Способность изменять реакцию почвы отмечена и у муравьев. И. А. Крупеников (1951) нашел, что муравьи кислую реакцию почв нейтрализуют, а щелочную ослабляют, он объясняет это тем, что их выделения имеют слабощелочную реакцию.

Передвигаясь при отыскивании пищи, при миграциях, связанных с неблагоприятными климатическими явлениями и т. д., беспозвоночные увеличивают скважность почвы. Однако и в этом отношении деятельность животных разных видов неодинакова. Так, среди проволочников ряд видов использует при передвижении уже имеющиеся промежутки между почвен-

ными частицами, лишь слегка расширяя их, другие передвигаются, активно прокладывая ходы (Гиляров, 1949). Как уже было сказано, и глубина, на которую проникают беспозвоночные разных видов, различна, причем и среди мезофауны есть виды, которые держатся преимущественно в лесной подстилке, в то время как другие виды могут проникать на несколько метров в глубь почвы (например, ходы *Dendrobaena mariupolienis*, по наблюдениям Высоцкого, достигают глубины 8 м). Ходы крупных дождевых червей, как отмечают некоторые авторы (Göthe, 1895; Высоцкий, 1899), облегчают проникновение вглубь корням деревьев, открывая им доступ к влажным подпочвенным горизонтам. В то же время животные используют для передвижения пустоты, образующиеся на месте сгнивших корней. Увеличению скважности почвы могут способствовать и мелкие членистоногие, выгрызая загнивающие корешки растений (Гиляров, 1939). По подсчетам Высоцкого (1899), проведенным на территории Великоападольской лесной дачи, объем ходов только дождевых червей составлял 1,57 л на 1 м³ почвы. Полевые опыты, проведенные А. А. Соколовым (1956) в осиновом лесу на светло-серой лесной почве, показали, что в результате деятельности дождевых червей водопроницаемость почвы увеличивается приблизительно в 2 раза. Прокладывая ходы, беспозвоночные улучшают и аэрацию почвы, создавая условия для преобладания аэробных микробиологических процессов, для более полного и быстрого разложения органических веществ. Влияние беспозвоночных на повышение плодородия лесных почв связано также с их участием в процессах структурообразования. Минеральные частицы почвы, перемешанные в пищеварительном канале животных с размельченными и переработанными растительными остатками, выводятся наружу в виде комочков, образующих прочные структурные агрегаты. Созданию зернистой структуры почв способствуют представители различных групп почвенных сапрофагов и фитофагов: насекомые, двупарноногие многоножки, мокрицы, дождевые черви и др. (Romell, 1935; Jacot, 1936; Гиляров, 1939, 1957; Пономарева С. И., 1953; Стебаев, 1958б, и др.). Форма и размеры структурных элементов почвы; образованных деятельностью почвенных животных, зависят от видовой принадлежности беспозвоночных (Стебаев, 1958б). Качество структуры почвы определяется, как известно, способностью почвенных комочков противостоять размыванию. Исследования показывают, что экскременты насекомых при погружении в воду не утрачивают своей формы в течение нескольких часов (Гиляров, 1939); большой водопропрочностью обладают также копролиты дождевых червей (Пономарева С. И., 1953, и др.), экскременты двупарноногих многоножек, мокриц и других почвенных беспозвоночных (Стебаев, 1958б). Водопропрочность экскрементов (судя по исследованиям, проведенным с дождевыми червями) зависит от содержания в них органических веществ и от механического состава заглатываемой почвы (Lindquist, 1941; Соколов А. А., 1956; Зражевский, 1957).

Количество экскрементов, выделяемых кивсяками в течение одного вегетационного сезона в условиях лесных полос, созданных на севере степной зоны, достигает 686 кг/га (Соколов Д. Ф., 1957). По подсчетам А. А. Соколова (1956), сделанным на основании данных С. И. Пономаревой, дождевые черви в дубовом лесу на дерново-среднеподзолистой почве (в Московской области) за шесть лет способны переработать всю массу почвы из слоя 0—20 см. Только часть копролитов, которая была выведена на поверхность почвы, составляла здесь 16 т/га (Пономарева С. И., 1950).

Таким образом, деятельность почвенных беспозвоночных не сводится лишь к участию в разложении растительных остатков. Повышая плодородие лесных почв различными путями, животные обеспечивают условия для более энергичного синтеза органических веществ, осуществляемого растениями.

ВОЗДЕЙСТВИЕ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ НА ХАРАКТЕР И СОСТОЯНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Почвообразовательная деятельность беспозвоночных отражается на состоянии и характере древесно-кустарникового и травяного покрова. Однако работ, затрагивающих этот вопрос, еще очень мало и в них преимущественно рассматривается воздействие на растения дождевых червей — группы, к которой внимание исследователей было привлечено еще наблюдениями Ч. Дарвина.

Показано, что деятельность почвенной фауны не только приводит к увеличению плодородия почв под лесом (Зражевский, 1957, и др.), но и оказывает влияние на эволюцию лесных насаждений (Сибирякова, 1949). При учете распределения елового подроста выяснилось, что около половины его (а в большинстве случаев и более) в местах, где были проведены обследования, сосредоточивается на взрыхлениях, созданных животными, причем в листовых насаждениях, где была выше численность крупных почвенных беспозвоночных, влияние последних в этом отношении оказалось более значительным по сравнению с воздействием позвоночных животных (табл. 74). На старых гарях все отмеченные всходы древесных пород были приурочены к взрыхлениям, образованным деятельностью почвенной фауны.

Т а б л и ц а 74

*Количество елового подроста, сосредоточенного на взрыхлениях, созданных
деятельностью животных
(в % от общего числа, Сибирякова, 1949)*

Тип взрыхления	Состав и полнота насаждения			
	10Б, 40 лет	70с 3Б, 25 лет	Сосна с при- месью березы 0,4, 60 лет	8Е 2Б, 0,7
Взрыхления, созданные беспозвоночными (дождевыми червями, жуками и их личинками, муравьями)	53	39	44	10
Взрыхления землероев над норами зверей и по ходам ящериц . . .	11	7	44	64

Имеются также некоторые данные, говорящие о влиянии почвенных беспозвоночных на состав травяного покрова. По наблюдениям датского исследователя П. Э. Мюллера (1907), проведенным в буковых лесах, многие из встреченных здесь корневищных растений, составлявших основу травяного покрова, в большой мере зависят в своем распространении от степени населенности почвы дождевыми червями. Выведенные на поверхность почвы выбросы крупных дождевых червей (по-видимому, *Lumbricus terrestris*) прикрывают молодые побеги корневищ, способствуя таким образом развитию новых молодых растений.

Разрыхляя поверхностный слой почвы, черви облегчают проникновение во всех направлениях нежным корневищам растений, а снижение численности дождевых червей приводит к тому, что корневищные растения встречаются реже или даже вообще исчезают.

Мюллер приходит к выводу, что достаточно заметно уменьшиться количеству дождевых червей и продуктов их работы, чтобы площадь наводнили другие растения и чтобы биологический характер растительности видоизменился в существенных чертах.

Полевые наблюдения и лабораторные исследования показывают, что деятельность почвенных беспозвоночных отражается и на состоянии и росте растений. В основном это установлено на однолетних культурных рас-

тениях. Но есть некоторые данные, касающиеся и древесных пород. Так, например, в еловых культурах 10-летнего возраста, созданных на месте пашни, при наличии в почве во влажное время года в среднем 68 экз. дождевых червей на 1 м², средняя высота елей была равна 3,5 м, а при численности червей, равной 46 экз. на 1 м², — только 2,5 м (в культурах того же типа). Приживаемость соответственно составляла 85 и 65% (Сибирякова, 1949). Результаты опытов, поставленных с саженцами сосны (Зражевский, 1957), показывают, что положительное влияние деятельности дождевых червей проявляется уже в конце первого вегетационного сезона (рис. 48). Саженцы в сосудах с червями отличались от контрольных не только по приросту, но и более интенсивной окраской хвои, большей ее длиной и мощностью. Подобные результаты были получены Зражевским и в опытах с другими древесными породами. При этом выяснилось, что дождевые черви устраняют неблагоприятное влияние на рост сеянцев свежего опада, внесенного на поверхность почвы в сосуды в качестве удобрения. Как видно из табл. 75, в большинстве случаев в вариантах с червями вес сеянцев в сосудах с опадом был не ниже, чем в контрольных (без опада). Как отмечает Зражевский, полученные им результаты согласуются с результатами опытов М. П. Архангельского (1929), в которых урожай овса и ячменя в контроле без удобрений был выше, чем в вариантах с органическими удобрениями (солома, люпин и др.). Вместе с тем в каждом из вариантов с удобрением урожай в сосудах с червями был значительно выше, чем в сосудах без червей.

По имеющимся в литературе данным (Schönbeck, Brüsewitz, 1957), деятельность дождевых червей приводит к более быстрому разрушению веществ, поступающих в почву из соломы хлебных злаков и тормозящих прорастание и развитие семян. По-видимому, нечто подобное происходит и в описанных выше опытах с внесением органических удобрений или свежего лесного опада.

Исследованиями последних лет показано, что почвенные беспозвоночные способны влиять на растения и непосредственно, вырабатывая и выделяя в почву биологически активные вещества. Так, например, установлено, что дождевые черви продуцируют биостимуляторы группы «В», которые попадают в почву с выделениями железожно-мышкульного мешка и метанефридиев, а также с выбросами (Гаврилов, 1950; Brüsewitz, 1959). Способностью дождевых червей выделять биологически активные вещества объясняют повышение всхожести семян¹, наблюдаемое в опытах при добавлении к почве определенного количества выбросов (Зражевский, 1957). С действием стимулирующих веществ связывают также более быстрое прорастание семян хлопчатника, предварительно подвергнутых обработке некоторыми группами простейших. Этим, по-видимому, объясняется и тот факт, что при выращивании культурных растений на выбросах дождевых червей период вегетации в опытных сосудах заканчивался приблизительно на две недели раньше, чем в контроле, где была использована

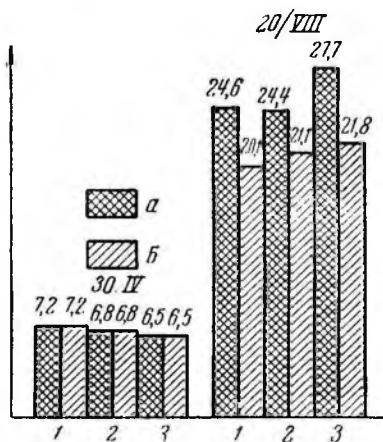


Рис. 48. Прирост саженцев сосны в зависимости от деятельности дождевых червей в см (по Зражевскому, 1957)

1 — песок без питания (контроль);
2 — песок с торфом; 3 — песок с торфом
и сланцевой породой; а — с червями;
б — без червей

¹ Семена помещали на 1 час в культуру простейших в жидкой среде.

Влияние дождевых червей на вес семян дуба и ясеня в зависимости от состава опада, внесенного в опытные сосуды (Зражевский, 1957)

Состав опада (листьев)	Общий вес, г (среднее на одно растение)		Разница, %
	с червями	без червей	
<i>Дуб черешчатый</i>			
Дуб	18,1	19,8	—8,5
Ясень	24,7	20,4	21,1
Клен	25,1	19,9	26,1
Дуб + клен	24,7	21,1	17,1
Дуб + ясень	25,2	19,4	29,9
Дуб + клен + ясень	21,6	23,1	—6,5
Без опада	22,5	23,9	—5,9
<i>Ясень зеленый</i>			
Ясень	23,6	20,6	14,6
Дуб	16,0	19,0	—15,7
Клен	23,4	17,3	37,0
Ясень + дуб	21,6	21,6	0,0
Ясень + клен	22,3	20,2	10,4
Ясень + дуб + клен	22,2	20,5	8,3
Без опада	21,8	22,3	—2,2

почва, взятая с того же участка, на котором были собраны копролиты (Пономарева С. И., 1958).

Таким образом, воздействие почвенных беспозвоночных на рост и развитие растений осуществляется не только улучшением свойств почвы. Механизм этого влияния более сложен, но еще очень слабо изучен.

Приведенные данные показывают, насколько многообразно и велико воздействие населяющих почву беспозвоночных животных на другие компоненты лесных биогеоценозов. В то же время степень и характер этого воздействия различны в разных типах леса, так как неодинаковы населяющие их комплексы почвенных беспозвоночных.

Однако мы еще очень далеки от того, чтобы полностью оценить и выразить в сравнимых величинах ту работу, которую производят в лесных биогеоценозах почвенные беспозвоночные. Ясно лишь, что без учета их деятельности невозможно правильно истолковать характер совершающихся в лесу энергетических процессов. Изучение этого вопроса имеет не только теоретический интерес, оно несомненно важно и для практики лесного хозяйства.

Известно, например, что известкование почв и мелиорация, применяемые на заболоченных лесных участках, создают условия для более интенсивной деятельности почвенных животных. Но процесс перестройки почвенной фауны при этом не всегда идет достаточно быстро, в связи с чем рекомендуется проводить заселение почвы полезными беспозвоночными искусственным путем (Wittich, 1952). То же, по-видимому, следует делать и при создании искусственных лесных насаждений, особенно в безлесных районах, причем необходимо подбирать породы для лесных культур с учетом их влияния на почвенную фауну (Зражевский, 1957, и др.). Подобные мероприятия должны быть основаны на тщательном изучении распределения и деятельности беспозвоночных в лесных биогеоценозах. Знание ком-

плексов беспозвоночных животных, населяющих почвы лесов различных типов, может быть использовано также в лесной типологии (Thiele, 1956; Vaněk, 1959), как дополнительный критерий при разрешении спорных вопросов.

ПОЗВОНОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ В ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Значение живых организмов в жизни биогеоценозов определяется их участием в превращении вещества и энергии и зависит от следующих пяти процессов:

- 1) участие организмов в аккумуляции солнечной энергии;
- 2) влияние организмов на газовый состав воздуха;
- 3) влияние организмов на передвижение воды;
- 4) влияние организмов на превращения и перемещения минеральных и органических веществ почвы и подстилки;
- 5) создание, превращение и перемещение организмами живого вещества.

Как известно, роль позвоночных животных в аккумуляции солнечной энергии и формировании газового состава воздуха очень невелика. Таким образом, значение этой группы в жизни биогеоценозов зависит от ее участия в остальных трех процессах. При современном уровне наших знаний оно может быть освещено лишь в самой общей форме.

ПОЗВОНОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ КАК КОМПОНЕНТ ЛЕСНОГО БИОГЕОЦЕНОЗА

Влияние позвоночных животных на превращение вещества и энергии тесно связано со взаимоотношениями, сложившимися между ними и остальными компонентами биогеоценоза. В основе этих взаимоотношений лежат кормовые потребности животных. Удовлетворяя их, позвоночные животные образуют так называемые цепи питания (Элтон, 1934). В каждую цепь питания входят: кормовое растение; питающиеся им растительноядные виды; хищники и паразиты, кормящиеся растительноядными формами; мусорщики, поедающие трупы и отбросы.

Как правило, цепи питания идут от более мелких к более крупным формам. В большинстве случаев относительно мелкие размеры имеют растительноядные животные, находящиеся в начале цепи питания. Обычно хищники бывают значительно крупнее своей добычи. Но так как размеры животных не могут увеличиваться бесконечно, число звеньев в цепях питания ограничено. Обычно их бывает не более шести. Вместе с тем в каждом предыдущем звене цепи питания число особей бывает значительно больше, чем в последующем. Только при этом условии отдельные виды могут выдержать смертность от хищников и других причин. В итоге с каждым последующим звеном животные становятся крупнее, но численность их резко сокращается. Эта закономерность, проявляющаяся в любом биогенезе, получила название «пирамиды чисел» (Элтон, 1934)¹. Из нее следует, что биомасса каждого последующего звена цепи питания уменьшается. Соответственно общая масса растительных организмов биогеоценоза всегда бывает больше массы растительноядных форм, а последним уступают в своем количестве насекомоядные и хищники.

Нередко различные цепи питания имеют общие звенья или звенья, замещающие друг друга. Такие цепи образуют цикл питания. Примером цикла питания может служить использование кедровых орешков позвоночными тайги (рис. 49).

¹ Закономерность, названная «пирамидой чисел», не приложима к цепям питания паразитов, которые с каждым следующим звеном становятся мельче, но многочисленнее (Элтон, 1934).

В каждом биогеоценозе, как правило, бывает значительное количество циклов питания, в результате чего сложившиеся в нем трофические отношения представляют очень сложную картину (рис. 50). Однако в жизни биогеоценоза далеко не все цепи и циклы питания имеют одинаковое значение. Многие из них образованы малочисленными видами и не играют заметной роли в общем процессе превращения вещества и энергии. Лишь сравнительно небольшое число видов птиц и млекопитающих, отличающихся высокой численностью, образуют ядро населения животных и определяют участие позвоночных в энергетическом балансе биогеоценоза.

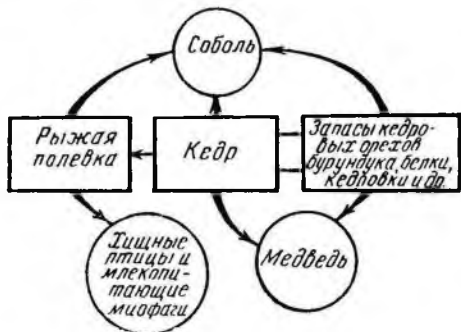


Рис. 49. Использование семян кедра позвоночными животными тайги (по Фолитарнику, 1947). Пример цикла питания.

Стрелка указывает потребителей пищи

Благодаря этому в лесных биогеоценозах основное ядро населения позвоночных животных достигает наибольшего разнообразия, а трофические отношения — наибольшей сложности. Вместе с тем хорошие защитные условия определяют относительную малочисленность в лесу форм, размножающихся под землей или ведущих подземный образ жизни (Кашкаров, 1945).

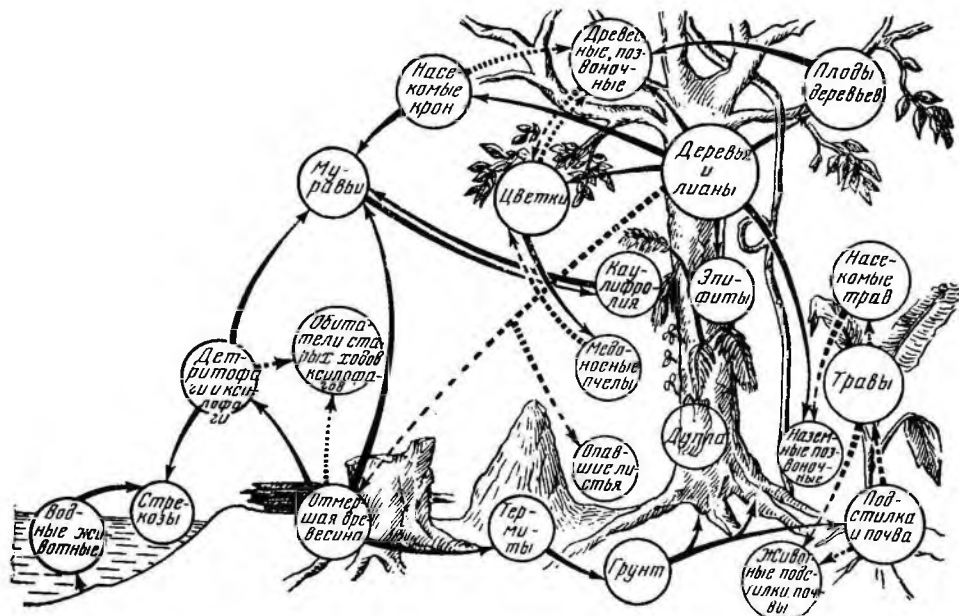


Рис. 50. Основные зависимости между компонентами тропического леса (Панфилов, 1961).

Стрелка указывает потребителей пищи

Специфические особенности животного мира лесов проявляются и в использовании им растительной пищи (Воронов А. Г., 1959; Динесман, 1961, и др.). Кормовая ценность лесных травостоев, особенно в северных районах, очень низка. Она к тому же резко снижается после прекращения вегетации из-за вымывания осенними дождями минеральных элементов. Характерный для лесной зоны глубокий снежный покров делает травяную растительность не доступной большинству позвоночных животных в течение значительной части года. Благодаря этому в лесных биогеоценозах травяные растения используются млекопитающими и птицами гораздо слабее, чем в степях. Пластические вещества, накопленные летом листвой деревьев и кустарников, осенью перемещаются в ветви, ствол, корни и кору деревьев, резко повышая их кормовую ценность. К тому же вегетативные части деревьев и кустарников доступны животным во время много-снежья. Они представляют очень важный корм многих млекопитающих и птиц, питание которым позволяет животным переживать зимнюю бескормицу и обитать в лесной зоне. В связи с этим в лесных зооценозах хорошо выделяется группа потребителей вегетативных частей деревьев и кустарников. Из позвоночных нашей страны к основным ее представителям относятся лось, олени, косуля, бобр, зайцы, серые и красно-серые левки, северная пищуха, тетеревиные птицы. В меньшей степени вегетативными частями древесных и кустарниковых пород питаются многие другие позвоночные животные — медведи, кабан, белка, лесные мыши, яблочки, овсянки и пр.

Семена и плоды лесных деревьев и кустарников являются очень ценным концентрированным кормом. В связи с его обилием в лесных зооценозах широкое распространение получили позвоночные, питающиеся в значительной степени семенными кормами. Потребители семенных кормов образуют в лесных биогеоценозах СССР хорошо выраженную группу, основные представители которой белка, бурундук, лесные мыши, сони, рыжая и красная полевки, кедровки, клесты. Большую роль семенные корма играют в жизни и других позвоночных — потребителей вегетативных частей растений (олени, косули), хищников (барсук, медведь, соболь), насекомоядных (землеройки, сойки, яблочки, овсянки, синицы и другие мелкие птицы).

Наконец, важная особенность лесных зооценозов заключается в обилии насекомоядных форм.

Большая подвижность позвоночных животных позволяет им легко и с наибольшей выгодой использовать обширную территорию. Благодаря этому перемещение животных в течение года из одних типов леса в другие представляет обычное явление, а население позвоночных отдельных типов леса и даже групп типов отличается главным образом не видовым составом, а количеством особей. Так, например, в период размножения мелкие насекомоядные птицы наиболее многочисленные в типах леса с обильным подлеском, где они находят лучшие условия для гнездования и выкармливания птенцов (рис. 51).

Численность мышевидных грызунов бывает наибольшей в типах леса, отличающихся наилучшими кормовыми условиями, причем для сезонных изменений количества этих зверьков в различных типах характерны резкие скачки, связанные с поспеванием отдельных кормов (Спмкин, 1961; Шмальгаузен, 1961, и др.). Очень отчетливо сезонное перемещение из одних типов в другие выражено у копытных (рис. 52).

Сезонные перемещения позвоночных из одних типов леса в другие связаны не только с особенностями распределения корма и мест, удобных для гнездования. Они определяются и многими другими факторами — различиями в освещенности, в глубине снежного покрова, ремизности, обилии кровососущих паразитов и хищников, а также конкуренцией с видами, обладающими сходными требованиями к среде обитания и пр.

Наряду с местными перемещениями из одних биотопов в другие у позвоночных животных наблюдаются переселения на очень большие расстояния. Широко известным примером таких переселений могут служить перелеты и кочевки птиц или миграции белки, копытных и других млекопитающих.

Участие позвоночных в превращении вещества и энергии тесно связано с сезонными изменениями и многолетними колебаниями численности животных. Многолетние колебания численности позвоночных достигают нескольких десятков раз и характерны для всякого биогеоценоза. Причины их выяснены далеко не полностью. Вне всякого сомнения, однако,

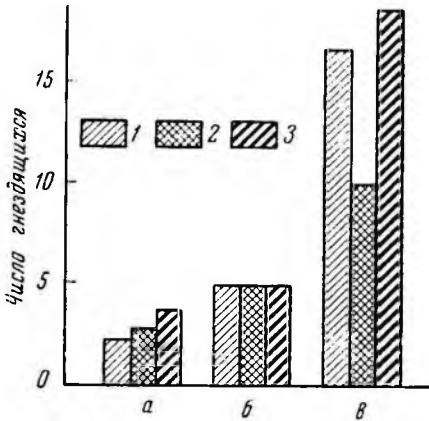


Рис. 51. Численность птиц в лесах различного типа (по Дубинину и Торосиановой, 1960)

1 — в борках; 2 — в ельниках; 3 — в березняках; а — группы типов лесов без подлеска; б — группы типов лесов с подлеском; в — типы сложных лесов

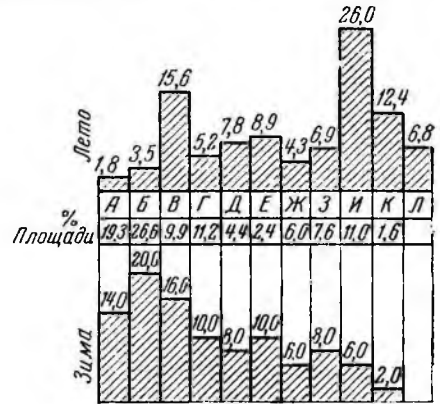


Рис. 52. Распределение лесов в Карелии (% встреч) (по Никифорову и Гиббет, 1959).

А — сосняки лишайниковые; Б — сосняки ягодно-зеленомошные; В — сосняки сфагновые; Г — сосново-еловые леса; Д — ельники зеленомошники; Е — ельники приручевые; Ж — лиственные леса; З — вырубки и гари; И — сфагновые болота; К — осоковые болота; Л — берега водоемов

что в лесных биогеоценозах у потребителей семенных кормов они в первую очередь определяются периодичностью плодоношения древесных и кустарниковых пород. При хорошем урожае семян дуба, бука, кедра, ели или других кормовых растений складываются благоприятные условия размножения питающихся ими животных, численность которых резко возрастает. На следующий год запасы семян уже бывают исчерпаны. Сильно размножившиеся животные начинают страдать от недостатка корма и переходят на питание малоценными заменяющими кормами. Численность животных при этом падает, а некоторые из них выселяются в другие районы. Неурожаем хвойных пород вызываются, например, миграции белки и налеты сибирских кедровок в Европу (Формозов, 1933), а большое количество свиристелей появляется в средней полосе в годы неурожая на севере рябины (Siivonen, 1941). Тесная связь изменения численности потребителей семенных кормов с урожаями семян, видимо, сильно нарушается только в районах с очень неблагоприятными климатическими условиями и редким плодоношением деревьев. Такое нарушение обнаружено, в частности, у мышевидных грызунов в северной тайге Европейской части СССР (Кошкина, 1957) и у белки в Якутии (Егоров, 1961).

Вообще же в лесных биогеоценозах погодные условия гораздо сильнее воздействуют на многолетние изменения численности потребителей вегетативных частей растений. Так, численность тетеревиных птиц изменяется в связи с температурными условиями весны. В холодные весны гиб-

нут их кладки, и прирост популяции бывает незначительным (Семенов-Тянь-Шанский, 1960, и др.). Основная причина многолетних изменений численности зайца-беляка в Европейской части СССР заключается в гибели большого количества этих зверьков от эпизоотий, которые чаще всего развиваются в холодные и дождливые годы (Наумов, 1947). В таежных районах численность полевок возрастает в теплые сухие годы с поздней осенью, когда из-за благоприятных климатических условий продолжительность периода размножения зверьков увеличивается (Башенина, 1951).

Влияние хищников на динамику численности потребителей семенных и вегетативных кормов нельзя считать выясненным. Различные исследователи оценивают его по-разному. Несомненно, однако, что оно очень часто оказывается под контролем метеорологических факторов и зависит от состояния растительности, глубины снежного покрова, условий снеготаяния и т. п. Изменения численности самих лесных хищников, как и в биогеоценозах других типов, определяются преимущественно колебаниями количества зверьков, служащих им пищей.

Сильные изменения население позвоночных животных претерпевает в связи с сукцессиями лесной растительности. Из них наибольшее значение имеют изменения, возникающие на вырубках и гарях. С появлением вырубки на месте спелого леса состав населения животных резко меняется. Отсюда уходят многие типично лесные позвоночные, связанные с высокоствольными древостоями и с семенами древесных пород, а им на смену приходят виды открытых пространств. Позднее, с зарастанием вырубок и гарей кустарником и подростом, на них создается благоприятная обстановка для потребителей ягод и веточных кормов. Поэтому широкое распространение вырубок и гарей способствует увеличению численности и расселению полевок, зайцев, оленей, косули и некоторых других млекопитающих. С переходом подростка в жердняк кормовые качества травяного покрова ухудшаются из-за затенения, а значительная часть молодых побегов деревьев становится не доступной большинству потребителей веточных кормов, и численность их сокращается.

Жердняки представляют наиболее бедную животным населением стадию развития леса. В дальнейшем с ростом древостоя постепенно восстанавливается население позвоночных коренного леса. Однако типично лесной облик оно принимает лишь с переходом вырубки в стадию приспевающего древостоя (Данилов, 1934; Ларин, 1955; Керзина, 1956; Лебле, 1959; Cringan, 1958, и др.).

Для лесов умеренного пояса установлены географические вариации описанного процесса (Реймерс, 1958, и др.), но они не велики.

Сезонные изменения и многолетние колебания численности, миграции и местные перемещения позвоночных животных очень сильно осложняют участие этой группы в превращении вещества и энергии. Они, безусловно, определяют динамику и пространственные особенности всего процесса. Однако в настоящее время мы не можем даже приблизительно оценить их значение в энергетическом балансе биогеоценозов. Накопленные материалы позволяют лишь в самой общей форме осветить роль млекопитающих и птиц в превращении вещества и энергии в условиях, в которых деятельность этих позвоночных выражена наиболее ярко.

ВЛИЯНИЕ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ НА ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ВОДЫ, ПЕРЕМЕЩЕНИЯ И ПРЕВРАЩЕНИЯ ОРГАНИЧЕСКИХ И МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ ПОЧВЫ

Влияние позвоночных на передвижение воды, перемещения и превращения органических и минеральных веществ почвы и подстилки изучено еще очень плохо. По сути дела мы располагаем лишь отдельными факта-

ми, свидетельствующими о большом значении этой стороны жизнедеятельности животных.

Очень яркий пример сильного влияния позвоночных животных на передвижение воды представляет работа речного бобра. Этот зверь, поселяясь на мелких лесных речках, возводит на них систему плотин. Плотины повышают уровень воды и увеличивают площадь, пригодную для развития поедаемой бобрами водной растительности (рис. 53). Вместе с тем вызванное ими затопление леса приводит к гибели некоторой части дре-

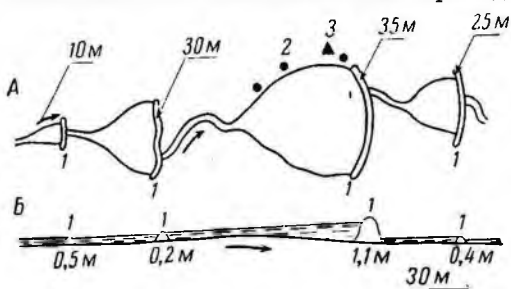


Рис. 53. Бобровые плотины (по Барабаш-Никифорову, 1957)

А — план; Б — профиль; 1 — плотины; 2 — норы; 3 — домик. Верхний ряд цифр — длина плотин, нижний — высота плотин

востоя. Наряду с плотинами животные строят большое количество каналов, по которым переправляют к своим убежищам веточный корм. Каналы дренируют прилегающую территорию, что также сказывается на состоянии древесных пород. Как всякие плотины, бобровые сооружения регулируют сток, причем этот процесс идет настолько сильно, что, по некоторым данным, реки, заселенные бобрами, можно считать полностью зарегулированными (Хортон, 1948; Hinze, 1950, и др.).

В настоящее время в связи с малочисленностью бобров в нашей стране их строительная деятельность не имеет большого значения. В прошлом же она, видимо, была существенным фактором водного баланса прирусловых типов леса.

Большое влияние на передвижение влаги в почве оказывает роющая деятельность животных. Устраивая свои убежища и роясь в поисках пищи, они нарушают подстилку и почвенный покров и сооружают сложные системы ходов. У крупных млекопитающих, таких, как барсук и лисица, ходы нор спускаются до 2—2,5 м. Однако перерытая ими площадь очень невелика. В широколиственных лесах в среднем, например, приходится лишь по несколько нор этих животных на 1000 га (Лихачев, 1959). Они поэтому не могут оказывать заметного влияния на распределение влаги. Наибольшую роль в жизни леса играют норы мелких насекомоядных и грызунов, число которых может доходить до нескольких сот на 1 га.

По наблюдениям в хвойно-широколиственных лесах Московской области (Попова, 1962), в год высокой численности рыжих полевок перерытая зверьками площадь в сосняках и дубняках в среднем равняется 10—15%. Наиболее сильно бывает перерыт верхний 10-сантиметровый слой. На глубине 40—50 см роющая деятельность полевок практически прекращается (рис. 54). Под ходами нор мелких грызунов почва, как правило, промачивается на большую глубину, чем на не перерытых зверьками участках. Вместе с тем в некоторых случаях вдоль ходов наблюдается и по-

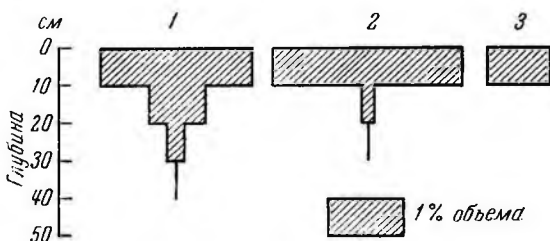


Рис. 54. Объем ходов нор мелких млекопитающих (в %) от объема почвы в хвойно-широколиственном лесу (по Поповой, 1962)

1 — в дубняке; 2 — в сосняке; 3 — на лесной поляне

верхностное иссушение почвы. Его интенсивность зависит от микроклиматических условий под пологом леса (рис. 55).

Наконец, в некоторых случаях пастьба и передвижение животных в лесу может также сильно отразиться на водном режиме почвы. Известно, что пастьба домашних животных на тяжелых почвах приводит к уплотнению последних, нарушению их порозности в водопроницаемости к застаиванию влаги на поверхности (Фальковский, 1929).

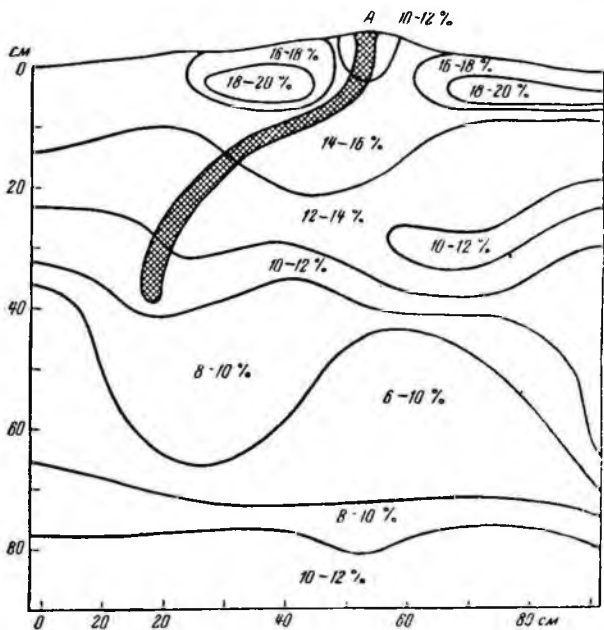


Рис. 55. Влияние нор мелких грызунов на распределение влаги в почве под пологом леса (по Поповой, 1962). Влажность почвы в весовых процентах.

А — ход норы рыжей полевки

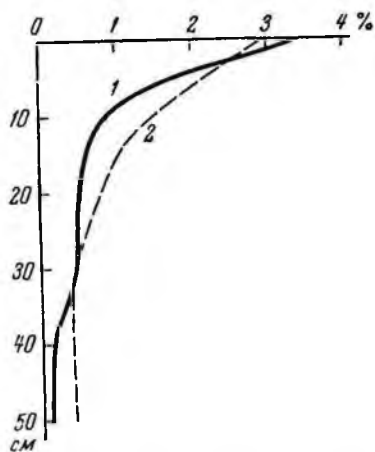


Рис. 56. Распределение гумуса в лесной почве (по Поповой, 1962) 1 — на ненарушенных мышевидными грызунами участках; 2 — на участках перерытых рыжей полевкой.

На рыхлых почвах пастьба приводит к уничтожению мохового и мертвого покрова, что способствует ее иссушению. Большинство диких лесных животных перемещается и пасется в одиночку или очень небольшими группами. Их влияние на водный режим почв очень невелико. Заметно оно главным образом на постоянных путях передвижения к водоёмам и т. п., вытаптываются хорошо заметные тропы. Наблюдения, проведенные в заповедниках (Крайнова, 1951; Заблוצкая, 1957а, б), позволяют думать, что в прошлом уплотнение почв и разбивание мертвого покрова могло в заметных размерах производиться лишь истребленными теперь зубрами. В настоящее время в лесах СССР заметное вытаптывание связано лишь с выпасом домашних животных.

Более глубокое промачивание почвы на местах, перерытых животными, неминуемо должно повлечь за собой перемещение в почвенном профиле различных водорастворимых веществ. К сожалению, данных по этому вопросу для лесных биоценозов практически нет. Установлено только, что на перерытых грызунами участках гумус оказывается перемещенным в более глубокие почвенные горизонты (рис. 56).

Для всех процессов, протекающих в почве, видимо, существенное значение имеет роющая деятельность землероек. Большая часть ходов этих зверьков располагается в лесной подстилке. Добывая свой корм, зверьки перемешивают подстилку с верхним почвенным горизонтом, улучшают аэрацию и способствуют проникновению влаги.

УЧАСТИЕ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ В ПРЕВРАЩЕНИИ И ПЕРЕМЕЩЕНИИ ЖИВОГО ВЕЩЕСТВА

Живое вещество земли создается автотрофными организмами, деятельность же позвоночных животных ограничена лишь его превращениями. Участие позвоночных животных в превращениях живого вещества может быть прямым и косвенным. Прямое заключается в поедании пищи и ее дальнейшей переработке в более сложные формы живого вещества (в биомассу организмов) и энергию и в возвращении части веществ в почву в виде трупов и экскрементов, косвенное — во влиянии этого процесса на окружающую среду.

Прямая переработка позвоночными животными живого вещества состоит из нескольких этапов, каждый из которых соответствует определенным звеньям цепей питания (Динесман и Шмальгаузен, 1961). Первый этап охватывает переработку животными вещества растений, второй — переработку вещества животных хищниками, трупоедами и паразитами, третий — переработку экскрементов копрофагами, четвертый — превращения вещества и энергии, происходящие при разложении трупов и экскрементов.

В природе перечисленные циклы столь тесно переплетаются, что их часто невозможно отделить друг от друга. Кроме того, они сильно осложнены перемещениями животных, благодаря которым цикл, начавшийся в одном биогеоценозе, заканчивается в биогеоценозе другого класса и даже типа.

Поэтому количественная оценка роли отдельных циклов в энергетическом балансе биогеоценозов представляет чрезвычайно сложную задачу. В настоящее время она может быть решена очень приближенно.

Исходя из «пирамиды чисел», мы вправе заключить, что среди позвоночных животных в процессах превращения вещества и энергии ведущее место занимают растительноядные формы. Следовательно, участие животных в круговороте веществ определяется прежде всего использованием растительности и связанными с ним этапами копрофагии и разложения экскрементов. Эти этапы — главные зоогенные этапы превращения вещества и энергии. Правильность этого предположения подтверждается цифрами табл. 76, в которой сопоставлена биомасса различных групп позвоночных животных широколиственного леса и поедаемой ими пищи. Как видно из таблицы, в лесостепной дубраве сухое вещество позвоночных составляет всего лишь 2,5 кг/га, причем почти 90% его приходится на долю растительноядных форм — копытных и грызунов. Значительно меньше биомасса мелких птиц, питающихся преимущественно насекомыми. Она исчисляется сотнями граммов на 1 гектар. Биомасса хищных птиц и хищных млекопитающих очень невелика и выражается десятками граммов на 1 гектар.

Вес пищи, поедаемой в течение года всеми хищниками, не превышает 1 кг/га, что составляет около 40% биомассы растительноядных млекопитающих и мелких птиц. На самом же деле перерабатываемая ими биомасса животных вряд ли достигает этой величины, так как в состав пищи многих хищных млекопитающих входят и растительные корма.

Характерно, что вес пищи, поедаемой в течение года растительноядными млекопитающими, во много раз превышает биомассу самих животных. Он достигает нескольких сотен килограммов на 1 гектар. Эта величина, однако, ничтожна по сравнению с общей биомассой растений, их годичным приростом и опадом, исчисляющимся в лесах тоннами на 1 гектар. Следовательно, позвоночные животные перерабатывают очень небольшую часть веществ, вовлеченных в круговорот лесной растительности.

Этот вывод подтверждается и прямыми наблюдениями, сделанными, правда, в других типах леса. Так, по данным О. И. Семенова-Тян-Шанско-

*Биомасса основных групп позвоночных животных Теллермановского леса и поедаемой ими пищи
(сухой вес) **

Группа животных	Биомасса, кг/га	
	животных	пищи, поедаемой в течение года
Копытные	1,3	78,7
Мыши и полевки	0,9	247,0
Белка и зайцы	<0,1	1,7
Итого	2,2	327,4
Мелкие хищные млекопитающие . .	<0,1	0,1
Прочие » »	0,1	0,3
Основные группы млекопитающих .	2,3	327,8
Мелкие птицы (воробьиные, дятлы и пр.)	0,2	16,7
Хищные птицы	<0,1	0,4
Всего	2,5	344,9

* При составлении таблицы использованы данные о численности позвоночных Теллермановского леса, предоставленные Г. Е. Корольковой в наше распоряжение, а также опубликованные в различных источниках сведения о весе особей различных видов, количестве поедаемой ими пищи и содержании воды в живых организмах. Полученные таким образом цифры, естественно, не могут претендовать на большую точность и дают лишь представление о порядке величин.

го (1960), в Лапландском заповеднике куриные птицы, представляющие важный компонент зооценозов таежных лесов, при плотности населения от 8 до 26 особей на 1 км² перерабатывают за год не более 1% биомассы травяно-кустарничкового яруса, хвои и урожая ягод (табл. 77).

Т а б л и ц а 77

*Использование куриными птицами биомассы кормовых растений в лесах
Кольского полуострова
(по данным Семенова-Тян-Шанского, 1960)*

Показатель	Зеленые части трав и кустарников	Ягоды	Хвоя ессны
Общий запас, кг/га	2570	200	300 ⁰⁾
Годичная потребность общего поголовья куриных птиц, кг/га . .	3	2,5	4,2
% к общему запасу	0,1	1,2	0,1

В хвойно-широколиственных лесах Европейской части СССР одним из основных потребителей растительных кормов являются лоси. Как показали исследования, проведенные в сосновом лесу под Москвой (Динесман и Шмальгаузен, 1961), питаясь в основном сосной и рябиной, эти животные на своих стойбищах съедают за зиму всего лишь 8% биомассы

подроста кормовых пород. Из 8%, съеденных ими, 5% поступает на поверхность почвы в виде экскрементов и только 3% расходуется на покрытие энергетических затрат организма. При плотности населения лосей 3 на 1 км² вес съеденных ими побегов выражается десятками килограммов на гектар, а годичный прирост и опад древесных пород — тоннами на гектар.

Как показывает последний пример, значительная часть веществ, содержащихся в пище, поедаемой растительноядными формами, не усваивается организмом и в переработанном виде возвращается на поверхность почвы. Характерная черта этой переработанной позвоночными массы — богатство биогенными органическими и минеральными соединениями. Образование этих соединений и их концентрация представляют одну из особенностей конечных зоогенных этапов превращения вещества и энергии. Они, возможно, существенно влияют на количество и скорость поступления веществ в почву.

Значение концентрации позвоночными животными биогенных соединений еще требует изучения. Но уже сейчас известно, что вещества, содержащиеся в свежем помете (Никитин, 1961, и др.), первоначально вызывают ожоги и гибель растений. На занятых ими местах образуются плешинки, зарастающие лишь через 2—3 года. Здесь поселяются злаки, малина, бузина, луговые и сорные виды, отличающиеся от окружающего растительного покрова лучшим состоянием. Лишь в немногих случаях, когда поступление помета на какой-либо участок происходит регулярно, изменения растительного покрова принимают стойкий характер. Подобные изменения вызывают, например, колонии птиц, в частности обычной в лесных районах серой цапли. Эта птица селится небольшими колониями, устраивая до восьми гнезд на одном дереве. Занятые птицами участки отличаются высоким содержанием гумуса в почве и сильным разрастанием растений-нитрофилов — купены, крапивы, бузины и др. (Ткаченко, 1955; Brinkmann, 1956; Новиков Г. А., 1959, и др.). Однако подобное устойчивое влияние помета не имеет большого значения в жизни леса, так как проявляется на очень ограниченной площади.

Таким образом, главными зоогенными циклами превращения вещества и энергии перерабатывается ничтожная часть веществ, вовлеченных в круговорот растительностью. Еще меньшее количество веществ перерабатывается в остальных зоогенных циклах. Следовательно, прямая переработка позвоночными животными живого вещества играет очень небольшую роль в обмене и превращении веществ в лесных биогеоценозах.

Косвенное влияние позвоночных животных на превращения живого вещества в основном определяется теми изменениями, которые они вызывают в растительном покрове и в превращении вещества и энергии отдельными его синузиями. Эти изменения нередко имеют очень большое значение в жизни лесных биогеоценозов.

Одну из широко распространенных форм косвенного влияния позвоночных на превращения живого вещества представляют последствия объедания вегетативных частей древесных и кустарниковых пород.

С увеличением возраста деревьев и кустарников кормовая ценность их вегетативных частей падает. У взрослых деревьев и кустарников они недоступны большинству животных и объедаются преимущественно птицами. Как правило, млекопитающие добывают веточный корм в молодых нациях.

Питание вегетативными частями деревьев и кустарников сопровождается повреждением растений. Наиболее обычные типы повреждений — объедание коры и побегов.

Различные виды мышевидных грызунов объедают кору от корневой шейки (или немного отступая от нее) до поверхности снега. Зайцы же

и копытные обглаживают не засыпанные снегом части стволов и ветвей. Копытным кора доступна только в начале и в конце зимы. Замерзшую кору они не трогают. Сплошное объедание коры вокруг всего ствола приводит к гибели растения или усыханию его вершины. Повреждение коры, захватывающее лишь часть окружности ствола, не так опасно, но все же заметно отражается на росте растений (рис. 57). Скусывание побегов, особенно вершинного, представляет собой более серьезное повреждение. Оно, как правило, уменьшает высоту дерева и приостанавливает его прирост на несколько лет (рис. 58). Кроме того, скусывание побегов вызывает искривление стволика дерева, образование второй вершины из одного из боковых побегов или из спящей почки, ветвление побегов и нарушение нормальной архитектоники кроны. По наблюдениям Ю. А. Исакова, например, на песчаных косах дельты Волги почти у всех ив еще в очень раннем возрасте гуси скусывают вершинный побег. Поэтому выросшие там деревья этой породы, как правило, имеют развилку в нижней части ствола. Регулярное ошипывание хвои и почек сосны тетеревиными птицами приводит к нарушению нормального роста деревьев и развития крон. Иногда, несмотря на малочисленность птиц, подобные повреждения наблюдаются на значительной площади (Nef, 1959, и др.). Аналогичные результаты вызывает массовое объедание веточек ив куропаткой, а постоянное объедание северными оленями молодых побегов березы вызывает образование своеобразной формы растений этой породы — «ходылей» (Тихомиров, 1959).

Как частный случай повреждения вершинного побега нужно рассматривать и повреждения мышами, полевками и птицами всходов деревьев и кустарников. Зверьки окусывают их у самой земли (Петров, 1954), а птицы обрывают верхушки или выдергивают целиком. Кедровки, например, могут повредить до 84% всходов кедра (Бибиков, 1948).

Видовой состав древесных и кустарниковых пород, у которых позвоночные животные повреждают вегетативные части, наиболее разнообразен в широколиственных лесах (Динесман, 1961). Здесь ими поедаются различные части как главных лесообразующих, так и сопутствующих пород. В хвойно-широколиственных лесах от позвоночных страдают широколиственные породы, а также сосна, осина, рябина и ивы. В остальных таежных лесах они отдают предпочтение коре и побегам ив, рябины и осины. Менее охотно здесь поедаются сосна, пихта и лиственница, хотя эти породы предпочитают есть и березе. Из-за такой избирательности задержки развития поврежденных растений происходит нарушение нормального роста древостоев и изменение породного состава молодняков.

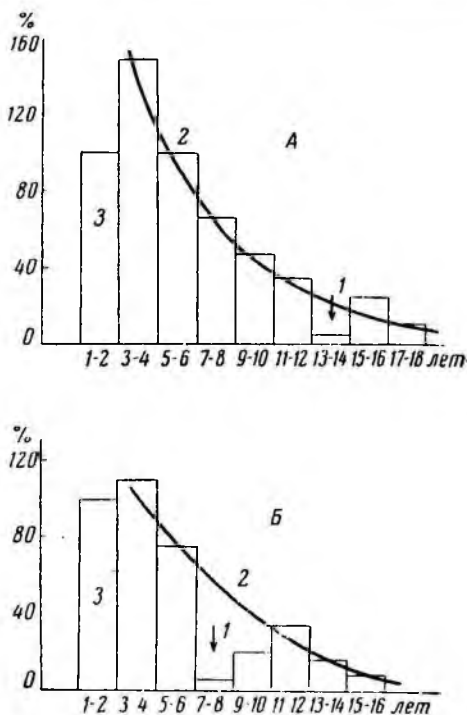


Рис. 57. Влияние на скорость роста деревьев повреждения коры лосями
 А — сосна; Б — осина; 1 — время повреждения коры; 2 — средняя скорость роста; 3 — скорость роста за двухлетний период

Специальными исследованиями, проведенными в хвойно-широколиственных лесах (Динесман, 1961), установлено, что на зарастающих вырубках в ельниках лоси в первую очередь повреждают осину. При многократном объедании деревья этой породы перестают расти и не могут подняться

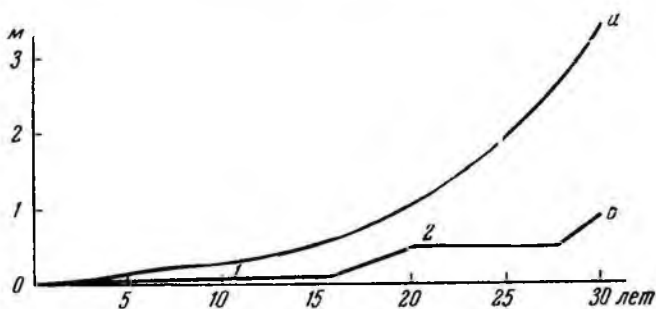


Рис. 58. Влияние объедания вершинного побега зайцами-беляками на рост лиственницы даурской

а — кривая роста неповрежденного дерева; б — кривая роста дерева с объеданным шестилетним (1) и восьмилетним (2) побегами

выше 2—2,5 м. Такие низкорослые осинки перестают служить укрытием подросту ели, и он начинает страдать от весенних заморозков. В сильно пострадавших от лосей молодняках обмерзание елочек становится массовым явлением. Скорость их роста резко падает (рис. 59), в результате чего они заметно отстают в развитии от своих собратьев из слабо поврежденных молодняков.

В отличие от ели подрост березы не только редко повреждается лосями,

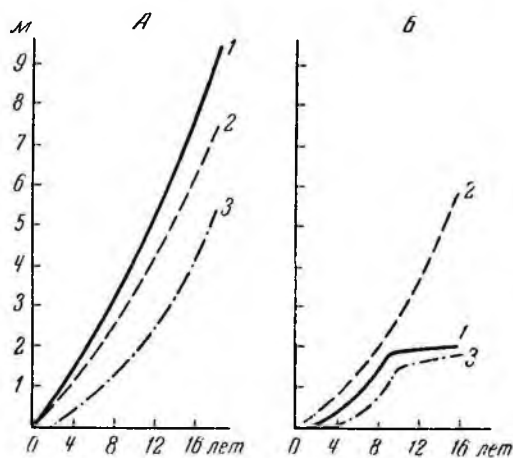


Рис. 59. Рост древостоев на вырубках еловых лесов

А — слабо поврежденные лосями молодняки; Б — сильно поврежденные лосями молодняки; 1 — осина; 2 — береза; 3 — ель

но и не боится заморозков. В пострадавших от лосей молодняках скорость роста древостоя этой породы не меняется, и она надолго остается в верхнем ярусе, из которого выпадает осина. Практическое значение последнего явления зависит от размеров участия березы в составе молодняков. К аналогичным результатам приводит деятельность лосей на зарастающих осиной вырубках в дубняках. На вырубках сосновых лесов, возобновляющихся березой и сосной, лоси повреждают главным образом последнюю. Это приводит к сильному подавлению роста ее древостоя. Выход в верхний полог леса задерживается, и господствующее по высоте положение надолго сохраняется за березой.

По мнению ряда исследователей (Врублевский, 1912; Капланов, 1948; Банников и Лебедева, 1956; Саблина, 1959), избирательное поедание древесных пород благородными оленями на территории Беловежской пуши способствует смене лиственных пород елью, а на Дальнем Востоке — выпадению бархатного дерева и аралии. В некоторых случаях деятельность оленевых может даже полностью прекратить лесовозобновление.

В широколиственных колках Башкирской лесостепи на сильно поврежденных зайцем-русаком участках многократно объединенные этими зверьками дубки превращаются в торчки, а клен остролистный не может выйти в верхний полог и остается в подросте (Федорако, 1940). На вырубках лиственничных лесов центральной Якутии деятельность зайца-беляка очень сильно задерживает рост лиственницы и способствует сохранению в верхнем ярусе молодняков березы (Динесман, 1959б).

Повреждение вегетативных частей мышевидными грызунами может вызвать гибель до 70% всходов и молодого подроста деревьев и кустарников. При этом, полевки, малотребовательные к видовому составу зеленого корма, летом повреждают всходы древесных и кустарниковых пород пропорционально их обилию. Поэтому летняя деятельность зверьков мало отражается на породном составе древостоев. В выборе одревесневших кормов полевки более разборчивы. Поэтому зимой одни породы страдают от них сильнее других, и деятельность зверьков может заметно изменить породный состав лесовозобновления. Так, в широколиственных лесах Тульских засек (Свириденко, 1940а, б) повреждение подроста обыкновенными полевками привело к заметному сокращению доли клена остролистного и липы, возрастанию роли ясени и полному выпадению ильмовых.

Повреждения плодов и семян древесно-кустарниковых пород птицами и млекопитающими не нуждаются в подробном описании. В большинстве случаев плоды и семена съедаются целиком или повреждаются настолько сильно, что теряют жизнеспособность. Лишь семена и плоды немногих пород, у которых зародыш и эндосперм защищены прочной оболочкой, проходят пищеварительный тракт позвоночных, не теряя всхожести.

Наибольшее значение в жизни лесных животных имеют семена кедр, желуди дуба, буковые орешки, орехи лещины, плоды груши, яблони, рябины. Они истребляются хищными, копытными и отчасти насекомоядными млекопитающими и многими птицами. Семена ели, сосны, пихты, лиственницы, березы, ольхи, липы, ильмовых и кленов представляют важные корма птиц, грызунов и землероек. Семена остальных деревьев в жизни лесных зооценозов играют меньшую роль. В большом количестве лесные позвоночные (особенно птицы) поедают ягоды и плоды кустарников — жимолости, бересклета, крушины и пр.

Истребление позвоночными животными урожая семян главных лесобразующих пород изучалось в кедровых, сосновых, еловых, лиственничных, дубовых и буковых лесах. При этом всюду были получены довольно близкие результаты (табл. 78). Оказалось, что в хвойных лесах от 30 до 90% шишек сбрасывается на землю птицами (кедровкой, клестами, дятлами). Судьба семян сбитых еловых шишек не одинакова в различных районах. На Кольском полуострове они в первую же весну высыпаются на землю. В средней же полосе Европейской части СССР семена остаются в шишке и в течение длительного времени используются животными (Данилов, 1937; Новиков Г. А., 1956; Воронцов, 1956, и др.).

Как показывают цифры табл. 78, птицы истребляют до 75% урожая семян, а белка не более 38%. И в хвойных, и в широколиственных лесах большая часть осыпавшихся на землю семян уничтожается грызунами. Лишь очень незначительная доля урожая прорастает и дает всходы. Однако в годы обильного плодоношения эта часть вполне обеспечивает нормальное лесовозобновление. В годы плохого урожая мелкие грызуны истребляют все осыпавшиеся на землю семена и лесовозобновления не происходит (Ярошенко, 1929; Taylor a. Gorsuch, 1932; Пивоварова, 1956; Нестеров и Нико-Никочичо, 1951; Образцов и Штильмарк, 1957).

Характерно, что при незначительном участии в древостое основных кормовых пород грызунов осыпавшиеся на землю семена уничтожаются зверьками полностью, независимо от размеров урожая (Снигиревская, 1954; Пивоварова, 1956).

Истребление птицами и грызунами семян главной лесобразующей породы

Лесная формация	Сбито птицами и белкой, %	Уничтожение			Автор
		% ко всему урожаю		мелкими грызунами, % к количеству семян, осыпавшихся на землю	
		птицами	белкой		
Кедровые леса	До 90	22—75	До 17	85	Бибииков, 1948; Реймерс, 1956, 1958
Сосновые леса	38		24	2 *	Данилов, 1944
Лиственничные леса **		10—40 **		18—40	Лещинский и Реймерс, 1959
Еловые леса	До 98	До 42	До 38	До 83	Данилов, 1937, 1944; Молчанов, 1938; Кругликов, 1939
Дубовые леса				До 100	Юнаш, 1940; Образцов и Штильмарк, 1957; Новиков, 1959; Ashby, 1959
Буковые леса				До 100	Жарков, 1938

* В % ко всему урожаю.

** Как указывают авторы, вероятно, птицам приписывается часть семян, уничтоженная бурундуками.

Существует мнение, что предпочтение, отдаваемое мелкими грызунами семенам определенных пород, способствует смене дуба ясенем, бука — грабом, семенных древостоев липы — порослевыми (Иванова, 1950; Свириденко, 1951; Образцов и Штильмарк, 1957).

Как показывают наблюдения Л. В. Заблочки (1957а), на судьбу урожая некоторых древесных пород заметное влияние могут оказывать землеройки-бурозубки.

Судя по результатам исследований, проводившихся в Беловежской пуще (Лебедева, 1956), значительное количество осыпавшихся на землю желудей могут уничтожить кабаны. Правда, в годы обильного плодоношения интенсивность их истребления падает.

Истребление плодов и семян оленями, косулями и хищными млекопитающими оценить очень трудно. Их влияние на урожай главных древесных пород, видимо, невелико, так как значительная часть опавших на землю семян истребляется мелкими грызунами.

С поеданием позвоночными животными плодов и семян тесно связана зоохория — явление, играющее очень большую роль в жизни лесных биогеоценозов. Из всех видов зоохории для лесов характерны активное растаскивание животными плодов и семян — синзоохория — и распространение проглоченных плодов и семян, прошедших пищеварительный тракт животных, не потеряв всхожести, — эндозоохория (Левина Р. Е., 1957).

Эндозоохорно распространяются семена, зародыши и эндосперм которых защищены плотной механической оболочкой. Их жизнеспособность после прохождения желудка и кишечника животных сохраняется на 75—92%¹ (Образцов, 1961). Эта особенность характерна для всех сочных плодов и семян. Эндозоохория связана преимущественно с деятельностью мел-

¹ Есть данные, что грунтовая всхожесть некоторых семян с плотными оболочками возрастает после прохождения ими пищеварительного тракта животных.

ких птиц (таких, как дрозды, славки), со слабой мускулатурой желудка, хищных (медведя, лисицы) и копытных (кабан) млекопитающих. Как правило, при поедании грызунами семена разрушаются.

В настоящее время установлено значительное количество деревьев и кустарников, распространяемых эндозоохорно. В большинстве своем это спутники главных лесообразующих пород (Мазинг, 1957). Исключения из этого правила немногочисленны. К ним, например, относится описанное Ф. Д. Шапошниковым (1949) распространение кедровых орехов бурым медведем.

В значительной степени благодаря эндозоохории многие породы, обладающие сочными плодами и семенами, проникают в степь (Формозов, 1950; Образцов, 1961, и др.).

Синзоохория в лесных условиях связана с растаскиванием и запасанием семян и плодов грызунами и птицами, которые запасают семена как сопутствующих, так и главных лесообразующих пород — кедра, дуба, бука, сосны, ели, лещины, березы и пр. Характерно, что большая часть семян, запасенных мелкими грызунами (мышами, полевками, бурундуками), съедается зверьками или попадает в условия, исключающие прорастание. Лишь очень незначительный процент растащенных семян может дать всходы. К их числу относятся семена, спрятанные белкой. Запасы свои белка прячет под опавшие листья, в дупла и щели; 99% из них она потом использует (Richards, 1958).

Следует отметить, что семена и плоды млекопитающие утаскивают недалеко. Запасы свои они устраивают вблизи нор. Многие птицы (различные виды синиц, поползни, грачи, сойки, кедровки) запасают семена древесных и кустарниковых пород, пряча их в трещины коры, под лишайники, мох и листья и даже зарывая в землю. Эти запасы имеют большое значение для успешного переживания птицами зимнего периода. В жизни наших лесов особенно значительную роль играют запасы кедровок и соек. Сибирская кедровка запасает кедровые орехи, которые прячет нередко за несколько километров от плодоносящих деревьев (Городков, 1916, и др.). Запасы свои кедровки устраивают под мхом или ягелем. Многие из них располагаются на вырубках и гарях и даже в горной тундре. Каждый запас содержит чаще всего от 6 до 12 кедровых орешков. При общем количестве от 833 до 3334 кладовых на 1 гектар птицы прячут от 4 тыс. до 34 тыс. орешков на 1 гектар (Бибиков, 1948). Сибирская кедровка использует только половину своих запасов (Раймерс, 1956). Часть из них истребляется грызунами. Но, несмотря на это, спрятанные птицами орешки обеспечивают восстановление леса.

В дубовых лесах аналогичную роль играют сойки, запасующие желуди. В молодых сосняках количество дубков, «посаженных» сойками, достигает нескольких сот и даже нескольких тысяч на 1 гектар (Формозов, 1950; Холодный, 1957; Новиков Г. А., 1959).

Деятельность соек и сибирских кедровок в значительной степени обуславливает возобновление кедра и дуба на вырубках и гарях и расселение этих пород.

Большое влияние на лесную растительность оказывает и роющая деятельность животных. Об ее объеме и влиянии на распределение почвенной влаги и гумуса уже говорилось. Этим роль роющей деятельности в жизни биогеоценозов, однако, не ограничивается. Так, на кучках земли, выброшенной кротами на поверхность и занимающих обычно 2—3% площади, грунтовая всхожесть дуба и клена в два раза выше, чем на не засыпанной зверьками почве. На них поселяются осина, береза, дуб, вяз, клен. С течением времени кучки задерновываются и заселение их древесной растительностью прекращается (Воронов, 1953, 1958). Очень ярко выражено влияние роющей деятельности грызунов и на лесовозобновление. На лесосеках Теллермановского леса перерывание почвы обык-

новенной полевкой препятствует задернению. Поэтому на перерытых местах подрост дуба развивается лучше, чем на остальной территории лесосек (Образцов и Штильмарк, 1957).

Прокладывая свои ходы, мелкие млекопитающие портят корни травяных растений. В перерытых ими местах масса зеленых частей растений снижается на 35—52% и создаются условия, благоприятствующие появлению самосева и корневой поросли древесных пород. Здесь лесовозобновление идет интенсивнее, чем на соседних участках (Сибирякова, 1949; Воронов, 1958).

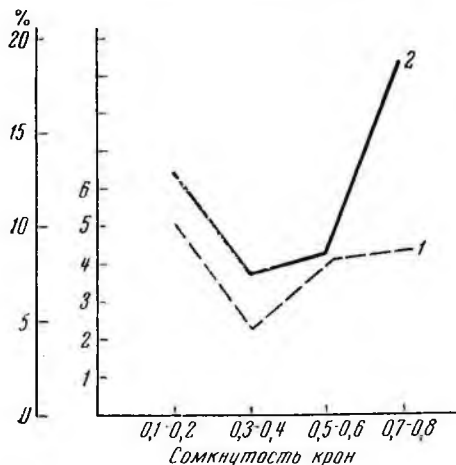


Рис. 60. Распределение роющей деятельности мышевидных грызунов и всходов сосны в сосняке лешиновом (по Поповой, 1962)

1 — среднее число всходов сосны на 1 м²;
2 — площадь, перерытая грызунами (в %)

ку хода. 15% дубков поселилось на осевших и обвалившихся ходах, а 9% на свежих выбросах земли. Таким образом, на перерытых зверьками участках, занимающих всего 10% площади, поселилось 34% дубков, а 32% дубков в той или иной степени пострадало при прокладывании ходов.

Учет, проведенный Н. Н. Поповой в сосняке, показал, что здесь над ходами мелких грызунов растет 35% всходов сосны. Площадь же, занятая ходами и выбросами, не превышает 15%. Обилие всходов сосны, как показывает рис. 60, при сомкнутости крон 0,5—0,6 и ниже тесно связано с размером перерытой грызунами площади. При более высокой сомкнутости сильное затенение, видимо, препятствует развитию всходов и эта связь нарушается.

Очень большую роль в жизни некоторых лесных биогеоценозов играет роющая деятельность кабанов. Роясь в подстилке и верхнем слое почвы, они втаптывают в землю и засыпают часть опавших желудей и орехов, содействуя этим естественному лесовозобновлению (Слудский, 1935; Абрамов, 1954; Лебедева, 1956). Вместе с тем кабаны портят корни подроста, нередко выворачивают и губят молодые деревца, иногда вызывая этим значительный отпад (Динесман, 1959а). Наконец, перерывая почву, кабаны ослабляют конкуренцию деревьев и кустарников с наземным растительным покровом. Так, в моховых ельниках Тянь-Шаня возобновление идет только на кабаньих пороях, где животными уничтожен толстый моховой покров, мешающий прорастанию семян. В Беловежской пуще на кабаньих пороях появляется подрост ели, клена, граба и ясеня, а в освещенных местах и березы. Повторные порои в подросте ели наблюдаются

в Беловежской пуще редко, а в подросте широколиственных пород представляют обычное явление и приводят к гибели деревьев. Это способствует смене широколиственных пород елью (Лебедева, 1956). Известен случай, когда деятельность кабанов привела к смене дубово-букового древостоя березовым (Vietinghoff-Riesch, 1952). Постоянно выедая буковые орешки и желуди дуба, животные подорвали возобновление этих пород. В то же время благодаря их роющей деятельности создались условия, благоприятные для березы.

Нередки случаи появления в степях на шерерытых животными местах пионеров древесной растительности (Виноградов, 1937; Образцов, 1956, и др.). Происходит это, правда, в том случае, если поселению их на выбросах не препятствуют климатические условия.

Последствия выедания дикими животными травяной растительности леса изучено еще очень плохо. Нередко под пологом леса и на лесных полянках можно встретить участки, потравленные дикими млекопитающими. Однако масштабы этого явления и его влияние на взаимоотношения травяных и древесных растений не ясны. Описаны лишь отдельные факты, относящиеся к этому вопросу. Так, на Кавказе (Крайнова, 1951) выпас зубров в короткое время привел к исчезновению с лесных полян зарослей борщевика и разрастанию таволги, окопника, козлятника и некоторых других трав. Зубры в первую очередь выедают разнотравье. Поэтому на местах их постоянного усиленного выпаса увеличивается количество злаков и осок (Заблоцкая, 1957). Сходное явление отмечено и для пятнистых оленей при содержании их в загонах (Рябова, 1938).

Описано тщательное выедание некоторых видов разнотравья лосями (Александрова и Красовский, 1957, и др.), уничтожение лишайников, трав и кустарничков полевками (Кожкина, 1957; Новиков Г. А., 1956, 1959, и др.). Однако эта сторона деятельности животных в лесах, по всей вероятности, никогда не принимает таких масштабов и такого значения, как в тундрах, степях и пустынях.

Заметное влияние на состояние лесной растительности оказывает *деятельность хищных и насекомоядных позвоночных*. Как уже указывалось, хищники перерабатывают до 40% биомассы растительных форм. Это не может не отразиться на участии последних в превращении вещества и энергии. Исследования последних лет установили, что лесные насекомоядные птицы снижают численность вредных насекомых (непарного и кольчатого шелкопрядов, златогузки, зимней пяденицы, некоторых ксилофагов) на 40—70% (Knight, 1958; Королькова, 1963). Это сильно отражается на приросте деревьев и кустарников. В Теллермановском опытном лесничестве на участках молодняков, изолированных в течение лета от птиц сетями, прирост дуба в высоту сократился вдвое (Королькова, 1963). К сожалению, подобных сведений для других насекомоядных или хищных позвоночных нет. В лучшем случае установлено воздействие отдельных видов на численность поедаемых ими животных.

Этот краткий обзор различных форм воздействия позвоночных животных на лесную растительность показывает, что птицы и главным образом млекопитающие оказывают заметное влияние на накопление растительной массы биогеоценоза, задерживая или ускоряя этот процесс, а во многих случаях определяя даже формы ее накопления. В этом преимущественно и заключается роль позвоночных животных в превращении живого вещества. Понятно, что, регулируя их деятельность, можно сильно влиять на продуктивность биогеоценозов.

ОСОБЕННОСТИ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖИВОТНЫХ В РАЗЛИЧНЫХ ТИПАХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Следует попытаться установить, насколько описанные формы участия позвоночных животных в превращении вещества специфичны для лесных биогеоценозов.

Такой специфичностью, безусловно, обладает *роющая деятельность животных и ее последствия*. Как видно из табл. 79, в лесах роющая деятельность позвоночных выражена гораздо слабее, чем в степях и тундрах. Связано это с обилием здесь естественных убежищ. Основные животные — землерои лесов — мыши, полевки, кроты и землеройки — устраивают свои норы в верхних почвенных горизонтах. По ходам их нор происходит более глубокое промачивание почвы и вымывание гумуса, а на выбросах поселяется древесная растительность или происходит задернение.

В степях наряду с полевками значительную роющую работу производят животные, имеющие более сложные и глубокие норы, — суслики и сурки. Холмики у нор этих животных представляют характерный элемент ландшафта степей.

Т а б л и ц а 79

Роющая деятельность млекопитающих
(Кучерук, 1960)

Зона	Количество на 1 га			
	входов нор мышей, полевок, песчанок	входов нор бурундуков, сусликов, пищух, хомяков	входов нор, песка лисицы, барсука, сурна	выбросов покоров, кротов, слепушеники
Тундра *	1000	—	0,001	—
Тайга	500	10	0,001	100
Широколиственный лес	1000	100	0,01	1000
Степь	5000	1000	50	?
Пустыня	1500	100	0,001	100

* В тундрах северо-восточной части СССР бывает значительное количество нор длиннохвостого суслика и некоторых других грызунов, роющая деятельность которых в таблице не отражена.

Суслики и сурки выбрасывают на поверхность почвенные горизонты, сильно отличающиеся по своему химическому составу, что накладывает заметный отпечаток на весь процесс почвообразования и приводит к возникновению своеобразных растительных комплексов (Воронов А. Г., 1959, и др.).

В тундрах основная роющая деятельность осуществляется леммингами и полевками. Норы других землероев приурочены там лишь к хорошо дренированным участкам. Подавляющее большинство нор в тундрах располагается в верхних почвенных горизонтах. Основной процесс, обусловленный роющей деятельностью, заключается здесь в создании дренированных, свободных от растительности выбросов, способствующих возникновению мозаичности растительного покрова, а в некоторых случаях и развитию луговых ассоциаций (Воронов А. Г., 1959; Тихомиров, 1959).

Многими специфическими чертами обладает и *воздействие животных на растительность*. В лесах, как уже говорилось, позвоночные перерабатывают ничтожную часть биомассы растений и роль зоогенных циклов превращения вещества и энергии там очень невелика. В степях бывают случаи, когда дикие травоядные животные используют практически всю растительную массу, а выедание ими 25—30% ее общего количества представляет обычное явление (Ходашова, 1960, и др.). В тундрах животные

гакже уничтожают значительную часть растительного покрова. При общем запасе надземной растительной массы до 73 ц/га (Лавренко, Анд-реев, Леонтьев, 1955) вес только ветоши трав, сгрызенных за зиму одни-ми леммингами, доходит до 20 ц/га (Тихомиров, 1959).

Очевидно, в тундрах и степях зоогенные циклы превращения веществ играют в энергетическом балансе биогеннозозов несравненно большую роль, чем в лесу. Следует, правда, отметить, что большинство степных и тундровых позвоночных съедает очень небольшую, но наиболее пита-тельную часть погубленного ими растения. Благодаря этому подавляющее количество «скошенной» животными растительной массы поступает непо-средственно на поверхность почвы.

Лесные биогеннозозы отличаются и формами использования позвоноч-ными растительной массы. Как справедливо отметил А. Г. Воронов (1959), для лесов характерно поедание позвоночными не столько травяных расте-ний, сколько плодов и семян деревьев и кустарников. К этому надо доба-вить, что в лесных биогеннозозах из-за низкой кормовой ценности и плохой доступности в зимнее время трав и других наземных кормов широкое рас-пространение получило питание позвоночных вегетативными частями дре-весных и кустарниковых пород. В степях травяная растительность сохра-няет высокую питательность даже зимой и во многих районах бывает до-ступна многим животным в течение всего года. Здесь поедание веточного корма позвоночными представляет в значительной степени вынужденное явление, резко усиливающееся при плохом состоянии травяного покрова, во время гололеда или в необычно многоснежные зимы. Оно нередко со-провождается гибелью животных от истощения и падением их численно-сти (Динесман, 1961).

Многие животные тундр не только зимой, но и летом кормятся веге-тативными частями кустарников и кустарничков, поедая, правда, наряду с ними значительное количество травяных растений. Причины этого еще не ясны. Возможно, одна из них заключается в том, что почки и листья арктических кустарников богаты витаминами.

Таким образом, леса от биогеннозозов других типов отличаются срав-нительно малым объемом роющей деятельности животных и характером ее влияния на почвы и растительность, незначительной ролью зоогенных циклов превращения живого вещества, широким распространением поедания семян, плодов и вегетативных частей деревьев и кустарников, слабым использованием животными травяного покрова.

Неодинаково участие позвоночных животных и в жизни различных лесных формаций. Коренные леса умеренного пояса по этому признаку можно разделить на две большие группы. В одну из них входят орехоплод-ные, буковые, дубовые и кедровые леса, для возобновления которых важ-ное значение имеет зоохория. В противоположность им в еловых, пихто-вых, лиственничных и сосновых лесах зоохория играет ограниченную роль. С ее помощью в них распространяются главным образом сопутствующие породы. Следует сказать, что эта последняя группа неоднородна по харак-теру использования животными вегетативных частей деревьев. В сосно-вых и лиственничных лесах они сильно объедают побеги главных пород. В еловых и пихтовых лесах основным источником веточного корма слу-жат сопутствующие породы.

Для более детальной группировки лесных биогеннозозов по роли в их жизни позвоночных животных еще недостаточно данных. Безусловно, од-нако, эта роль неодинакова даже в различных типах леса. Примером этого могут служить различия роющей деятельности мелких млекопитающих в сосняках и дубняках Серебряноборского лесничества (см. рис. 54), а также сильная зависимость интенсивности повреждения древостоев мле-копитающими от характера травяного покрова (Динесман, 1961) и бони-тета (Калецкая, 1959).

ЛЕСОПОЛЬЗОВАНИЕ И РОЛЬ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ В ЖИЗНИ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Участие позвоночных животных в жизни лесных биогеоценозов формировалось в течение длительного эволюционного процесса. Его различные формы, складывавшиеся веками, на протяжении последних столетий сильно нарушены хозяйственной деятельностью человека. Подобные нарушения естественных биоценотических отношений в настоящее время широко распространены на земном шаре (Элтон, 1960).

Изменение роли позвоночных животных в лесу связано прежде всего с наиболее древними приемами лесопользования — охотничьим промыслом и выпасом скота. Так, в результате неумеренного промысла значительно сократилась область распространения кабана в Европейской части СССР, и его роющая деятельность во многих районах перестала сказываться на лесовозобновлении. Почти повсеместное истребление бобров полностью ликвидировало созданную ими сложную систему плотин, что вместе с вырубкой лесов, видимо, сильно отразилось на гидрологическом режиме рек. Вместе с бобром в Европейской части СССР давно уже стали редки благородный олень и косуля, и объединение ими древесной растительности за пределами заповедников и некоторых охотничьих хозяйств наблюдается теперь как исключение. Подобных примеров можно было бы привести много. К сожалению, об их значении для жизни леса в большинстве случаев приходится только догадываться.

Несмотря на низкую кормовую ценность лесных пастбищ, выпас скота в лесу до сих пор имеет большое значение для животноводства. Еще несколько лет назад в некоторых центральных областях Европейской части СССР под пастбища использовалось до 20% лесной площади (Обозов, 1954, 1957). В лесу домашние животные съедают до 45% травостоя, а на вырубках и полянах до 85% (Декатов, 1957). Пасущиеся животные вытаптывают всходы древесных пород, обкусывают и обламывают верхушки и ветви деревьев, повреждают кору и корни, уничтожают подлесок, нарушают нормальный водный режим почвы, что в конечном итоге приводит к смене травяного покрова и типов леса (Лацинский, 1958; Декатов, 1959; Никитин, 1961).

По наблюдениям П. К. Фальковского (1929), в дубравах Украины в результате неумеренного выпаса прежде всего исчезает подлесок, затем происходит выпадение ясеня, а клен остролистный и ильмовые переходят во второй ярус. Продолжение выпаса приводит к уничтожению второго яруса, к развитию светолюбивых трав и задернению. Дубы начинают суховершинить. В дубовых лесах уничтожение второго яруса скотом часто устраняет боковое отенение стволов. Дуб лишается подгона и вырастает искривленным (Декатов, 1959). В некоторых случаях выпас скота в лесу может вызвать возникновение стойких очагов насекомых-вредителей (Лацинский, 1958).

Во время пастьбы наибольший вред лесу причиняют козы. Даже при обилии травы они охотно едят ветви и листья деревьев. Наименьший вред причиняет выпас коров. При недостатке корма эти животные прежде всего объедают липу, ильм, клен, граб, осину и ясень. Менее охотно они едят дуб и березу.

Таким образом, воздействие домашних животных на лесную растительность имеет много общего с влиянием на нее диких млекопитающих — потребителей вегетативных частей растений. Однако воздействие домашних животных может привести к более глубоким изменениям лесного биогеоценоза. Связано это, видимо, с очень высокой пастбищной нагрузкой, характерной для выпаса домашних животных. Так, пастьба скота не оказывает заметного влияния на лес, если на одну голову приходится не менее 5 га пастбищ. По существующим нормам в смешанных лесах с пол-

нойот 0,6—0,7 на одну корову должно приходиться 3 га пастбищ, в листовенных насаждениях 2 га, на полянах и вырубках 1 га. Обычно же при бессистемном выпасе на 1 голову приходится от 0,8 до 5 га пастбищ (Обозов, 1957). С этими цифрами интересно сравнить обеспеченность пастбищными угодьями одного из важнейших диких потребителей веточных кормов лесной зоны — лося. Судя по данным количественного учета 1954 г. (Исаев, 1959), даже в областях с самой высокой плотностью населения этих животных (3—4 на 1000 га) на 1 голову приходится не менее 200 га леса. Если взять результаты учета лосей в Дарвинском заповеднике (Калецкая, 1959), где в 1957 г. плотность населения была очень высокой (6,9 на 1000 га), то окажется, что там в это время на 1 голову приходилось 145 га леса, в том числе 7,2 га молодняков сосны I класса возраста. Таким образом, даже при наибольшей плотности населения лосей обеспеченность их пастбищами намного превосходит нормы, принятые для выпаса домашних животных.

Наряду с неблагоприятным действием на лес известны случаи, когда выпас домашних животных, нарушая наземный покров, способствует семенному возобновлению (Дылис, 1947).

В жизни лесных биогеоценозов роль выпаса не ограничивается его влиянием на лесную растительность. Нередко выпасаемые участки становятся непригодными для обитания многих лесных зверей и птиц, что изменяет влияние диких позвоночных на лесную растительность. Так, выпас скота в лесу и сенокосение сокращают кормовую базу диких копытных и усиливают объедание ими деревьев и кустарников (Julanger, 1955; Hoskins, Dalke, 1955; Chilson, 1955; Казневский, 1959, и др.).

Характерно, что в Беловежской пуще повреждение леса оленями заметно усилилось после хозяйственного освоения лугов (Карцев, 1903). В Австрии интенсивность повреждения этими животными древесных пород также тесно связана с обилием лугов и пастбищ (Schönwiese, 1958).

Наконец, рубки главного пользования, изменяя условия существования животных в лесу, оказывают огромное влияние на деятельность позвоночных, в корне меняя их воздействие на растительность. Наиболее поучительны в этом отношении сильные повреждения, причиняемые в настоящее время лосями древостоям в Европейской части СССР (Динесман, 1959а). Интенсивность повреждения лосями сосны определяется количеством молодняков этой породы, приходящихся на одно животное, а плотность их населения — обилием зимних кормов (молодняков сосны и осины). Таким образом, чем больше общая площадь молодняков и чем меньше среди них сосны, тем сильнее повреждается эта порода лосями.

Вырубки темнохвойных лесов тайги возобновляются преимущественно березой и осинкой, а в сосняках — сосной и березой. Благодаря этому вырубание лесов привело к широкому распространению осины на ограниченной полосе, вытянутой от Финского залива и Ладожского озера к Южному Уралу. К этой полосе и приурочены почти все случаи серьезного повреждения сосны лосями. Таким образом, современное сильное воздействие лосей на лес носит явно выраженный антропогенный характер.

Тесная связь современных форм влияния на лесную растительность с размерами и формой лесосек, а также с характером и площадью окружающего их леса установлена для мелких грызунов, зайцев, благородных оленей и некоторых птиц (Динесман, 1961).

Очевидно, в современных условиях роль диких позвоночных животных в лесных биогеоценозах во многом определяется особенностями лесопользования. Зачастую она представляет результат новых биогеоценологических отношений, складывающихся буквально на наших глазах под влиянием огромных изменений лесов человеком.

Изучение этих новых отношений и разработка приемов их регулирования — одна из основных задач лесной зоологии.

РЕГУЛИРОВАНИЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ В ЛЕСУ

Регулирование деятельности позвоночных животных в лесу еще находится в самой начальной стадии разработки. До сих пор как в СССР, так и за рубежом внимание исследователей и производственных организаций привлекали лишь различные приемы защиты древостоев от повреждений. Серьезных попыток регулировать другие влияния позвоночных на лес, по-видимому, не было.

Различные методы защиты древостоев от позвоночных животных можно разбить на три группы. К первой из них относятся приемы прямого регулирования численности животных. Ко второй — приемы изменения биотопов в направлении, снижающем вредную деятельность животных. Третья группа включает в себя приемы, ограничивающие доступ животных к защищаемым растениям.

Методы прямого регулирования численности позвоночных животных довольно разнообразны. Численность ценных промысловых животных наиболее целесообразно регулировать хозяйственным использованием их поголовья. При этом следует стремиться удерживать плотность населения животных на уровне, при котором возможно предупреждение вредной деятельности простыми биотехническими мероприятиями. Такая плотность населения получила название хозяйственно допустимой. Она сильно меняется в зависимости от породного состава, возраста, производительности и особенностей хозяйственного использования древостоев. Для лесов нашей страны предложены способы определения хозяйственно допустимой плотности населения лесов (Козловский, 1960).

Для ограничения численности животных, не имеющих промысловой ценности, предложены механический, биологический и химический методы их истребления. Механический метод отличается большой трудоемкостью и поэтому в лесу мало применим. Химический метод истребления животных высокоэффективен, но при его использовании часто страдают не только вредные, но и полезные представители фауны. Поэтому применение химического метода допустимо лишь на ограниченных участках, где животные представляют реальную угрозу семенам, всходам и подросту древесных пород. Техника применения химического метода довольно разнообразна и определяется главным образом экологическими особенностями, среди которых первостепенное значение имеют закономерности передвижения зверьков по территории.

Регулирование численности лесных позвоночных биологическими методами, видимо, возможно, но связанные с этим теоретические и практические вопросы еще очень слабо разработаны. Гораздо лучше изучена возможность использования птиц для борьбы с вредными насекомыми. Привлечение птиц устройством скворешен и дуплянок, удавалось снизить численность вредных насекомых в 1,5—3,5 раза. Для получения такого результата на 1 гектар леса нужно привлечь 15—20 пар насекомоядных птиц (Pfeifer и Ruppert, 1953; Bruns, 1955; Пыльцина, 1956; Королькова, 1961, и др.). Возможны и иные приемы использования этой группы позвоночных для ограничения численности вредных насекомых. Рыхление лесной подстилки, например, значительно увеличивает количество уничтоженных птицами находящихся в ней коконов и куколок (Ильинский, 1949; Формозов, 1950).

Эффективность деятельности птиц в большинстве случаев заметно уступает эффективности химических методов истребления вредителей. Несмотря на это, истребление ими вредителей, как уже говорилось, положительно сказывается на приросте древесных пород. Поэтому устройство скворешен и дуплянок в очагах размножения вредных насекомых следует считать важным лесохозяйственным мероприятием.

Большая зависимость численности птиц и млекопитающих и характера их деятельности от состава и структуры древостоев, особенностей травяного покрова и т. п. навела на мысль регулировать влияние животных на растительность изменением биотопов. В связи с этим для снижения численности мелких грызунов предлагались выкашивание травяного покрова (Свириденко, 1951), уборка порубочных остатков и ликвидация захламленности (Першаков, 1934, 1939, 1940; Образцов и Штильмарк, 1957, и др.), вырубание подлеска (Образцов и Штильмарк, 1957; Паавер, 1953). Для регулирования деятельности копытных и зайцев и для привлечения насекомоядных птиц неоднократно рекомендовалось в той или иной степени изменять состав древостоев (Першаков, 1939, 1940; Волчанецкий, 1950, и др.). В ряде случаев подобные приемы давали вполне ощутимые результаты. Однако в большинстве случаев их применение связано с существенными изменениями структуры древостоев, которые далеко не всегда совпадают с задачами лесного хозяйства. Это очень ограничивает возможности регулирования деятельности животных изменением биотопов.

Наконец, различные приемы ограничения доступа животных к растениям сводятся к защите деревьев и кустарников и их семян при помощи огораживания или укрытия сеткой, бумагой и другими материалами. Большинство из них дает вполне удовлетворительный результат, но из-за своей трудоемкости применимы на очень ограниченной площади.

К этой же группе приемов следует отнести и пользующееся незаслуженной популярностью отпугивание птиц и млекопитающих от древесных пород при помощи различных защитных обмазок — репеллентов. Эффективность действия обмазок сильно колеблется в зависимости от привычек и численности животных, от их обеспеченности кормом и других экологических условий (Siegel, 1956; и др.). Надежных результатов они дать не могут.

МИКРООРГАНИЗМЫ КАК КОМПОНЕНТ
ЛЕСНОГО БИОГЕОЦЕНОЗА

Сообщество микроорганизмов составляет один из основных компонентов, образующих лес. Поэтому в раскрытии природных законов развития леса большую роль играет познание процессов, осуществляемых микроорганизмами, и факторов, формирующих микрофлору лесных почв. Весь лесной биогеоценоз, в котором постоянно совершаются процессы обмена вещества и энергии, является по существу основным фактором, формирующим микрофлору лесных сообществ. Однако обмен вещества и энергии между микроорганизмами и другими компонентами леса в каждом данном случае и в каждый данный момент времени носит специфический характер.

Для выяснения роли микроорганизмов в лесном биогеоценозе необходимо вскрывать все линии взаимосвязи микрофлоры с остальными компонентами, образующими лес.

Почвы населены множеством микроорганизмов, состав которых весьма разнообразен. Сюда входят бактерии, актиномицеты, грибы, водоросли, простейшие, фаги и пр.

Общая численность микроорганизмов может быть определена непосредственным подсчетом клеток и методом посева на искусственные питательные среды.

При прямом учете устанавливается число микробов, имеющих в определенной навеске почвы. Он дает показатели, во много раз превосходящие получаемые при методе посева. Разрыв между данными прямого учета и метода посева на питательные среды объясняется рядом причин. В лабораторной практике не могут быть созданы универсальные питательные среды, на которых могли бы расти все группы микроорганизмов. Например, среды, подходящие для культивирования гетеротрофов, не подходят для автотрофов, и наоборот. С другой стороны, при прямом учете могут быть учтены не только живые, но и мертвые клетки микроорганизмов, а также окрашиваемые мельчайшие частицы самой почвы. Указанный метод не позволяет установить систематическое положение микроорганизмов, а следовательно, учесть состояние отдельных их групп.

На практике чаще пользуются методами посева на специальные среды. Эти методы различаются как по способу посева, так и по составу сред. Посев на агаризованные субстраты помогает установить систематическое положение микроорганизмов. Существующие методы учета микроорганизмов в почвах дают только относительные показатели плотности микробного населения.

Приводимые в литературе сведения о количестве микроорганизмов в почвах в большинстве случаев получены при посевах на агаризованные среды определенного состава. Наиболее многочисленны бактерии. Число их в 1 г верхнего горизонта почвы колеблется от нескольких десятков

тысяч до нескольких миллионов, в зависимости от почвы, растительности и других факторов.

Биомасса микроорганизмов в почве составляет значительную величину, хотя подсчеты ее, произведенные разными исследователями, различны. По данным Н. А. Красильникова (1944а, 1958), в сероземах под люцерной общая бактериальная масса в живом состоянии составляет свыше 8000 кг/га. В подзолистых почвах под клевером — 1500—4000 кг/га и под пшеницей — 1100 кг/га. В слабо окультуренной почве под пшеницей — всего 100—150 кг/га.

И. В. Тюрин (1946) считает, что подсчеты бактериальной массы для сероземов преувеличены, так как накопление ее не обеспечивается имеющимся в почвах приростом органического вещества. По его подсчетам, бактериальная масса в живом состоянии составляет в сероземах 1220 кг/га, в черноземах 1800—2400 кг/га и в подзолистых почвах — 740—1400 кг/га. Однако Е. Н. Мишустин и М. И. Перцовская (1954) считают, что бактериальная масса в почве примерно в два раза больше, чем это считает Тюрин, поскольку продукты распада гумуса также служат дополнительным источником питания для микроорганизмов, разлагающих растительные и животные остатки. Кроме того, по мнению Мишустина, следует учитывать в почвах значительное количество автотрофных бактерий и водорослей.

Ж. Пошон и Г. Де-Баржак (1960) полагают, что в среднем в хорошей плодородной почве общая биомасса бактерий достигает свыше 500 кг/га. По подсчетам Штругер (Strugger, 1948), общая бактериальная масса составляет 0,03—0,28% от веса почвы.

В почве обитают в больших количествах другие микроорганизмы, которые также имеют значительную массу. Например, по указаниям Пошон и Де-Баржак, биомасса в живом весе составляет для грибов 1000—1500 кг/га, актиномицетов — до 700 кг/га и простейших — 100—300 кг/га.

По подсчетам Н. А. Красильникова, биомасса грибов, актиномицетов и простейших составляет 5—10% от веса биомассы бактерий.

Биомасса микроорганизмов представляет собой активное живое вещество с огромной потенцией превращения вещества и энергии. Она находится в непрерывном развитии, многократно сменяясь и обновляясь.

Благодаря деятельности микроорганизмов, в почве протекают самые разнообразные процессы превращения веществ — минерализации и синтеза, что связано с разнообразием их физиологических функций. Эти процессы осуществляются микроорганизмами путем последовательных и тесно связанных между собой реакций.

Выделяя различные ферменты в окружающую среду, микроорганизмы разрушают сложные органические соединения до более простых, используемых как самими микроорганизмами, так и растениями.

Необходимую энергию для построения тела, роста и размножения микроорганизмы получают при окислении (аэробы) и брожении (анаэробы) различных веществ.

Роль микроорганизмов в лесном биогеоценозе многогранна.

Велика роль микроорганизмов в снабжении растений элементами питания. В природных условиях большая часть питательных веществ находится в недоступных растениям сложных органических и минеральных соединениях. Микроорганизмы же минерализуют органические вещества и постепенно переводят, благодаря образованию кислот и углекислоты, труднорастворимые минеральные соединения в усвояемую растением форму.

При разложении органических веществ в почве наблюдается постепенная смена микрофлоры. В начале наибольшую активность развивают быстро размножающиеся неспорообразующие бактерии и грибы. Доминирующая роль спорообразующих бактерий и актиномицетов выступает в более поздней стадии распада, они обладают более мощным ферментативным

аппаратом и способны к усвоению более устойчивых форм органических соединений.

Группа спороносных бактерий, связанная с превращением органического вещества почвы, включает отдельных представителей, отличающихся между собой физиологическими, биохимическими и другими свойствами, которыми в значительной мере определяются их экологические особенности.

Актиномицеты поселяются на полусгнивших остатках после того, как бактерии и грибы уничтожают все легко усвояемые вещества.

В лесных биогеоценозах подготовка микроорганизмами питательных веществ для растений особенно энергично протекает в подстилках, а также в почве, где сосредоточена основная масса органического вещества. Некоторая часть питательных веществ, перерабатываемых микроорганизмами, расходуется на построение их тела, и тем самым закрепляется в подстилке и почве.

Но это явление переходящее. После смерти микробов вещества, заключенные в клетках, разлагаются и вновь превращаются в соединения, доступные растению. Многие микроорганизмы образуют в почве факторы «дополнительного» питания растений — различные витамины, ростовые вещества, аминокислоты и т. д., которые поглощаются растением и усиливают их рост. Большую роль в почве играют микроорганизмы, находящиеся в симбиотической взаимосвязи с высшими растениями. Весьма типичен симбиоз клубеньковых бактерий с бобовыми растениями, например с акацией. Бактерии проникают в ткани корня, размножаются там и, благодаря способности усваивать атмосферный азот, улучшают азотное питание, получая от растения минеральные вещества и углеводы.

На корнях многих древесных растений образуются микоризы — симбиоз корней с некоторыми грибами. С помощью микоризообразующих грибов древесные растения усваивают питательные вещества из труднорастворимых минеральных и органических веществ почвы. Кроме того, грибы-микоризообразователи содействуют росту растений также благодаря продуцированию факторов их «дополнительного» питания.

Микроорганизмы принимают весьма активное участие в образовании гумусовых веществ почвы и в поддержании ее структуры. Микроорганизмы также активно участвуют в образовании углекислого газа и в удерживании элементов питания почвы вследствие их биологического связывания.

Велика роль микроорганизмов в разрушении вредных продуктов жизнедеятельности микробов и растений, отмерших частей растений, трупов животных, насекомых и т. д., а также в разрушении токсических веществ отдельными представителями микробов.

Микроорганизмы могут быть применены в борьбе с вредителями и болезнями древесных растений. Например, был предложен способ использования бактерий в борьбе с грибными заболеваниями семян сосны. В последние годы успешно разрабатывается бактериологический метод борьбы с гусеницами непарного шелкопряда в Западной Сибири и т. д.

УСЛОВИЯ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ МИКРОБНОГО НАСЕЛЕНИЯ В ПОЧВЕ

Микроорганизмы почвы могут обитать в почвенном растворе, на поверхности почвенных частиц, омываемых этим раствором, и внутри почвенных частиц. Однако большинство их связано с твердой частью почвы. По данным Д. М. Новогрудского (1936а), в стерильном почвенном растворе верхнего горизонта подзолистой почвы было всего 0,1% бактерий, остальные 99,9% находились в твердой части почвы. Грибы и актиноми-

цеты в указанном растворе не встречались. С увеличением глубины число бактерий в растворе возрастало, иногда появлялись грибы и актиномицеты.

Отсутствие микроорганизмов в почвенном растворе объясняется способностью твердых частиц почвы удерживать клетки микроорганизмов (адсорбция), а не непригодностью его для жизнедеятельности микрораселения.

По данным Красильникова (1958), развитие одних и тех же видов бактерий в почвенных растворах, полученных из разных почв, различно. В растворе, полученном из плодородных почв, интенсивность развития бактерий выше, чем в менее плодородных. Бактерии, внесенные в стерильный почвенный раствор, развивались лучше в растворе чернозема и огородной (удобряемой) дерново-подзолистой почвы, чем в растворе полевых малогумусированных дерново-подзолистых почв. На содержание питательных веществ в растворах бактерии реагируют различно.

АДСОРБЦИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Поглощение бактерий почвенными частицами показал Н. Н. Худяков (1926) со своими учениками Н. В. Диановой и А. А. Ворошиловой (1925), Н. С. Карпинской (1925) и др. По их данным, 1 г почвы может адсорбировать до 4350 млн. клеток бактерий, в зависимости от типа почвы и видовых особенностей бактерий. Новогрудский (1936б) установил, что почва адсорбирует не только бактерии, но и споры микроскопических грибов и актиномицетов.

По данным Красильникова (1958), средне суглинистый карбонатный чернозем поглощает клеток азотобактера в 2—3 раза больше, чем такой же слой дерново-подзолистой лесной почвы. Верхние слои почвы, содержащие больше коллоидных веществ, обладают более высокой поглощательной способностью, чем нижележащие слои.

Установлено, что поглощение почвой микробных клеток находится в прямой зависимости от богатства ее иловатыми и пылеватыми частицами. Наиболее активно поглощают микробные клетки мелкие частицы почвы (0,0015—0,01 мм). Более крупные частицы (0,05—1,0 мм) поглощают их слабо.

Степень поглощения микробных клеток различна. Она обусловлена видовыми особенностями, состоянием жизнедеятельности, возрастом и другими особенностями самих организмов.

На величину поглощения микроорганизмов большое влияние оказывает рН почвы. Например, споры *Bac. mycoides* адсорбируются более кислыми почвами (рН = 4,5). По мере увеличения рН среды до нейтрального, происходит снижение процента поглощения, а при переходе в щелочную зону величина адсорбции остается примерно на одном уровне или несколько повышается.

Поглотительная способность почвы подвержена сезонным изменениям. По наблюдениям Новогрудского (1937), ранней весной и поздней осенью она ниже, чем летом. При пониженной влажности и высокой температуре адсорбция почв повышается, а при повышенной влажности и низкой температуре поглотительная способность почв понижается. Поглотительная емкость различных почв не одинакова, она зависит от степени ее увлажнения. При оптимальных условиях развития микрофлоры почва не поглощает, а наоборот, отдает их окружающему раствору.

По наблюдениям Худякова и его сотрудников — Диановой, Ворошиловой и Карпинской, а также Пила (Peele, 1936 и других), клетки бактерий, поглощенные почвой, сохраняют свою жизнедеятельность, но биохимическая активность их падает или совсем прекращается. Однако, по наблюдениям Л. И. Рубенчик с сотрудниками (1934), адсорбированные липиды

ной грязью нитрифицирующие бактерии обнаруживали пониженную активность, а сульфат-восстанавливающие — повышенную. В опытах Д. Г. Звягинцева (1959) активность адсорбированных клеток бактерий наблюдалась на частицах почвы, поверхность которых содержала биологически активные вещества.

По наблюдениям Красильникова (1958) и Звягинцева (1959), клетки азотобактера, находясь в адсорбированном состоянии, активно размножались и потребляли кислород. Красильников считает, что процесс адсорбции микробных клеток почвенными частицами нельзя рассматривать лишь с точки зрения физических и химических сил, он предполагает, что данный процесс имеет и биологический характер.

Кришнамурти и Сомон (Krichnamurti a. Somon, 1951), анализируя литературные данные и данные собственных исследований, пришли к выводу, что явление адсорбции носит специфический характер. Процент поглощения клеток обусловлен свойствами адсорбента и видовыми качествами микроба. Коэффициент поглощения строго постоянен при определенных условиях.

На активность почвенных микроорганизмов оказывает влияние совокупность многих внешних факторов. Наиболее существенны влажность, температура, кислотность, аэрация, растительность и др.

КИСЛОТНОСТЬ ПОЧВЕННОГО РАСТВОРА

Для жизнедеятельности микробного населения почв имеет большое значение кислотность почвенного раствора. Отношение различных групп микронаселения почвы к кислотности среды не одинаковое (табл. 80).

Т а б л и ц а 80

Отношение микроорганизмов к кислотности среды
(Е. Н. Мишустин, 1950)

Микроорганизмы	Значение рН, в пределах которого возможно развитие микроорганизмов		
	минимальное	оптимальное	максимальное
Гнилостные бактерии	Около 4,5	Около 7,0	Около 9,0
Клубеньковые бактерии	» 4,3	» 7,0	» 10,0
Азотобактер	» 5,0	» 7,0	» 9,0
Нитрификаторы	» 4,0	7,8—8,0	» 10,0
Окисляющие серу бактерии	1,0—5,0	—	» 10,0
Актиномицеты	Около 4,5	Около 7,0	» 9,0
Плесени	» 1,5	» 7,0	» 9,0
Простейшие	» 3,5	» 7,0	» 9,0

Более широкой амплитудой развития отличаются микроскопические (плесневые) грибы, затем простейшие, бактерии и актиномицеты, хотя оптимальные условия для всех групп находятся приблизительно при одинаковых значениях рН.

Микроорганизмы одной и той же систематической группы не всегда одинаково относятся к кислотности среды. Например, основная масса бактерий почвы не развивается при рН ниже 4,5—5,0, тем не менее окисляющие серу бактерии весьма кислотоустойчивы. Среди других бактерий, приспособленных к жизни в условиях низких рН, могут быть отмечены *Rhizobium japonicum*, *Azotobacter indicans*, *Aerobacillus tacerans* и некоторые другие.

Среди микроскопических грибов и простейших также встречаются представители, плохо развивающиеся в кислой среде. Например, некоторые плесени (*Humicola griseae*, *Fus. sambucium*, *Cephalosporium* и др.) встречались в почве только при рН 6,4—8,0. Некоторые Protozoa (*Acanthocystis acullata*) способны развиваться только при щелочной реакции, с другой стороны, *Carteria abtusa* и *Calpidium campylum* не развивались в щелочных условиях. Даже отдельные расы бактерий и виды грибов одного и того же рода выявляют различное отношение к реакции среды.

Вследствие того, что кислотность почвы неоднородна, микрофлора, находящаяся в ее микроразонах, оказывается в различных условиях рН. В кислых или щелочных почвах имеются микроразоны, благоприятные для развития микронаселения с различным отношением к кислотности. Однако известкование кислых почв обеспечивает протекание в почве более желательных микробиологических процессов с преобладающим участием в них бактерий.

ВЛАЖНОСТЬ ПОЧВЫ

Влажность почвы, несомненно, оказывает первостепенное влияние на численность и активность микробного населения.

Отдельные представители почвенной микрофлоры имеют различный порог критической влажности. Наименьшее содержание воды в почве, при котором еще возможно развитие некоторых грибов и актиномицетов, равно приблизительно 80—85% от максимальной гигроскопичности. При влажности почвы, приближающейся к максимальной гигроскопичности, они способны в слабой степени вызывать процесс аммонификации и биологического связывания минерального азота. При влажности почвы, равной максимальной гигроскопичности, некоторые виды бактерий развиваются слабо (Новогрудский, 1946а,б). Однако при низких уровнях влажности почвы микрофлора проявляет весьма слабую биохимическую активность. Интенсивное их развитие и вызываемые ими процессы происходят в достаточно увлажненной почве, достигая оптимума, близкого для высших растений, — 40—70% от полной влагоемкости, в зависимости от микроба (Lipman, Brown, 1908; Душечкин, 1911; Munter u. Robson, 1913; Greaves a. Carter, 1916, 1920; Кудрявцева, 1925; Генкель и Бутылин, 1935; Feher u. Frank, 1937; Новогрудский, 1947; Еникеева, 1947, 1952, и др.).

Дальнейшее повышение влажности почвы неблагоприятно действует на развитие большинства аэробных грибов, бактерий и актиномицетов из-за вытеснения из почвы воздуха.

В периоды сильного увлажнения почвы, а также в переувлажненных почвах развитие простейших и водорослей усиливается. Выделяя кислород в процессе фотосинтеза, водоросли создают более благоприятные условия для снабжения им корневой системы растений и для развития аэробных микроорганизмов.

Переход воды из почвы в клетку микроба может быть осуществлен при условии, если внутриклеточное давление будет выше, чем осмотическое давление почвенного раствора. Осмотическое давление в клетках отдельных микроорганизмов весьма велико (особенно у грибов и актиномицетов), иногда оно достигает 200—300 атм (Czarek, 1924 и др.). По наблюдениям Чапека (Czarek, 1924), внутриклеточное давление обычно равно 3—4 атм и редко превышает 20 атм.

С. П. Костычев и И. Холкин (1929) показали деятельность аммонифицирующих бактерий в почвах Средней Азии при осмотическом давлении раствора в 80 атм и более. Процесс нитрификации при этих условиях не наблюдался.

Е. Н. Мишустин (1947) установил, что осмотическое давление в клетках почвенных бактерий повышается при переходе от более влажных к более засушливым зонам. Например, осмотическое давление *Azotobacter* и *Vac. mycoides* в подзолистой почве не превышают 4 атм, с переходом в более засушливые районы оно постепенно повышается до 15—18 атм (в черноземной почве).

Закономерное повышение осмотического давления в клетках микробов рассматривается как своеобразная приспособительная реакция к окружающим их условиям.

Способность микробов переносить изменения влажности почвы колеблется в широких пределах. Кратковременные изменения влажности почвы в известных пределах могут и не оказать сильного влияния на численность микроорганизмов, но активность их сильно варьирует. В периоды дефицита увлажнения почвы достаточно деятельны разнообразные ферменты. При повышении влажности почвы деятельность ферментов еще более усиливается (Еникеева, 1947).

ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЕ УСЛОВИЯ

Возможность протекания в почвах аэробных и анаэробных биологических процессов зависит не только от режима кислорода в данной почве, но и от состояния других элементов, содержащихся в ней.

Окислительно-восстановительный потенциал определяет направление и характер биохимических реакций и растворимость продуктов метаболизма микробов.

Окислительные процессы идут энергично в поверхностном слое почвы, куда проникает кислород и где активно развиваются микробы-аэробы: большая часть бактерий, грибы, актиномицеты, водоросли, простейшие и т. д.

По мере углубления содержание кислорода в почвенном растворе уменьшается, раствор теряет свои окислительные свойства. Ниже условий окислительно-восстановительной границы (она различна в разных почвах, что зависит от влажности, температуры, обработки почвы и других факторов) совершаются анаэробные процессы. Анаэробные микроорганизмы (к ним относятся в основном бактерии) наиболее многочисленны в верхних горизонтах почвы, что объясняется главным образом большим запасом органических веществ, а также достаточным количеством микроразнообразия, в которых возможно развитие анаэробных бактерий.

Вместе с тем микробы-аэробы (бактерии, актиномицеты) могут существовать и при относительно небольших запасах кислорода (факультативные анаэробы), поэтому и в более глубоких горизонтах почв, наряду с анаэробными процессами, протекают и аэробные, хотя и значительно слабее. Высокое содержание кислорода усиливает процессы аммонификации и нитрификации, благоприятно отражается на развитии грибов, актиномицетов, бактерий и других организмов, разлагающих органические вещества с образованием углекислого газа.

ТЕМПЕРАТУРА ПОЧВЫ

Наряду с влажностью и аэрацией почвы активность почвенных микроорганизмов зависит и от ее температуры. Активность почвенных микробов усиливается с повышением температуры до известного максимума. Предельной для биологических реакций является температура 70—80°.

Для большинства почвенных микроорганизмов оптимальной температурой является 25—35°.

Большинство почвенных микроорганизмов обладает способностью приспособляться к постепенным изменениям температуры. Мишустин (1950) установил, что некоторые почвенные бактерии более теплых областей имеют более высокий температурный оптимум развития, чем особи тех же видов, выделенные из более холодных почв.

Температурная приспособленность почвенных бактерий к климатическим условиям почвенных зон показана в работах Л. А. Гардера (1927), Б. Л. Исаченко и Т. Н. Симаковой (1934), А. И. Рогачевой (1947) и др.

Микроорганизмы легко переносят низкие температуры, но при промерзании почв многие микробиологические процессы ослабевают или вообще прекращаются, за исключением вызываемых теми группами микробов, которые приспособлены к жизни при низких температурах. К таким почвенным организмам относятся, например, *Fusarium nivale*, *Lanosa nivalis*. При температуре ниже нуля встречаются в активном состоянии некоторые простейшие. Они были найдены в индистированном состоянии подо льдом, размножались в снегу на горных высотах и т. д.

По наблюдениям Ф. М. Чистякова и Г. Л. Носковой (1938), некоторые бактерии развивались при температуре до -5° , но минимальная температура для большинства бактерий составляла $+2^{\circ}$. Для некоторых почвенных грибов минимальная температура, при которой еще возможно их развитие, находится ниже нуля, но быстрота их роста при этом чрезвычайно мала (Чистяков, Бочарова, 1938; Панасенко, 1944, и др.).

Имеются данные о повышении активности микроорганизмов под влиянием зимних морозов. Например, клубеньковые бактерии становятся более активными и вирулентными, автобактер развивается и размножается быстрее и т. д.

Термофильные микроорганизмы имеют температурный оптимум в пределах $50-60^{\circ}$. Они распространены среди бактерий (преимущественно среди спорообразующих) и актиномицетов, редко встречаются среди грибов. По данным Мишустина (1950), эколого-географические условия не влияют на распределение термофилов. Количество их больше (до 10%) в унавоженных почвах; целинные лесные почвы содержат их крайне мало (от 100 до 1000 клеток на 1 г почвы). Термофильная микрофлора не характерна для почвы и в основном привносится с органическими удобрениями при окультуривании.

Ряд мероприятий может усилить жизнедеятельность микроорганизмов в лесных почвах: осушительная мелиорация переувлажненных и заболоченных почв, осветительные рубки или рубки ухода, нейтрализация кислых почв и т. д.

ПРОЦЕССЫ, ВЫЗЫВАЕМЫЕ МИКРООРГАНИЗМАМИ В ПОЧВЕ

РАЗЛОЖЕНИЕ АЗОТИСТЫХ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ

Гниение белков — аммонификация. С отмершими остатками растений и животных в почву попадают в значительных количествах азотистые органические вещества. Они постоянно подвергаются разложению на более простые соединения с образованием аммиака. Разложение белков осуществляется аммонифицирующими микроорганизмами (бактериями, актиномицетами и грибами). Процесс аммонификации может идти как в аэробных, так и в анаэробных условиях. Группа микроорганизмов, разлагающих белковые вещества в аэробных условиях, весьма многочисленна, и ее представители обладают различной активностью. В нее входят разнообразные бактерии, актиномицеты, микроскопические грибы и др. В анаэробных условиях гниение вызывается в основном бактериями.

Воздействие микробов на сложную молекулу белка начинается с гидролиза, осуществляемого при помощи протеолитических ферментов, выделяемых микроорганизмами. Микроорганизмы, не продуцирующие такого рода ферменты, могут использовать только продукты гидролиза белка. В качестве конечных продуктов гидролиза получаются различные аминокислоты.

Основная масса разрушающегося белка служит для микробов источником энергии. Некоторые продукты белкового распада частично используются для построения тела микробной клетки.

Накопление свободного аммиака в среде при распаде белковых веществ зависит от соотношения имеющихся в ней источников азотистого и углеродного питания для микроорганизмов. Если в субстрате содержатся вещества относительно богатые азотом, то в нем накапливается свободный аммиак. В среде, обогащенной углеводами, микроорганизмы потребляют освободившийся минеральный азот, и он подвергается «биологическому закреплению».

Аммонификация мочевины, мочевой и гиппуровой кислот. Микроорганизмы вызывают гидролитический распад мочевины, мочевой и гиппуровой кислот. Распад мочевины производят довольно многочисленные и широко распространенные бактерии, объединенные в отдельную группу уробактерий.

Характерная особенность уробактерий — их способность развиваться при сильно щелочной реакции субстрата. Большинство уробактерий могут вызывать интенсивное разложение мочевины как в аэробных, так и анаэробных условиях. Однако распад происходит преимущественно в аэробных условиях. Мочевина служит уробактериям только источником азота. Реакция дезаминирования вызывается ферментом уреазой.

Мочевая кислота разлагается рядом бактериальных организмов (микробактерии, неспороносные и спороносные бактерии), использующих ее как источник углерода и азота или же только как источник азота. Разложение мочевой и гиппуровой кислот может иметь также и энергетическое значение.

Гиппуровая кислота разлагается бактериями и грибами. Образующиеся в результате гидролиза бензойная кислота и гликокол служат хорошим источником углерода и азота, поэтому разлагаются далее различными группами микроорганизмов.

Разложение хитина. Разложение хитина осуществляют некоторые неспороносные бактерии, актиномицеты, микобактерии и грибы. Оно складывается из двух последовательных процессов. Под воздействием экзофермента хитиназы или хитазы происходит гидролиз. Образующиеся при этом глюкоза и уксусная кислота используются хитинразлагающими бактериями и другими микроорганизмами как источник углерода и азота.

РАЗЛОЖЕНИЕ БЕЗАЗОТИСТЫХ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ

Разложение клетчатки. Разложение клетчатки очень широко распространено в природе. Различные специфичные микроорганизмы довольно легко разлагают ее до более простых соединений углерода; конечным продуктом являются углекислый газ и вода.

Из анаэробных бактерий достаточно энергично разлагает клетчатку *Bac. orelianskii*.

Большую роль в разложении клетчатки играют аэробные целлюлозоразлагающие микроорганизмы, среди которых встречаются самые разнообразные группы: 1) бактерии: а) миксобактерии из родов *Cytophaga*, *Polyangium*, *Mucococcus*, б) вибрионы из родов *Celvibrio* и *Cellfalcicula*, окрашивающие клетчатку в охряно-желтый и зеленые цвета; 2) грибы из

родов *Trichoderma*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Fusarium*, *Demathium*, *Cladosporium*, *Polyporus*, *Chaetomium* и др., а также шляпочные грибы; 3) актиномицеты — *Act. cellulosaе*, *Act. violaceus*, *Proactinomyces cytophaga* и многие другие.

Наиболее энергично и быстро осуществляют разложение узко специализированные бактерии, для которых характерно развитие на средах, лишенных целлюлозы.

Разложение целлюлозы начинается с ее гидролиза под влиянием фермента целлюлазы, выделяемого клеткой. Продукты гидролиза окисляются с образованием высокомолекулярных органических кислот, доступных для микробов в качестве источников углерода и энергетического материала.

Разложение клетчатки аэробными бактериями идет наиболее энергично в присутствии азота в форме нитратов, при нейтральной или слабощелочной реакции, оптимальной влажности, температуре, аэрации субстрата и т. д.

Видовой состав целлюлозоразлагающих микроорганизмов в почве зависит от ряда условий и может значительно изменяться. В более кислых и малоплодородных почвах преобладают целлюлозоразрушающие грибы. Бактерии занимают ведущее место в относительно богатых азотом и нейтральных почвах. В черноземных почвах, например, основными разрушителями целлюлозы являются бактерии из рода *Cytophaga* и *Cellvibrio*.

Целлюлозоразрушающие бактерии подробно описаны в монографии А. А. Имшенецкого (1953) и работах З. Ф. Тепляковой (1952, 1955).

Разрушение лигнина и пентозанов. Лигнин относится к числу веществ наиболее стойких против воздействия микробов. К наиболее активным разрушителям лигнина относятся грибы рода *Merulius*, отдельные виды рода *Cerastomella* и из плесневых грибов *Mucor chlamyosporus racemosus*.

Под воздействием представителей рода *Merulius* древесина окрашивается в бурый цвет, покрывается многочисленными трещинами и становится очень хрупкой, а представители рода *Cerastomella* вызывают синюю гниль. *Mucor chlamyosporus racemosus* энергично разлагает лигнин, не затрагивая при этом клетчатку, поэтому древесина приобретает студенистую консистенцию с желтоватой окраской.

Химизм разложения лигнина изучен слабо. Предполагают, что первой стадией воздействия грибов является также процесс гидролиза с последующим окислением.

Пентозаны энергично разрушаются аэробными бактериями — *Bac. vulgatus*, *Bac. subtilis*, *Bac. flavigena* и грибами — *Asp. flavus*, *Asp. niger*, *Mucor stolonifer* и др. Химическая природа разложения пентозанов точно не установлена.

Разложение пектиновых веществ. Сложные соединения межклеточных веществ также разлагаются специфическими микроорганизмами.

В результате гидролиза (под влиянием фермента пектиназы) образуются галактуроновая кислота, галактоза, арабиноза, ксилоза, уксусная кислота и метиловый спирт, которые далее окисляются до углекислоты и воды.

Соединения, полученные при гидролизе пектиновой кислоты, могут быть сброжены анаэробными бактериями, преимущественно спорообразующими: *Clostridium pectinovorum*, *Bac. amylobacter*, *Cl. felsineum* и др.

Из аэробных микроорганизмов, окисляющих продукты гидролиза, наибольшее значение имеют бактерии и грибы. Из бактерий наиболее изучены *Bac. macerans*, *Bac. mesentericus*, *Bac. subtilis*, *Bac. asterosporus* и др. Довольно энергично разрушают пектиновые вещества некоторые грибы — *Mucor stolonifer*, *Aspergillus niger*, *Cladosporium* и др. Особенно велика роль грибов в лесных почвах, где мицелий пронизывает толщу подстилок

и быстро их мацерирует. Кроме того, грибы способны развиваться при сравнительно низких температурах, влажности и относительно высокой кислотности субстрата.

Разложение сахаров, крахмала и органических кислот. Легко растворимые моно- и дисахариды легко и быстро разлагаются самыми разнообразными микроорганизмами. Разложение крахмала до стадии декстрина осуществляется многочисленными группами микроорганизмов, обладающих ферментом амилазой.

Другая часть микрофлоры, более специализированная, гидролизует крахмал до стадии кислот, спиртов и газов. В этом принимают участие аэробные, факультативно анаэробные и анаэробные микроорганизмы. Высокой амилолитической способностью обладают представители рода *Clostridium*, *Bac. amylobacter*, *Endosporus filamentosus*, *Bac. cereus* и др.

Многие бактерии, разлагающие клетчатку и пектины, способны также расщеплять крахмал. Этими же свойствами обладает азотобактер, фиксирующий атмосферный азот.

Образовавшиеся кислоты, спирты и декстрин подвергаются довольно легко дальнейшему разложению другими микроорганизмами до углекислоты и воды.

Разложение жиров. Первой стадией разложения жира является его гидролиз под влиянием фермента липазы. Полученные при этом глицерин и жирные кислоты окисляются дальше до образования углекислоты и воды. Гидролитический распад жира может протекать и в анаэробных и в аэробных условиях, в широком интервале кислотности. Наиболее интенсивно процесс идет в присутствии кислорода.

Энергичными разрушителями жиров являются неспорообразующие бактерии — *Pseudomonas fluorescens*, *Bac. pyocyaneum*, *Bact. prodigiosum*, *Bact. lipolyticum*. Из грибов в разложении жира принимают участие *Oidium lactis*, разные виды *Penicillium*, *Aspergillus* и др. Активно участвуют в разложении жира также многие виды актиномицетов.

Окисление углеводов. Углеводороды алифатического ряда, а также углеводороды ароматического ряда и их соединения могут быть окислены до углекислоты и воды различными микроорганизмами. Минерализация углеводов и их ближайших производных имеет важное значение как в общем круговороте углерода в природе, так и для очистки от соединений, ядовитых для организмов.

Окисление углеводов наиболее интенсивно протекает при широком доступе кислорода и имеет довольно широкий интервал рН.

К микроорганизмам, которые окисляют углеводороды жирного ряда, относятся широко распространенные бактерии (*Ps. fluorescens*, *Bact. aliphaticum*), микобактерии (*Mycob. album*, *Mycob. rubrum*, *Mycob. luteum*) и грибы (отдельные виды родов *Penicillium*, *Aspergillus*). Углеводороды ароматического ряда окисляются рядом бактерий (спорообразующих и неспорообразующих) и грибов.

Микроорганизмы могут окислять и небольшие концентрации типичных «антисептиков». По-видимому, все органические соединения, встречающиеся в природе в качестве продукта жизнедеятельности организмов, могут быть окислены специфическими группами микроорганизмов при соответствующих условиях.

ОКИСЛЕНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ

Нитрификация. Аммиак, образующийся при разложении органических азотистых соединений, подвергается в почве дальнейшему окислению. Он первоначально окисляется до азотистой кислоты, а затем азотистая кислота окисляется до азотной. Этот процесс является результатом последовательного действия двух групп микроорганизмов.

Окисление аммиака в азотистую кислоту вызывается различными видами нитрозных бактерий (род *Nitrosomonas*), а окисление азотистой кислоты до азотной — бактериями из рода *Nitrobacter*.

Нитрифицирующие микроорганизмы и сущность явления нитрификации были впервые описаны С. Н. Виноградским в конце прошлого столетия. Нитрифицирующие бактерии являются автотрофами, они очень специфичны в отношении окисляемого ими субстрата. Окислительные процессы имеют для них энергетическое значение.

Нитрифицирующие бактерии широко распространены в природе. Однако активность их в различных почвах неодинакова. Она зависит от различных факторов.

Нитрифицирующие бактерии являются аэробами. Важное значение для их успешного развития имеет кислотность среды. Оптимальный рН 8—9, однако отдельные представители более устойчивы и могут развиваться при рН 4,1—4,6. При благоприятных условиях для развития нитрифицирующих бактерий (влажность, температура, рН, аэрация и т. д.) основная масса минерального азота почвы находится в форме нитратов. Все мероприятия, направленные на улучшение жизнедеятельности этих организмов, будут усиливать накопление солей азотной кислоты в почве. Азотная кислота улучшает условия фосфорного питания за счет повышения растворимости фосфатов.

Сульфификация. Окисление сероводорода, образующегося при разложении белков и других химических процессах в почве, серы, а также ее тио- и тетрасоединений до серной кислоты вызывается весьма своеобразной группой микроорганизмов — серобактериями. Серная кислота способствует переводу труднорастворимых фосфатов в растворимые соединения благодаря чему количество минеральных соединений, доступных растению, возрастает и улучшаются условия для его питания.

Серобактерии широко распространены в природе, они встречаются в почве, серных источниках, стоячих водах, водоемах и т. д. Указанные микроорганизмы развиваются при очень высоком содержании сероводорода, который им служит источником энергии и за счет которого ассимилируется углекислый газ.

Серобактерии вызывают внутриклеточное окисление сероводорода в серную кислоту в два этапа. При избытке сероводорода организмы окисляют его до серы. Сера откладывается в протоплазме в качестве запасного питательного вещества. По мере израсходования сероводорода, начинают окисляться эти запасные отложения серы и образуется серная кислота.

Образующаяся в ходе сульфификации серная кислота нейтрализуется еще в клетках серобактерий бикарбонатами кальция. Она превращается в гипс, в форме которого и диффундирует из клеток в окружающую среду. Этот процесс осуществляют многочисленные представители серобактерий — бесцветные (*Beggiatoa*, *Thioploca*, *Thiotrix*) и окрашенные в пурпурный цвет (*Chromatium okenii* и др.). Пурпурные бактерии могут получать энергию как за счет окисления серы и ее соединений, так и путем фотосинтеза.

Помимо серобактерий, окисляющих сероводород через промежуточную стадию серы, существует своеобразная группа тиобактерий, окисляющих сероводород, серу и тиосульфаты в серную кислоту. Группа тиобактерий довольно обширна, в нее входят строгие автотрофы (*Thiobact. thiooxidans*), факультативные автотрофы (*Thiobact. novellus*) и строгие анаэробы (*Thiobact. denitrificans*) и др.

Окислять тиосульфат до сульфата могут и многие широко распространенные строго гетеротрофные микроорганизмы — *Ps. fluorescens*, *Achromobacter slutzeri* и др.

Денитрификация. Процесс денитрификации вызывается анаэробными и факультативно анаэробными, преимущественно неспорообразующими бактериями. Денитрифицирующие бактерии используют кислород нитратов для окисления органических веществ, восстанавливая азотную кислоту до азотистой или до свободного азота. Наиболее специфичными являются *Bact. stutzeri*, *Bact. denitrificans*, *Ps. fluorescens* и другие, они широко распространены в природе, постоянно встречаясь в составе микрофлоры почвы и ризосферы растений. Тем не менее катастрофических потерь азота в почве не наблюдается. Для этого необходимы анаэробные условия, а также достаточное количество нитратов и подвижного органического вещества. Без этих условий денитрифицирующие бактерии только ассимилируют нитраты и не подвергают их разрушению. Значение денитрификационного процесса в почвах резко возрастает при избыточном увлажнении.

Кроме «истинной денитрификации», широко распространена среди различных сапрофитных микроорганизмов (бактерии, актиномицеты, грибы) способность восстанавливать нитраты до нитритов. Они усваивают азот из нитратов и переводят его в состав органических азотистых соединений. Одни микробы пользуются нитратами как акцепторами водорода, при окислении ими органического вещества, которое имеет энергетическое значение. Для других микробов восстановление нитратов может представлять собой только подготовительную стадию усвоения ими азота.

Восстановление сульфатов до сероводорода. Соли серной кислоты и менее окисленные соединения серы могут быть восстановлены в анаэробных условиях до сероводорода — ядовитого для живых организмов.

Восстановление сульфатов производится разнообразными бактериями; наиболее активны из них *Vibrio desulfuricans*, *V. hydrosulfurens*, *V. termodesulfuricans* и др.

Десульфификация протекает при одновременном разрушении органических соединений, из которых микробы получают энергию. При образовании сероводорода в щелочных условиях восстановление сульфатов может происходить и при отсутствии органического вещества, если в среде содержится молекулярный водород. При этом в качестве конечных продуктов образуются сульфиды, гидролиз которых приводит к смещению реакции в щелочную сторону. Восстановление сульфатов может протекать при значениях pH 4,5—8,7.

Сульфаты могут восстанавливаться в незначительных количествах и в анаэробных условиях некоторыми широко распространенными аммонифицирующими бактериями. Накопление сероводорода может происходить не только в водоемах, но и в почвенном растворе, если почва продолжительное время остается залитой водой.

Усвоение атмосферного азота. Биологическая фиксация азота является одним из основных биологических процессов, происходящих в почве. Она имеет большое практическое значение и представляет теоретический интерес.

Фиксация атмосферного азота имеет огромное значение и в лесоводстве. Если при выращивании сельскохозяйственных растений, в почву вносятся минеральные и органические удобрения, содержащие азот, то огромные территории, занятые лесами, в основном вынуждены пользоваться азотом, который фиксируется микроорганизмами.

Роль авотфиксирующих микроорганизмов в почве весьма значительна. По данным американских исследователей, для всех почв США количество азота, связанного только свободно живущими фиксаторами азота, почти равно количеству его, вносимому с удобрениями. Они считают, что пополнение связанного азота происходит следующим образом: за счет

органических удобрений 2,57 млн. т, за счет минеральных удобрений 0,48 млн. т, с дождями 3,57 млн. т, в результате жизнедеятельности свободно живущих азотфиксирующих бактерий 4,37 млн. т и благодаря жизнедеятельности симбиотических бактерий 5,46 млн. т.

Благодаря азотусвояющим бактериям происходит непрерывный круговорот азота в природе.

Микроорганизмы, способные усваивать молекулярный азот, делятся на две большие группы: так называемые свободно живущие в почве азотфиксаторы и азотфиксаторы, живущие в симбиозе с растениями, — клубеньковые бактерии.

Клубеньковые бактерии. Как известно, клубеньковые бактерии способны усваивать молекулярный азот только в симбиозе с корневой системой. Они образуют клубеньки на корнях белой и желтой акации, а также травянистых бобовых растений.

Бактерии проникают в ткани корня и вызывают образование в них вздутий, клетки которых постепенно заполняются размножающимися бактериями. От растения бактерии получают минеральные и углеродсодержащие вещества, предоставляя растению ассимилированные ими азотистые соединения. Такие растения содержат больше азота как в корнях, так и в листьях. Опад из них минерализуется почвенной микрофлорой и обогащает азотом почву. За один вегетационный период бобовые растения могут накопить азота от 40 до 300 кг/га и более.

Кроме бобовых растений, могут вступать в симбиотическое сожительство с азотфиксирующими микроорганизмами и другие растения, относящиеся к различным систематическим группам.

Известно образование клубеньков на корнях ольхи, лоха, облепихи, восковника, кожевки и др. Наиболее хорошо изучены симбиотические взаимоотношения с азотфиксирующими микроорганизмами у ольхи. На корнях ольхи клубеньки образуются микробами, сходными с актиномицетами (*Proactinomyces*). В содружестве с ними ольха нормально развивается на бедных азотом почвах. За один год серая ольха может фиксировать азот атмосферы от 50 до 100 кг/га. В некоторых странах серая ольха применяется как азотудобряющая культура.

Микроорганизмы, фиксирующие молекулярный азот в симбиозе с растениями, могут образовывать желвачки не только на корнях, но и на листьях. На листьях тропического растения *Pavetta indica* в таких желвачках содержатся бактерии (*Bact. rubeaceum*), способные фиксировать атмосферный азот. Растения, на листьях которых содержатся такие желвачки, развиваются значительно лучше, чем без них. Встречаются такого рода желвачки также на листьях отдельных видов из семейства Dioscoreaceae.

Микоризные грибы из рода *Phoma* (*Phoma betae*, *Ph. cansaria*) в сожительстве с корнями вересковых растений (Ericaceae) обладают явно выраженной азотфиксацией. Так же, как и клубеньковые бактерии в симбиозе с бобовыми растениями, микоризные грибы получают готовые углеродсодержащие питательные вещества, а часть усвоенного ими азота, по-видимому, передается в корневую систему. Описаны еще некоторые микоризообразующие грибы, принадлежащие к различным видам и способные фиксировать азот атмосферы в сожительстве главным образом с травянистыми (сельскохозяйственными) растениями.

Эндотрофная микориза с древесными растениями широко распространена в природе, но способность ее к фиксации молекулярного азота почти не изучена и нельзя считать окончательно установленной.

Свободно живущие азотфиксаторы. Свободно живущие в почве азотфиксирующие бактерии (*Clostridium pasteurianum*) впервые были выделены и изучены С. В. Виноградским в 1893 г. Затем в 1910 г. Бейерник выделил аэробный фиксатор азота — *Azotobacter croococcum*. С тех пор

число известных микроорганизмов, способных фиксировать молекулярный азот, значительно увеличилось.

Azotobacter — аэроб со сложным циклом развития. Он широко распространен в верхних горизонтах почв (окультуренных и плодородных), рН 5,8—7,0 и в водоемах. Однако известны случаи, когда он был обнаружен в кислых почвах (рН 5—5,5). Азотобактер более требователен к кислотности почвы, ее влажности и субстрату, чем многие другие микроорганизмы. Он нуждается в фосфоре, кальции, молибдене, сере, железе и ряде других элементов. Например, для обеспечения максимального развития азотобактера в среде, лишенной связанного азота, необходимо (в *молях*): фосфора 0,1, кальция 0,001, молибдена и железа 0,0001 и т. д. Азотобактер используется как биологический тест-организм при определении богатства почвы фосфором и кальцием.

Азотобактер фиксирует молекулярный азот в чистой культуре лишь при его отсутствии в связанном виде. По мере увеличения концентрации связанного азота в среде, азотфиксирующая способность снижается или же прекращается совсем. Однако в этих условиях развитие азотобактера может продолжаться.

Слабые концентрации (0,003%) связанного азота и небольшие количества гумусовых веществ благоприятно влияют на усвоение атмосферного азота азотобактером.

Энергию для связывания атмосферного азота азотобактер получает при окислении самых различных безазотистых органических веществ. В естественных условиях в почве азотобактер использует продукты распада органических остатков и соединения, образующиеся в результате минерализации перегноя. Это происходит благодаря развитию азотобактера в сообществе с другими микроорганизмами. Органические остатки, разлагаясь под влиянием различных микробов, выделяют промежуточные вещества, которые используются азотобактером.

Наиболее распространенный вид — *Azotobacter croococcum*. Отдельные представители его способны усваивать до 20 мг и более атмосферного азота на 1 г сброженного сахара. По данным большинства исследователей, количество фиксированного им азота на 1 га почвы колеблется от 10 до 50 кг в год.

Существуют еще несколько видов азотобактера, способных энергично фиксировать азот атмосферы — *Az. agile*, *Az. vinilandi* и др.

Строгий анаэроб — *Clostridium pasteurianum*, типичный представитель маслянокислого брожения. При отсутствии в среде связанного азота и небольшой концентрации углерода он фиксирует молекулярный азот. При оптимальных условиях его продуктивность фиксации азота достигает продуктивности азотобактера. В природных условиях он, по-видимому, развивается в сожительстве с некоторыми сапрофитными бактериями. *Cl. pasteurianum* может развиваться при более низких значениях рН (до 4,7), чем азотобактер. Он повсеместно распространен в природе, в том числе в лесных и затопленных водой почвах. Оптимальной температурой для него является 25°.

Способность к фиксации молекулярного азота в меньших количествах, чем у *Cl. pasteurianum*, обнаружена у многих других видов рода *Clostridium*, обитающих в почве и играющих здесь важную роль. К таким анаэробным бактериям относятся *Cl. pectinovorum*, *Cl. felsineum* (активные разрушители пектиновых веществ), *Cl. acetobutylicum* (участвуют в разложении клетчатки и пектина), *Cl. butyricum* (активный разрушитель крахмала) и др.

Другие свободно живущие фиксаторы азота. Из других групп микроорганизмов способность фиксировать азот описана у *Vibrio desulfuricans* (восстановитель сульфата), *Azotomonas insolita*, *Azotomonas fluorescens*, *Bact. asterosporus*, *Bac. hydogens*, отдельных видов *Pseudomonas*, *Aerobac-*

ter, микобактерий и актиномицетов. Некоторые из них способны фиксировать до 11—15 мг азота на 100 мл среды (*Azotomonas insolita*, *Actinomyces* sp.). Большинство же фиксирует азот в пределах от 1—2 до 5—7 мг на 1 г использованного углерода. Фиксация азота может усиливаться в 2—3 раза при развитии в смешанных культурах.

Аналогичными способностями обладают также некоторые фотосинтезирующие бактерии и группа олигонитрофилов. Указанные группы слабо изучены, они фиксируют азот в незначительных количествах.

Олигонитрофилы обнаруживаются в больших количествах повсеместно в почве, а также в ризосфере. Это микроорганизмы, объединенные в одну физиологическую группу, принадлежат к различным систематическим единицам. Их особенностью является способность развиваться в среде с незначительным количеством (0,0014—0,03 мг/л) азота.

Водоросли. В настоящее время известно около 14 видов водорослей, способных усваивать азот атмосферы. Они принадлежат к Nostocaceae (*Nostoc muscorum*, *N. punctiforme* и др.). Предполагают, что указанной способностью обладают также некоторые виды Oscillariaceae, Chroococcaceae.

Некоторые ученые считают, что усвоение атмосферного азота свободно живущими микроорганизмами не может иметь большого значения. Однако в природных условиях, где микроорганизмы находятся в условиях сложных взаимоотношений внутри микробных ценозов, физиологические и биохимические свойства отдельных микробов могут быть иными, чем в условиях лаборатории, одни виды могут угнетать, другие, наоборот, усиливать процесс. Известно, что фиксация азота *Cl. pasteurianum* и азотобактером усиливается в совместных культурах с микроорганизмами, разлагающими целлюлозу. Одновременно усиливается также разложение клетчатки. Усиление фиксации азота отмечено и при совместном развитии азотфиксаторов с водорослями, простейшими, олигонитрофилами и другими микроорганизмами.

Большинство исследователей полагает, что после клубеньковых бактерий азотобактер является основным азотонакопителем в почве. По-видимому, это объясняется тем, что он наиболее хорошо изучен среди других азотфиксаторов.

При оптимальных лабораторных условиях он фиксирует азота больше, чем другие микроорганизмы. Азотобактер довольно широко распространен в верхних горизонтах окультуренных и плодородных почв.

Азотобактер почти не встречается в лесных и целинных почвах. Распространению этого организма препятствует большая его требовательность к условиям среды. Он не обнаруживается, в частности, при наличии в почвах менее 14 кг усвояемой фосфорной кислоты на 1 га. В почвах тропиков и Южной Австралии он слабо распространен из-за малой обеспеченности известью и слишком кислой реакции, крайне редко встречается в кислых торфянистых почвах Швеции и т. д. Тем не менее в лесных и целинных почвах азот как-то пополняется и это нельзя отнести только за счет симбиотических микроорганизмов (клубеньковых бактерий). Бобовые растения и ольха являются далеко не повсеместно распространенными.

По-видимому, накопление азота происходит главным образом за счет повсеместно распространенных, но крайне слабо изученных микроорганизмов (грибов, водорослей, бактерий и актиномицетов), способных фиксировать азот в небольших количествах. Если принимать во внимание их многочисленность в почве (особенно в ризосфере растений), то общая сумма накопления азота может достигать значительных размеров.

Фиксация атмосферного азота микроорганизмами в почве не подлежит сомнению. В последнее время она была установлена при помощи меченого азота непосредственно в полевых условиях. Азотфиксирующая способ-

ность некоторых микроорганизмов (*Cl. pasteurianum*, *Azotobacter*, *Phoma*, водоросли и т. д.) была установлена также в чистых культурах с применением изотопа N¹⁵.

Подробные данные о механизме фиксации атмосферного азота изложены в работе М. Ф. Федорова (1952).

ПРЕВРАЩЕНИЕ СОЕДИНЕНИЙ ФОСФОРА И ЖЕЛЕЗА

Огромные запасы органических и трудно усвояемых растениями минеральных соединений фосфора подвергаются превращениям микроорганизмами почвы. Процессы эти состояются в основном из минерализации органического фосфора, превращения фосфорнокислых солей из менее растворимых в более растворимые формы и восстановления фосфатов.

Органические соединения фосфора подвергаются расщеплению (минерализации) и переходят в соли фосфорной кислоты — форму, доступную для растений. Этот процесс идет под влиянием различных групп микроорганизмов (бактерий, дрожжей, грибов).

За последние годы из почвы выделен ряд активных специфических бактерий. У *Vac. megatherium* var. *phosphaticum*, например, энергия разложения органических соединений фосфора намного выше, чем потребность самих бактерий, благодаря чему фосфорная кислота накапливается в среде. Так как минерализация органического фосфора имеет большое значение для развития высших растений, эти специфические бактерии используются в качестве удобрения — «фосфоробактерин» («Бактериальные удобрения», 1961).

Одновременно с минерализацией органических фосфорных соединений в почве происходит обратный биологический процесс — перевод усвояемого фосфора (фосфорной кислоты) снова в органическое соединение и закрепление его в телах микроорганизмов. Поэтому в случае поступления в почву избыточных количеств веществ, слишком бедных соединениями фосфора, может быть вызвано временное фосфорное голодание.

Фосфорная кислота (ионы фосфорной кислоты), образуемая в процессе минерализации органических фосфорных соединений, поглощается корнями растений и микроорганизмами. Частично она связывается основаниями почвы, переходя большей частью в труднорастворимые и малодоступные для растения соли.

Растворение фосфатов в почве происходит также микроорганизмами, образующими разнообразные кислоты (угольная, серная, азотная и др.). Кислоты, образующиеся в процессе жизнедеятельности микробов (например, нитрифицирующих, тионовых и др.), переводят трехкальциевый фосфат в растворимые и доступные растениям формы.

Превращения соединений железа. Соединения железа, находящиеся в почве, также претерпевают ряд изменений под прямыми или косвенными воздействиями микроорганизмов.

Микроорганизмы, выделяющие в процессе жизнедеятельности кислоты, переводят соли железа в растворимое состояние. Микроорганизмы же, выделяющие водород, вызывают появление восстановленных форм железа. Восстановление окисленных форм железа в закисные формы наблюдается при анаэробных условиях. Особенно интенсивно процесс протекает в верхних слоях оглеенных горизонтов.

Только специфические «железобактерии» тесно связаны с превращениями соединений железа. Окисление закисных соединений железа играет для них роль дыхательного акта. При окислении солей железа в клетке железобактерий образуется растворимая соль окиси железа. Эта соль, выделяясь из клетки в окружающую среду, превращается в менее растворимое состояние и выпадает в виде гидрата окиси железа.

Железобактерии — аэробы встречаются в почве, чаще в воде, или в залитых водой почвах. Более подробно железобактерии описаны Н. Г. Холдным (1957а).

МОБИЛИЗАЦИЯ УСВОЯЕМОГО КАЛИЯ

Бактерии способны разрушать алюмосиликаты и освобождать содержащийся в них калий. Наиболее активный разрушитель силикатов (*Bac. mucilagenosus*) рекомендован в качестве бактериального удобрения. Количество их зависит от условий обитания. Кислые почвы неблагоприятны для их развития, известкование таких почв благоприятствует их размножению.

По литературным данным, силикатные бактерии способны извлекать из силикатов в раствор наряду с калием кремний. Они способны отщеплять фосфор из трехкальциевого фосфата, синтезировать витамины из группы В и повышать устойчивость растений к грибным заболеваниям («Бактериальные удобрения», 1961).

Под воздействием микроорганизмов различным превращениям подвергаются соединения марганца, кальция, кремния и т. д., однако они изучены очень слабо.

ОБРАЗОВАНИЕ БИОТИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ

Биотические вещества («факторы роста», или «ростовые вещества») образуются различными микроорганизмами — бактериями, дрожжами, актиномицетами, грибами, водорослями и т. д. Они представляют собой витамины и витаминоподобные вещества, ускоряющие рост растений и микробов, влияющие на процессы клеточного обмена, строения и т. д.

Активными образователями биотических веществ являются широко распространенные автотрофы (как, например, нитрификаторы, водородоокисляющие бактерии, представители тионовых бактерий и др.), и гетеротрофные микроорганизмы. К ним относится большая часть микроорганизмов, обитающих в ризосфере растений и почве, азотобактер, клубеньковые бактерии, олигонитрофилы, *Bact. denitrificans*, *Bac. mycoides*, *Bac. mesentericus*, представители родов *Pseudomonas*, *Vibrio*, *Mycobacterium*, а также актиномицеты, дрожжи, грибы (в том числе и микоризообразователи) и многие другие.

По подсчетам М. Н. Мейселя (1950), в сероземах (плодородном и орошаемом) микробы одного гектара в течение года могут синтезировать около 400 г витамина В₁, 300 г витамина В₆ и 1 кг никотиновой кислоты.

Интенсивность образования биотических веществ почвенными микробами зависит от микробов-спутников. Одни из них активизируют, другие подавляют синтез этих веществ.

Некоторые синтезированные микроорганизмами вещества частично используются самими микробами. Излишки, нередко в значительных количествах, выделяются во внешнюю среду еще при жизни микроба. Биотические вещества, поступающие в почву, разрушаются и заново синтезируются микроорганизмами. Пока идет развитие микроорганизмов в почве происходит непрерывный обмен этих веществ. Количество их определяется интенсивностью синтеза и поступления в почву, а также скоростью разрушения.

Без образования витаминов и других биотических веществ было бы подавлено развитие ряда микробиологических процессов в почве. Многие витамины и подобные им вещества вырабатываются самими зелеными растениями. Дополнительное накопление их почвенными микроорганизмами ускоряет рост и развитие растений.

Микроорганизмы выделяют также антибиотические вещества, при помощи которых они подавляют размножение или жизнедеятельность других микробов (бактериостатическое действие) или даже убивают их (бактерицидное действие). Антагонистически действующие друг на друга микроорганизмы широко распространены в почве, особенно в ризосфере растений. Антибиотические вещества всасываются корневой системой растений и предохраняют их от заболеваний. Они весьма разнообразны по своему действию и свойствам и обладают избирательным действием.

ОБРАЗОВАНИЕ И УСВОЕНИЕ УГЛЕКИСЛОТЫ

Большая роль в образовании углекислого газа принадлежит микроорганизмам почвы, в том числе ризосферы. Микроорганизмы, разлагая органические вещества, постоянно пополняют им атмосферу. Люндергард (Lundergard, 1924) считает, что две трети всей CO_2 , находящейся в почвенном воздухе, образуется в результате жизнедеятельности бактерий, а одна треть выделяется корнями.

По данным Бонда (Bond, 1941) дыхание клубеньков на корнях сои было в три раза выше, чем дыхание корней на единицу сухой массы. Общая масса клубеньков выделила углекислого газа значительно больше, чем масса корней всего растения. П. Бараков (1910) считает, что количество CO_2 , выделяемого микроорганизмами, меньше, чем выделяемого при дыхании корней. Однако по наблюдениям Н. А. Красильникова, А. В. Рыбалкиной, А. Е. Кривса, М. А. Литвинова и других (1934, 1936), наиболее интенсивное выделение CO_2 совпадает с максимальным развитием прикорневой микрофлоры. Б. Н. Макаров (1953) установил зависимость выделения угольной кислоты от влажности и температуры почвы и от развития микроорганизмов. Фререкс (Frereks, 1954), Кацнельсон и Стивенсон (Katznelson a. Stivenson, 1956), В. Н. Смирнов (1953, 1954, 1955), Вейзенберг (Weissenberg, 1954), В. Н. Мина (1957) и другие рассматривают дыхание почвы как показатель активности микроорганизмов.

Часть образовавшейся углекислоты улетучивается из почвы в воздух, другая часть усваивается корнями растений и микробами. Микроорганизмы не только выделяют углекислый газ, но и связывают некоторое его количество для построения своей плазмы (главным образом автотрофные бактерии и водоросли).

Установлено также, что некоторые сапрофитные микроорганизмы усваивают углекислоту наряду с органическими веществами (Лебедев, 1921).

Наряду с CO_2 в почвенном воздухе содержатся многие другие газы, образуемые в результате жизнедеятельности организмов и растений. Предполагают, что специфический запах земли (почвы) обусловлен летучими продуктами метаболизма микробов, главным образом актиномицетов.

Летучие органические вещества, содержащиеся в почвенном воздухе, являются до какой-то степени источником питания, а также фактором, тормозящим развитие отдельных видов микробов и растений. По данным Н. Г. Холодного (1944а, б, в, 1951а, б, в, 1957б) и его сотрудников (1945), некоторые бактерии, грибы и даже изолированные корни растений росли в камере, где единственным источником питания были испарения почвы. Витамины, выделенные в воздух, поглощались микроорганизмами и растениями. Использование микроорганизмами витаминов и их осколков из воздуха показано в работе М. Н. Мейселя, Н. Трофимовой (1946, 1950).

Присутствие питательных, а также токсических веществ в почвенном воздухе установлено Красильниковым (1958). В его опытах испарения

лесной дерново-подзолистой почвы были более токсичными по отношению к *Staphylococcus aureus*, чем испарения огородной почвы или чернозема. Угнетающее действие испарений почвы неодинаково под различными растениями.

ОБРАЗОВАНИЕ И РАЗЛОЖЕНИЕ ПЕРЕГНОЙ

Органические соединения, попадающие в почву, частично минерализуются под воздействием микроорганизмов, часть же их превращается в сложные устойчивые соединения — перегной.

Химизм образования перегнойных соединений изучен слабо, однако некоторые факты выяснены в достаточной мере. Перегнойные соединения могут образовываться в результате взаимодействия соединений, синтезированных микроорганизмами, и продуктов распада растительных остатков в условиях частичного заторможения доступа кислорода. В противном случае органические вещества и формирующиеся перегнойные соединения подвергаются полному окислению микрофлорой.

Некоторые микроорганизмы в своих клетках образуют ряд темноокрашенных веществ, очень близких по своей природе к перегнойным.

Перегной подвергается также разрушению почвенной микрофлорой. Разные компоненты из гумуса разлагаются в почве с различной интенсивностью.

Гуминовая кислота, имея сложное циклическое строение, наиболее трудно подвергается разложению. Она не является недоступной для широко распространенных почвенных микроорганизмов, как предполагали раньше. В малых дозах гуминовая кислота стимулирует разложение органических веществ.

За последние десятилетия описаны самые разнообразные группы микроорганизмов, способные использовать гуминовые вещества в качестве источника углерода и азота.

Изолированные микробы значительно медленнее разрушают гуминовые кислоты, чем смесь различных почвенных микроорганизмов. По-видимому, в природных условиях в разрушении гуминовых веществ принимает участие комплекс микроорганизмов, способных расщеплять сложные циклические соединения.

МИКРОФЛОРА ЛЕСНЫХ ПОЧВ

Превращения вещества и энергии, осуществляемые микроорганизмами в почвах лесных биогеоценозов, имеют свои специфические черты. Характер и направленность микробиологических процессов здесь отличны от таковых в почвах луговых и окультуренных, так как лесное растительное сообщество накладывает свой отпечаток на микрофлору лесных почв.

Накопившийся к настоящему времени экспериментальный материал, полученный по единой методике, позволяет (правда, далеко еще не полно) охарактеризовать микрофлору лесных биогеоценозов и взаимозависимость микроорганизмов, почвы и древесных растений.

Различия между микрофлорой лесных почв, с одной стороны, и микрофлорой степных, луговых и окультуренных почв — с другой, наблюдали многие исследователи. По данным Е. Н. Мишустина с сотрудниками (1951), дерново-подзолистая почва под дубовым древостоем значительно богаче грибами и беднее бактериями, чем луговые почвы (табл. 81). Бактериальное население лесных почв характеризуется полным отсутствием группы *Bac. megaterium*, подавленностью развития неспорообразующих пигментированных форм бактерий, *Bac. mycoides* и нитрифицирующих

Микрофлора почв, занятых лесной и луговой растительностью
(в тыс. на 1 г почвы, по Мишустину, 1951)

Горизонт	Глубина, см	Общее число бактерий	Неспоровые пигментные формы	Бациллярные формы бактерий							Общее число актиномицетов	Общее число микроскопических грибов	Энергия нитрификации
				Общее число спор	<i>Bac. mycolidea</i>	<i>Bac. mesentericus</i>	<i>Bac. megaterium</i>	<i>Bac. cereus</i>	<i>Bac. virgulus</i>	<i>Bac. idovus</i>			
<i>Лесная почва</i>													
A ₁	6—12	290	0	64	9	0	0	7	23	7	75	30,0	±
A ₂	20—25	142	17	51	10	0	0	15	8	3	37	1,6	±
<i>Луговая почва</i>													
A ₁	2—10	780	52	175	22	0	60	28	ед.	10	61	2,1	+
A ₂	20—30	168	8	59	7	0	10	20	0	0	33	0,9	+

бактерий. По сравнению с луговыми почвами в них возрастает число *Bac. virgulus*. *Bac. mesentericus* в указанных почвах отсутствует. В составе актиномицетов существенной разницы не установлено. Из микроскопических грибов в лесных почвах нередко встречались специфические виды, например микромукоры.

О. С. Терехов и М. Г. Еникеева (1964) также обнаружили различия в количественном и качественном составе микрофлоры в дерново-подзолистых почвах под залежью и под лесом. На рис. 61 приведены средние за вегетационный период показатели общего количества микроорганизмов. В почве под культурой сосны, а также в почве под 120—140-летним сосняком рябиново-лещиновом, по сравнению с почвой под залежью снизилось абсолютное число неспорообразующих и спорообразующих бактерий, а также актиномицетов, количество же микроскопических грибов несколько возросло.

При сравнении общей численности микроорганизмов наименьшее их количество наблюдается в почве под сосновым древостоем. Залежь и участок с культурой сосны прежде находились под пашней.

В результате 20-летнего произрастания сосны общее количество микроорганизмов в почве значительно снизилось и сравнялось с количеством микроорганизмов в почве 120—140-летнего соснового древостоя.

По качественному и отчасти количественному составу микроорганизмов почва культуры сосны занимает промежуточное положение между почвами залежи и сосняка рябиново-лещинового.

Общее количество микроорганизмов в почвах дубняка лещиново-волосистоосокового (70—80 лет) и липняка волосистоосокового (60—70 лет) больше, чем в почве сосняка рябиново-лещинового, но меньше, чем в почве залежи. В свою очередь, количество микроорганизмов больше в почве липняка волосистоосокового по сравнению с почвой дубняка.

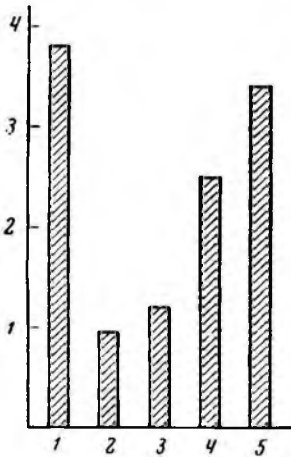


Рис. 61. Общее количество микроорганизмов — среднее за сезон (в млн. на 1 г абс. сухой почвы) (по данным Терехова)

1 — залежь; 2 — культура сосны; 3 — сосняк рябиново-лещиновый; 4 — дубняк волосистоосоковый; 5 — липняк волосистоосоковый

Лесные почвы отличаются от залежного участка также по составу спорообразующих бактерий (табл. 82).

Т а б л и ц а 82

Соотношение некоторых видов спорообразующих бактерий в верхнем слое дерновоподзолистой почвы

(в % от общего количества спорообразующих бактерий) (средние данные из 4 анализов)

Участок	<i>Vac. mycoides</i>	<i>Vac. mesentericus</i>	<i>Vac. megaterium</i>	<i>Vac. cereus</i>	<i>Vac. idosus</i>	<i>Vac. agglomeratus</i>
Залежь	5	2	33	13	44	2
Сосняк рябиново-лещинового	9	0	12	20	26	12
Дубняк лещиново-волосистоосокового	5	0	0	25	55	2
Липняк волосистоосоковый	8	2	0	31	38	2

Доминирующими видами в почве залежи были *Vac. idosus*, затем *Vac. megaterium* и *Vac. cereus*. В лесных почвах также доминируют *Vac. idosus*, в меньшей мере *Vac. cereus*. *Vac. megaterium* обнаруживается в небольшом количестве в почве сосняка рябиново-лещинового и сходит на нет в почвах дубняка и липняка. В содержании *Vac. mycoides* в почвах залежи и леса большие различия не обнаружены. Несколько больше его под сосняком и липняком. Число *Vac. agglomeratus* в изученных почвах невелико, численность его возрастает только в почве сосняка рябиново-лещинового. *Vac. mesentericus* в указанных почвах практически отсутствовал. Различия в относительном содержании спорообразующих бактерий в лесных почвах под различными древостоями, по-видимому, свидетельствуют о различии в качестве органического вещества в них.

Наименьшее количество нитрифицирующих бактерий обнаружено в почве сосняка рябиново-лещинового, наибольшее — в почве липняка волосистоосокового. Нитрифицирующая способность почвы залежного участка ниже, чем липняка волосистоосокового.

Показателем специфичности микрофлоры в почвах под лесной растительностью и залежью может служить также соотношение актиномицетов, растущих на мясо-пептонном и крахмало-аммиачном агаре (табл. 83).

Т а б л и ц а 83

Соотношение актиномицетов, растущих на крахмало-аммиачном (КАА) и мясопептонном агаре (МПА)

(Терехов и Еникеева, 1964)

Горизонт	Количество актиномицетов, тыс. на 1 г сухой почвы						Соотношение КАА: МПА (количество МПА принято за 1)		
	Залежь		Культура сосны		Сосняк рябиново-лещинового		Залежь	Культура сосны	Сосняк рябиново-лещинового
	КАА	МПА	КАА	МПА	КАА	МПА			
A ₁	1516	33	161	5	240	36	46 : 1	32 : 1	8 : 1
A ₂	1397	26	269	20	197	202	54 : 1	13 : 1	1 : 1

В почве под сосняком рябиново-лещинового по сравнению с почвой залежи отношение количества актиномицетов, растущих на КАА, к количеству

их, растущих на МПА, сужено, что свидетельствует о различиях в физиологических свойствах актиномицетов, населяющих эти почвы.

В лесной почве по сравнению с залежью изменяется абсолютное и относительное содержание микроскопических грибов.

В табл. 84 показано содержание некоторых видов микроскопических грибов в почвах залежи и соснового древостоя. Из этой таблицы видно, что в почве под сосняком рябиново-лещиновым по сравнению с залежью резко возрастает содержание видов рода *Mucor* и уменьшается количество особей из видов рода *Penicillium*. Из мукоровых грибов возрастает численность *Mucor ramannianus* и уменьшается количество *Zygorhynchus*. *Fusarium* встречался изредка и в небольших количествах в почве залежи и липняка волосистоосокового.

Т а б л и ц а 84

Состав некоторых видов микроскопических грибов в дерново-подзолистой почве (в % к общему количеству грибов)

Участок	Горизонт	Мисогасеае			Penicillium	Trichoderma	Дрожжевидные
		всего	<i>Mucor ramannianus</i>	<i>Zygorhynchus</i>			
Залежь	A ₁	8	4	2	64	7	1
	A ₂	11	5	3	63	8	0
Культура сосны	A ₁	18	14	0,5	37	1	1
	A ₂	33	23	0	51	2	0
Сосняк рябиново-лещиновый . . .	A ₁	56	51	0	2	4	2
	A ₂	64	63	0	19	0	3

С. Я. Мехтиев (1953, 1957), изучая микрофлору дерново-подзолистых почв в течение двух лет в разные периоды года, установил заметные различия в составе микрофлоры между почвами лиственного леса (береза и осина), его опушки и окультуренного поля.

В изученных почвах наиболее ярко было отмечено изменение видового состава спорообразующих бактерий (табл. 85). Почва леса содержала в больших количествах *Vac. cereus*, а *Vac. megaterium* представлен в ней бедно. В окультуренной же почве в несколько раз увеличилось содержание *Vac. megaterium* и уменьшилось число *Vac. cereus*. При этом менее окультуренная почва (по сравнению с более окультуренной) содержит меньше клеток *Vac. megaterium* и больше *Vac. cereus*. Почва опушки леса занимает промежуточное положение между почвами леса и окультуренного поля.

Т а б л и ц а 85

Видовой состав спорообразующих бактерий в дерново-подзолистой почве под лесом, на опушке леса и на обрабатываемом поле (по Мехтиеву)

Участок	Споры, тыс. на 1 г абс. сухой почвы	Содержание, % от общего числа спор		
		<i>Vac. megaterium</i>	<i>Vac. cereus</i>	других видов
Лес	757	3,0	37,7	59,3
Опушка леса	942	8,2	38,2	53,6
Обрабатываемое поле	1040	34,7	7,7	57,6

Почвы леса и его опушки по сравнению с окультуренной содержали больше грибов из рода *Miscor.* Почва леса содержала большее число микромукор, а почва опушки леса другие виды. Микромукор в окультуренных почвах отсутствовал. Почвы опушки леса и окультуренная отличались от лесной содержанием грибов из рода *Fusarium*, который отсутствовал в почве леса.

Нитрифицирующая способность окультуренной почвы по сравнению с почвами леса и его опушки была значительно сильнее. В целинных почвах она не всегда проявлялась.

Более южные почвы (как целинные, так и окультуренные) богаче микроорганизмами, но и здесь наблюдаются специфические черты влияния леса. О. И. Пушкинская (1951, 1953, 1954a) наблюдала различия в микрофлоре между почвами леса и вырубки. Она исследовала микрофлору темно-серой лесной почвы ясенево-дубового со снытью древостоем в возрасте 220 лет, почвы вырубки из-под ясенево-дубового леса (парующий участок), а также выщелоченного чернозема (пашня). Средние показатели (для горизонта А) из 4—7 анализов, проведенных в разные сроки вегетационного периода, сведены нами в табл. 86.

Т а б л и ц а 86

Микрофлора темно-серой лесной почвы под ясенев-дубовым древостоем и на вырубке
(в тыс. на 1 г абс. сухой почвы)

Глубина, см	Общее количество бактерий	Неспорообразующие бактерии				Спорообразующие бактерии							Общее количество актиномицетов	Общее количество промиксобактерий	Количество анаэробов, тыс. на 1 г почвы	Количество колоний азотобактера на почвенных пластинках
		пигментированные	флюоресцирующие	микобактерии	общее количество спор	<i>Bac. mycoides</i>	<i>Bac. mesentericus</i>	<i>Bac. megaterium</i>	<i>Bac. cereus</i>	<i>Bac. idosus</i>	<i>Bac. agglomeratus</i>	<i>Bac. virgulus</i>				

Почва темно-серая лесная под лесом

3—10	8 237	87	1230	990	766	4	4	14	86	615	15	28	1340	30	1420	2
10—20	12 200	230	1140	1840	867	6	4	8	63	770	12	4	975	12	1120	60,5

Почва темно-серая лесная на вырубке (пар)

0—10	8 427	242	0	435	1676	38	810	109	89	342	287	1	2170	325	830	1,3
10—20	8 884	49	1440	105	729	17	82	33	68	435	85	2	1180	320	530	1,3

Выщелоченный чернозем (пашня)

0—15	5 915	695	710	670	351	2	11	158	31	118	31	0	870	0	1420	7,5
------	-------	-----	-----	-----	-----	---	----	-----	----	-----	----	---	-----	---	------	-----

Между указанными почвами имеются различия как в общем количестве бактерий, так и в составе отдельных физиологических групп. В почве на вырубке по сравнению с почвой леса наблюдается некоторое снижение общего количества бактерий. Особенно сильно снизилась численность флюоресцирующих бактерий, характерных для микрофлоры подстилок, а также анаэробных бактерий и азотобактера. Количество же актиномицетов, промиксобактерий и спор бактерий увеличилось.

Из спорообразующих бактерий в парующей почве на вырубке по сравнению с почвой леса возросло число *Bac. mesentericus*, *Bac. mycoides*, *Bac. megaterium* и *Bac. agglomeratus*, в то же время снизилось число спор *Bac. idosus* и *Bac. virgulus*. Количество *Bac. cereus* не изменилось. В темно-серых лесных почвах по сравнению с пашней на выщелоченном черноземе подавляется развитие пигментированных форм неспорообразующих бактерий. В выщелоченных черноземах в наибольшем количестве обнаруживаются клетки *Bac. megaterium*, развитие же его в почве ясенев-дубового

древостоя подавлено. *Bac. virgulus* не был обнаружен в выщелоченном черноземе, в почве под древостоем число спор заметно увеличилось. В лесной почве по сравнению с выщелоченным черноземом не изменилось число спор *Bac. agglomeratus*.

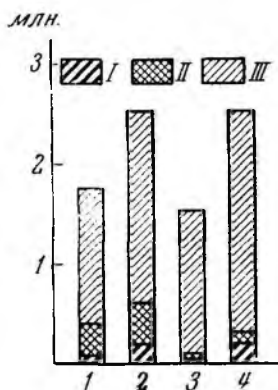
Различия в качественном составе микроорганизмов в почвах лесных культур и парующей лесной поляны отмечены Е. В. Руновым и И. Е. Мишустинной (1960) на выщелоченной черноземной почве. Например, в лесных почвах среди мукоровых грибов преобладали *Mucor racemosus* и виды рода *Zygorhynchus* и *Micromucor*, а в пахотных почвах *Rhizopus*.

Согласно данным Рунова (1954), в черноземах южной части степной зоны почвы окультуренные, почвы целинной степи и под лесной полосой различаются по количественному и качественному составу микрофлоры (рис. 62, табл. 87).

Окультуривание усиливает активность микробиологических процессов. При наличии влаги высокой биологической активностью обладает и почва целинной степи. Под лесной растительностью микрофлора почв постепенно приобретает специфические черты. Например, в лесной почве сильно уменьшилось число флюоресцирующих бактерий, не обнаружен азотобактер, возросло число неспорообразующих пигментных форм бактерий. В составе грибов появились новые формы — *Styسانus*, отсутствовавшие в окультуренной почве, резко сократилось количество *Aspergillus* и т. д.

Рис. 62. Изменение количества неспорообразующих бактерий в черноземной почве (по данным Е. В. Рунова)

1 — степная почва; 2 — межполосье (пар); 3 — лесная полоса 15—16 лет; 4 — лесная полоса 48—50 лет; I — пигментные бактерии; II — флюоресцирующие бактерии; III — прочие неспорообразующие бактерии



Е. Н. Мишустин с сотрудниками (1951) отмечает, что черноземные окультуренные почвы, находившиеся в продолжение 60 лет под дубовым древостоем, существенно изменили свою микрофлору. По облику микробного ценоза они приблизились к целинной черноземной почве.

В почвах под древесной растительностью усиливается деятельность высших грибов. По наблюдениям Рунова и Мишустинной (1960), в толще

Т а б л и ц а 87

Микрофлора целинной степи и лесных полос на черноземах (средние данные за вегетационный сезон в тыс. на 1 г сухой почвы, Рунов, 1954)

Участок	Общее количество бактерий	Спорообразующие бактерии							Общее количество					
		Общее количество спор	<i>Bac. mycodides</i>	<i>Bac. mesentericus</i>	<i>Bac. megaterium</i>	<i>Bac. cereus</i>	<i>Bac. idosus</i>	<i>Bac. agglomeratus</i>	<i>Bac. virgulus</i>	актиноци-тов	микобактерий	азотобактера	маслянокис-лых бактерий	микроскопиче-ских грибов
Целинная степь .	2620	744	0	1	78	87	490	51	4	3316	528	33	67	61,5
Межполосье (пар)	3077	959	12	34	126	118	558	27	5	2831	676	15	85	30,4
Лесная полоса 15—16 лет . .	1846	916	24	5	133	232	420	22	24	1041	679	0	97	20,5
Лесная полоса 48—50 лет . .	3226	673	4	13	71	53	463	42	0,6	2511	884	0	95	39,5

почвы 0—70 см в 25-летних культурах древесных растений было обнаружено в 47 раз больше обрывков грибного мицелия¹ по сравнению с почвами окультуренной поляны. Микроскопических грибов, наоборот, было больше в почве окультуренной поляны (табл. 88).

Т а б л и ц а 88

Количество обрывков гиф и микроскопических грибов в лесных и окультуренных почвах
(в тыс. на 1 г сухой почвы)

Состояние почвы	Обрывки гиф	Микроскопические грибы
Под лесом	565	27
Окультуренная поляна	12	42

Повышенное количество обрывков мицелия наблюдали Е. В. Рунов и С. А. Валева (1962) в лесных подзолистых почвах.

Специфическое влияние лесной растительности на микробное население лесных почв отмечено также в работах С. А. Самцевича с сотр. (1949; Самцевич, 1955б), А. П. Візір (1955), Тимонина (Timonin, 1935), Берната (Bernat, 1955) и др. Согласно данным этих исследователей, лесная растительность влияет не столько на количество микрофлоры, сколько на ее качественный состав.

Из приведенных примеров видно, что микрофлора лесных почв имеет свои характерные черты. Изменение количественного и качественного состава микрофлоры в лесных почвах идет под влиянием постоянного и специфического воздействия лесной растительности.

Почвы как луговые, степные, так и окультуренные после длительного произрастания на них лесной растительности существенно изменяют свою микрофлору. После вырубki леса и окультуривания лесная почва, по-видимому, также длительное время сохраняет свои отличительные признаки, одновременно приобретая новые признаки, приближающие ее к исходным.

Характер микробиологических процессов в почвах лесных биогеоценозов в первую очередь определяется почвенно-климатическими условиями. Исследования Е. Н. Мишустина с сотрудниками (1941, 1946а, б, 1949, 1953, 1954, 1960, 1961) по экологическим закономерностям распространения микроорганизмов убедительно показали, что каждому типу почвы свойственны определенные микробные ассоциации. На этом фоне лесное сообщество с его типичным древостоем формирует микрофлору лесных почв. В табл. 89, 90 показана зависимость между типом почвы и характером микрофлоры в дубовых и еловых древостоях.

На характер микробных ценозов в одних и тех же почвах и в одинаковых климатических условиях оказывает влияние не только древостой, но и лесной фитоценоз в целом.

В. Г. Разумовская и Н. Н. Мустафова (1959), Мустафова (1959) обнаружили в подзолистой почве ельника-черничника большее содержание спорообразующих бактерий, чем в ельнике-кисличнике на тех же почвах. Доминирующими видами в ельнике-черничнике были *Bac. mesentericus*, а в ельнике-кисличнике *Bac. subtilis* и *Bac. mycoides*, что указывает на различие в составе органического вещества почвы этих типов ельников. Интенсивность разложения клетчатки была выше в ельнике-кисличнике с травянистым покровом. В нем принимали участие миксобактерии, более

¹ Учет обрывков грибного мицелия дает некоторое представление о содержании в почве высших базидиальных грибов.

Т а б л и ц а 89

Численность и групповой состав микроорганизмов в верхнем слое почвы под дубовыми древостоями на различных типах почв (средние данные)

Почва	Тип леса	Исследователь	Общее число микроорганизмов	В тыс. на 1 г сухой почвы				Соотношение, %			
				непорообразующие бактерии	спорообразующие бактерии	актиномицеты	микроскопические грибы	непорообразующие бактерии	спорообразующие бактерии	актиномицеты	микроскопические грибы
Дерново-подзолистая (Московск. обл.)	Дубняк волосянолистосоковый, 70—80 лет	О. С. Терехов, М. Г. Еникеева	2549	1292	654	537	66	50,6	25,6	21,2	2,6
Бурая лесная (Московская обл.)	Дубняк лещиноволосистоосоковый, 70—80 лет	Они же	2506	1302	560	606	38	51,9	22,3	24,2	1,5
Выщелоченный чернозем (Орловская обл.)	Дубовое насаждение, 60 лет	Е. В. Рунов, И. Е. Мишустина	3996	3150	180	630	36	78,8	4,9	15,9	0,3
Темно-серая лесная (Воронежск. обл.)	Ясенево-дубовый со снытью, 220 лет	О. И. Пушкинская	8826	6657	766	1340	63	75,1	8,6	15,2	0,7
Оподоленно-осолоделый солонец (Воронежск. обл.)	Дубравы, 50—70 лет	Она же	5445	4389	189	750	117	80,6	3,5	13,8	2,1
Малогумусный чернозем (Луганск. обл.)	Лесная полоса, 48—50 лет	Е. В. Рунов	5788	2565	673	2510	40	44,3	11,6	43,6	0,7
Коричневая лесная (Болгария)	Дубрава	Б. Колчева	6391	2320	380	3600	91	36,6	5,9	56,3	1,4

Т а б л и ц а 90

Численность и групповой состав микроорганизмов в верхнем слое почвы под еловыми древостоями на различных типах почв (средние данные)

Почва	Тип леса	Исследователь	Общее число микроорганизмов	В тыс. на 1 г сухой почвы				Соотношение, %			
				непорообразующие бактерии	спорообразующие бактерии	актиномицеты	микроскопические грибы	непорообразующие бактерии	спорообразующие бактерии	актиномицеты	микроскопические грибы
Подзолистая (Вологодская обл.)	Ельник черничный с примесью березы и осины, 120—140 лет	Е. В. Рунов, С. А. Валева	719	632	2	80	5	87,8	0,3	11,0	0,7
Дерново-подзолистая (Московская обл.)	Ельник лещиново-кисличный, 70—80 лет	О. С. Терехов, М. Г. Еникеева	1650	1092	279	210	69	66,2	16,9	12,7	4,2
Выщелоченный чернозем (Орловская обл.)	Еловое насаждение, 60 лет	Е. В. Рунов, И. Е. Мишустина	4403	2818	322	1130	73	64,0	7,3	25,7	1,6

активно разрушающие клетчатку, чем грибы и актиномицеты, которые преобладали в ельнике-черничнике с мховым покровом. Такое различие в микрофлоре, разрушающей клетчатку, свидетельствует о различии состава растительных остатков. Биологическая активность и нитрификация сильнее в ельнике-кисличнике, чем в ельнике-черничнике.

А. И. Бурсова (1955), изучая микрофлору в разных типах ельников Ленинградской области, нашла почвы сложных ельников более богатыми по общему содержанию микроорганизмов и по числу физиологических групп по сравнению с почвами ельников-черничников и ельников-кисличников.

О. И. Пушкинская (1954) при исследованиях микрофлоры почв в разных типах леса (дубняке снытево-осоковом, дубняке липово-снытевом, дубняке полево-кленовом и язовнике лещиновом), приуроченным к различным условиям рельефа, также установила значительное различие в видовом и групповом составе микроорганизмов.

По данным Е. В. Рунова и С. В. Егоровой (1962), на темно-серых лесных почвах под дубняком осоковым микробиологические процессы несколько подавлены. В почвах дубняка по сравнению с ясенником осоковым и осинником осоковым редуцировано развитие флюоресцирующих бактерий и некоторых других микроорганизмов. Наоборот, ясень и осина способствуют обогащению почвы флюоресцирующими бактериями. Под дубом отмечается преобладание спорообразующих бактерий по сравнению с ясенем и осиной.

По данным Е. В. Рунова и Е. С. Кудриной (1954) и Е. В. Рунова (1960), в почвах под чисто дубовыми культурами микроорганизмов гораздо меньше, чем в почвах смешанных насаждений (табл. 91). Смешение дуба с кленом остролистым усилило деятельность микроорганизмов в почве больше, чем смешение его с ясенем пушистым.

Т а б л и ц а 91

Содержание микроорганизмов в черноземной почве под дубовыми и смешанными насаждениями разного породного состава (в тыс. на 1 г абс. сухой почвы, Рунов, 1960)

Лесная порода	Бактерии	Актиномицеты	Микроскопические грибы
Дуб	1365	1460	32
Дуб, клен остролистый, акация желтая	4049	2720	99
Дуб, ясень пушистый, акация желтая	2910	2265	59

Подбором пород с разными эколого-биологическими свойствами можно направленно изменить микробиологические процессы в лесных почвах и влиять на развитие основной породы.

Большее богатство некоторых групп микроорганизмов в почве под листовыми породами в сравнении с хвойными наблюдали в естественных древостоях на различных почвенных типах Чейз и Бэйкер (Chase a. Baker, 1954), Зимний (Zimny, 1960), Е. В. Рунов и С. А. Валева (1962), О. С. Терехов и М. Г. Еникеева (1964) и др.

Характер микронаселения определяется также породностью древостоев. Под разными породами различно соотношение физиологических групп микроорганизмов, каждая порода вносит свои оттенки в микробные сообщества. Обнаруживаются различия в микрофлоре почвы под отдельными видами древесных растений.

М. А. Глазовская (1953) установила различия в численности актиномицетов и плесневых грибов и в видовом составе бактерий и целлюлозо-

разлагающих микроорганизмов в почвах под древостоями ели тяньшаньской и ели обыкновенной. Существенные различия в почвообразовательном процессе автор объясняет различиями в составе золы указанных растений.

В почве под хвойными породами высшие грибы представлены более богато, чем под лиственными (табл. 92).

Т а б л и ц а 92

Количество обрывков гиф (в тыс. на 1 г сухой почвы) в почвенном профиле под чистыми насаждениями на выщелоченном черноземе (Рунов и Мишустина, 1960)

Глубина, см	Насаждения			
	дубовые	лиственничные	еловые	сосновые
0—10	460	520	2540	970
10—20	290	340	1200	450
20—30	180	200	460	200

На выщелоченном черноземе в почве под ельником обыкновенным число обрывков гиф было в 2—3 раза больше, чем в почвах под ельником Энгельмана. В почвах же под сосной обыкновенной и сосной веймутовой различия не наблюдались.

Отмеченные различия наиболее отчетливо проявляются в чистых насаждениях. По данным Рунова и Мишустинной (1960), в одновозрастных чистых насаждениях на выщелоченном черноземе бактериальная флора более обильно развивается в почвах под лиственными древостоями по сравнению с хвойными, а актиномицеты, наоборот, лучше под хвойными.

По содержанию бактерий к почвам лиственных пород приближается почва из-под лиственницы (табл. 93).

Т а б л и ц а 93

Состав микрофлоры почвы под хвойными и лиственными насаждениями (в тыс. на 1 г сухой почвы)

Насаждение	Общее количество бактерий		Общее число спорных бактерий	Флюоресцирующие бактерии	Желтопигментные бактерии типа <i>Ps. herbicola</i>		Микобактерии		Актиномицеты		Микроскопические грибы
	МПА	КАА			МПА	КАА	МПА	КАА	МПА	КАА	
Дубовое	2880	7400	314	980	170	630	235	431	111	1034	56
Березовое	3680	5700	356	890	390	430	263	245	121	1307	57
Еловое	1550	4300	252	340	80	70	108	390	207	1576	41
Сосновое	1700	3100	287	90	70	15	115	130	272	1915	42
Лиственничное . .	2950	6400	276	610	130	190	198	119	139	2252	37
Поляна	3730	6880	463	650	140	825	35	410	60	1815	70

Почвы под дубом и березой значительно богаче флюоресцирующими и желтопигментными бактериями, чем почвы хвойных лесов. Различия в биогенности почв между лиственными и хвойными породами прослеживаются и по ферментативной активности почв. Каталазная, сахаразная и пероксидазная активности выше в почвах под лиственными породами, чем под хвойными (Рунов, Мишустина, 1960; Рунов и Терехов, 1960).

Микробиологические процессы совершаются наиболее активно в верхних гумифицированных горизонтах почвы. По мере углубления в почву, число микроорганизмов интенсивно снижается. Распределение микроорганизмов по профилю почвы зависит от количества доступных для микроорганизмов органических и минеральных веществ, реакции почвенного раствора, водно-воздушного режима почвы и прочих факторов. В табл. 94 показана зависимость между запасом гумуса, рН и количеством микроорганизмов по профилю темно-серой лесной почвы в ясенево-снытевой дубраве.

Т а б л и ц а 94

Зависимость между запасом гумуса, кислотностью почвенного раствора и количеством микроорганизмов
(О. И. Пушкинская)

Горизонт	Глубина, см	Гумус, по Тюрину, %	рН водной вытяжки	Микроорганизмы, тыс. на 1 г сухой почвы		
				бактерии	грибы	актиномицеты
A ₀	0—3	62	7,4	109 850	934	17 700
A ₁	3—10	12,2	7,3	8 237	63	1 340
A ₁	10—20	5,5	6,8	12 220	51	975
A ₂	20—30	4,75	6,7	5 025	40	640
B ₁	30—40	4,0	6,8	1 926	23	355

Низкая микробиологическая активность в нижних горизонтах почвы зависит главным образом от уменьшения запасов доступных для микроорганизмов органических соединений и от изменения в неблагоприятную сторону воздушного режима почвы. Однако при вымывании в глубокие слои почвы водорастворимого органического вещества из подстилок и верхних горизонтов почвы наблюдается некоторое увеличение числа микроорганизмов (Timonin, 1935; Рыбалкина, 1957).

На распределение микрофлоры по профилю почвы большое влияние оказывают корни растений. Растение выделяет через корни некоторое количество органических соединений, а также сбрасывает корневые волоски. Это способствует размножению микроорганизмов и продвижению их в более глубокие горизонты почвы. По данным Рунова и Мишустинной (1960), в почве на глубине 2,5 м (горизонт С выщелоченного чернозема) было обнаружено 34 тыс. микроорганизмов, а в почве по ходу корней ели — 2106 тыс. на 1 г почвы. На расселение микроорганизмов почвы оказывают также большое влияние черви, насекомые и их личинки, землероющие грызуны и др. С. А. Самцевич с сотрудниками (1949) отмечают, что кротовины, червоточины и отмершие корни, встречающиеся в лесных почвах, содержат значительно больше микроорганизмов, чем нетронутый окружающий грунт.

Е. В. Рунов и И. Е. Мишустина (1960) обнаружили на глубине 30—70 см от 1,5 до 6 раз больше бактерий, чем в верхнем слое почвы. Такое повышение числа бактерий в нижних слоях почвы под 25-летними березовыми и еловыми насаждениями и на лесной поляне авторы объясняют деятельностью дождевых червей.

Напряженность микробиологических процессов в лесных почвах подвержена сезонным колебаниям. В разных почвенно-климатических условиях и при различном породном составе эти изменения не одинаковы.

Согласно данным Рунова и Валева (1962), в подзолистой почве под ельником-черничником и березняком с примесью ели при благоприятных

условиях тепла и влаги идет увеличение общего количества микроорганизмов во всех горизонтах от весны к осени. Наряду с увеличением осенью отдельных групп микроорганизмов (бактерий, актиномицетов и др.) возрастает удельный вес целлюлозоразлагающей бактериальной флоры и насыщенность почвы мицелием высших грибов. При неблагоприятных погодных условиях происходит снижение численности микроорганизмов в осенний период.

По данным Терехова и Еникеевой (1964), на дерново-подзолистой почве под ельником лециново-кисличным, дубняком волосистоосоковым и липо-дубняком волосистоосоковым численность микроорганизмов достиг

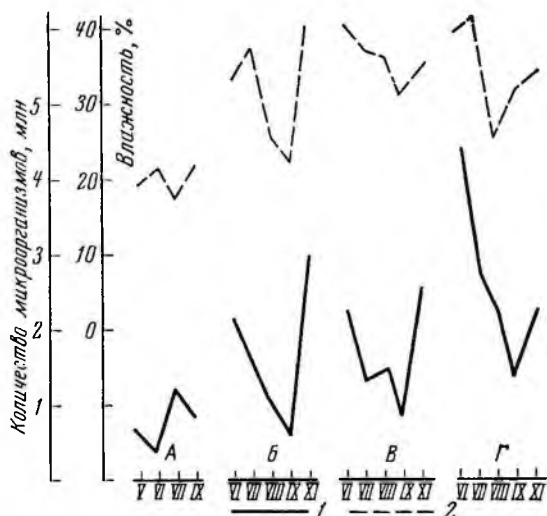


Рис. 63. Сезонные изменения микрофлоры и влажности в верхнем слое почвы по месяцам (по Терехову и Еникеевой)

1 — общее количество микроорганизмов; 2 — влажность почвы; А — сосняк; Б — ельник; В — дубняк; Г — липняк

гает максимума в июне и в ноябре. Изменения количества микроорганизмов коррелируются здесь с изменениями влажности почвы. Под сосняком рябиново-лециновым в этих же условиях максимум развития микроорганизмов отмечен в июле. В данном случае изменения количества микроорганизмов не совпадают с изменениями влажности почвы (рис. 63). Отдельные группы микроорганизмов в течение сезона развивались по-разному. Неспорообразующие бактерии максимального развития достигли в почве под липняком в июне, под ельником и дубняком — в ноябре, а под сосняком — в июле. Спорообразующие бактерии и актиномицеты достигли максимального количества в почвах под хвойными породами осенью, а под листовыми — ранним летом.

А. В. Рыбалкина (1957) обнаружила на дерново-подзолистых почвах под молодым дубовым лесом с осинкой, подростом ели и подлеском из лецины максимальное количество бактерий в августе. Под дубовым лесом и ельником-кисличником в тех же почвенных условиях максимальное количество бактерий наблюдалось в июне, а на сильно оподзоленной почве мертвопокровного ельника — в сентябре.

Т. В. Аристовская и О. М. Паринкина (1952), изучая микробные пейзажи железисто-гумусовых подзолов под смешанным лесом, обнаружили явные различия в микрофлоре в течение вегетационного периода. Весной и осенью, при достаточной влажности почвы, в изобилии обнаруживались различные формы бактерий, простейшие и микроорганизмы, аккумулирующие железо и марганец. Пышное развитие водорослей в микробных пейзажах наблюдалось осенью. В периоды летней засухи доминировали мицелии грибов и появлялись актиномицеты.

О. И. Пушкинская (1953), исследуя ежемесячно микрофлору темносерых лесных почв под ясенево-дубовым со снытью древостоем, обнаружила двухвершинность развития микроорганизмов за вегетационный период (табл. 95). Высокое содержание микроорганизмов в горизонте А₁ в апреле сменялось резким снижением в мае со следующим повышением

в августе. Такая же картина наблюдалась в развитии бактерий. Почти обратная закономерность отмечена для актиномицетов и микроскопических грибов в этих почвах. Количество актиномицетов и грибов меньше в апреле, чем в мае, а максимальное количество их наблюдалось в июле — для актиномицетов и в июне — для грибов. В горизонте A_2 после весеннего спада численности бактерий повышение их количества не наблюдалось. Наибольшее количество актиномицетов обнаружено в этом горизонте в апреле и июле, а численность микроскопических грибов в течение сезона не изменялась. Максимальное количество бактерий в горизонте B_1 обнаружено в июне, актиномицетов — в мае и микроскопических грибов — в августе.

Т а б л и ц а 95

Динамика развития микроорганизмов в горизонте A_1 на темно-серых лесных почвах в ясенево-дубовом со снытью древостое

(в тыс. на 1 г сухой почвы)

(О. И. Пушкинская)

Время исследований	Влажность, %	Бактерии	Актиномицеты	Микроскопические грибы	Сумма микроорганизмов
Апрель	Нет данных	65 232	11 382	67	76 681
Май	25	5 440	12 814	132	18 386
Июнь	20	12 937	7 140	177	20 254
Июль	20	7 405	14 624	83	22 112
Август	22	25 210	9 962	107	35 279
Сентябрь	18	7 280	3 604	111	10 994

По исследованиям Фехера (Feher, 1933), в суглинистых почвах хвойных и широколиственных лесов Финляндии максимальное количество бактерий было летом, причем изменения численности отдельных физиологических групп бактерий не совпадали с изменениями общего количества бактерий. Количество азотфиксирующих бактерий повышалось в конце лета и осенью, нитрифицирующие бактерии имели два максимума: первый — весной, второй — осенью, а количество денитрифицирующих бактерий изменялось обратно нитрифицирующим. При одинаковых условиях температуры и осадков наблюдались некоторые различия в числе бактерий между почвами лиственных и хвойных древостоев. Клетчаткоразлагающие бактерии в хвойных лесах развивались в максимуме ранней весной, а в почвах лиственных пород в летние месяцы.

Из приведенных данных видно, что сезонные колебания численности микроорганизмов различны в разных почвенно-климатических зонах и не одинаковы под хвойными и лиственными древостоями в одной и той же зоне. Сезонные колебания количества микроорганизмов связаны прежде всего с изменениями экологических и физико-химических свойств почвы (главным образом, с влажностью их и температурой). Большое значение имеют также интенсивность корневых выделений, периодичность корневого отпада и опада листьев и хвои, которые служат почвенным сапрофитным микроорганизмам источником питания.

В условиях влажных тропиков, по данным Корбе, в лесных почвах не обнаружены сезонные изменения в численности бактерий и грибов.

Высшие растения могут также влиять на количество микроорганизмов, изменяя бактерицидные свойства корней и почвы.

ТОКСИКОЗ ЛЕСНЫХ ПОЧВ

Определенную роль в жизни как растений, так и микроорганизмов лесного биогеоценоза играет токсикоз почв. Токсикоз лесных почв изучен весьма слабо. Значительно детальнее, но все же еще недостаточно изучено почвоутомление под сельскохозяйственными культурами и плодовыми деревьями. Между тем с проблемой токсикоза лесных почв связаны весьма существенные теоретические и практические вопросы лесоводства. Выявление и изучение токсикоза почв под древесными растениями способствуют расшифровке сложных взаимодействий между отдельными компонентами леса, в частности между древесными растениями, почвой и микроорганизмами. Исследование токсических свойств почвы в некоторых ценозах помогает выявлять сущность процесса возобновления леса и смены древесных пород. Следует отметить также, что токсикоз почв может быть одним из проявлений воздействия леса на почвы.

Токсикоз почв свойствен далеко не всем типам почв и леса, но в отдельных случаях, при определенных условиях и при определенном взаимодействии компонентов он может наблюдаться.

В лесном биогеоценозе токсичность почв проявляется гораздо яснее, чем в почвах под травяной растительностью, тем более в окультуренных почвах. Наиболее резко токсичность почв выражена в подзолистой зоне, причем почвы под лесом токсичнее, чем почвы не лесные. Вид древостоя оказывает существенное воздействие на степень токсичности почвы. Наиболее токсична для микробов (азотобактера) и травянистых растений (пшеницы, свеклы) подзолистая почва из-под ельника, меньше — из-под сосны и осины. Слабо токсичны или совсем нетоксичны почвы под березой и дубом. После вырубки леса и вспашки почвы становятся менее токсичными (Красильников и др., 1955). Более сильную токсичность лесных почв по сравнению с почвами из-под трав или с обрабатываемыми почвами отмечают также М. Рейнер и В. Нельсон-Джонс (1949), Е. В. Рунов, М. Г. Енижеева (1959) и др. Различия в степени токсичности почв в зависимости от вида древостоя наблюдала Р. А. Жукова (1959), изучая токсикоз почв Кольского полуострова в отношении целлюлозных аэробных бактерий. Подзол железистый, развивающийся под угнетенными сосняками с лишайниковым покровом, слабо токсичен. Такой же подзол, но формирующийся под березовым криволесяем с примесью ели, можжевельника, а также вереска, брусники и черники, содержит много токсических веществ, угнетающих развитие целлюлозных аэробных бактерий. Дерново-луговые почвы Кольского полуострова, согласно ее данным, почти нетоксичны. Большинство низинных болот слабо или совсем нетоксичны, в противоположность им верховые болота и переходные, близкие к ним, сильно токсичны.

Токсичность черноземных почв в отношении азотобактера и пшеницы под лесными культурами в зоне сухих степей установлена Руновым и Енижеевой (1959). Под чистыми дубовыми насаждениями токсичность черноземов выше, чем в смешанных культурах (дуб + ясень + акация). В зоне сухих степей отмечается возрастание токсичности почвы в засушливый период и снижение при ее увлажнении. Токсичность черноземов проявлялась в отношении как азотобактера, так и проростков высших растений.

В распределении токсичности по профилю почвы определенной закономерности не наблюдается. Рейнер и Нельсон-Джонс указывают, что токсичность почв для грибов наблюдается в слое до 30 см, ниже — исчезает.

Е. П. Громыко (1960) в подзолистых почвах наблюдала наибольшую токсичность в слоях 30—60 см. На неравномерность распределения токсичности по профилю указывает также Р. А. Жукова (1960). По ее данным в подзолистой зоне в большинстве случаев токсичны верхние горизонты почв.

Токсичность может также изменяться в течение вегетационного сезона. Громыко отмечает сильную токсичность подзолистой почвы в отношении азотобактера весной и в начале мая и снижение ее к осени. Рунов и Еликеева отмечали большую токсичность черноземов сухой степи в засушливый период по сравнению с периодами увлажнения. По данным Н. А. Красильникова с сотрудниками, в подзолистых почвах токсичность выражена в летне-осенние месяцы. Поздней осенью и зимой она снижается, а к весне доходит до минимума. Рейнер и Нельсон-Джонс отмечают максимум токсичности осенью и зимой, в периоды наибольшего увлажнения почвы.

Все это говорит о том, что природа токсических веществ почвы, их свойства и происхождение могут быть весьма различны. Они зависят от особенностей почвы, характера растительного покрова, микропасселения почвы, климатических условий и т. д. Токсичность может быть обусловлена веществами растительного или микробного происхождения, а также некоторыми минеральными веществами. В почвах, имеющих низкий рН, токсичность в отношении микроорганизмов обуславливается присутствием солей Fe и Al (Katznelson, 1940; Громыко, 1960).

М. Рейнер и В. Нельсон-Джонс показали, что токсичность почв Уэрхемского лесничества (Англия) связана с образованием и накоплением сероводорода в результате жизнедеятельности сульфатредуцирующих бактерий. Образующийся сероводород угнетает как развитие грибов-микоризообразователей, так и рост семян сосны, вследствие чего лесоразведение на этих почвах оказалось неудачным. Наблюдалось угнетение лесных культур. Токсичность почв, обусловленная накоплением значительного количества H_2SO_4 , была установлена Сабрамони (Subramony, 1960) для кислых торфяных почв Кералы (Индия). Оказалось, что эти почвы, подпочва и коренные породы отличаются высоким содержанием серы. Сопоставление результатов химических анализов различных форм серы и бактериологических исследований позволило сделать вывод об интенсивном бактериальном окислении серы и ее производных в этих почвах.

Исследования Дюшофура и Руссо (Duchaufour, Rousseau, 1959) в пихтовых и еловых насаждениях гористых районов Вогез и Юры (Восточная Франция) показали, что отравление семян хвойных пород определяется повышенным содержанием марганца в почвах. Явление токсикоза наблюдалось как на кислых почвах (рН 3,4—4,7), так и при рН почвы 5,0—6,4. В последнем случае на материнской породе, богатой Са, явления токсикоза отмечаются реже. Мощный травянистый покров, особенно злаковый, усиливает токсикацию семян, в то время как покров из мхов ее ослабляет. Авторы рекомендуют при лесовозобновлении удалять травяной покров и полосами снимать токсичный гумусовый слой почвы.

Другими исследователями токсичность лесных почв связывается с органической частью почвы, с токсическими свойствами ее гумуса.

Токсичность лесного перегноя по отношению к грибку *Pythium ultimum* обнаружил Микола (Micola, 1952). Наиболее резко токсичность была выражена в экстрактах из перегноя из-под сосны, затем из-под бука и слабее всего из-под березы.

Бублиц (Bublitz, 1954) считает, что в почве хвойных лесов образуются органические вещества, тормозящие микробиологические процессы и гумификацию почвы. Методом хроматографии он установил, что токсические вещества гумусовых фракций более активны, чем токсические вещества хвои. Природа токсических веществ гумуса точно не установлена, автор относит их к терпенам. Антимикробные вещества гумуса накапливаются частично из хвои, а частично образуются во время процесса гумусообразования.

Разложение токсических веществ хвои и образование токсических веществ гумуса связано с жизнедеятельностью грибов.

Токсичность водных вытяжек из гумусового слоя лесных почв исследовал Р. Моро (Moreau, 1959). Он изучил влияние водной вытяжки из почвы старого (200 лет) пихтового леса на прорастание семян и на микрофлору молодых лесных пихтовых почв. Оказалось, что вытяжка из почвы старого леса обладает токсическим действием. Прорастание семян кресс-салата на такой вытяжке снижалось на 15% по сравнению с контролем. Вытяжки из почв старого пихтового леса, а также букового леса заметно подавляли развитие микрофлоры почв молодого леса. Автор связывает наблюдающиеся различия с составом гумуса.

Токсические свойства некоторых почв в значительной мере обуславливаются, по-видимому, биологическими факторами. Ряд исследователей (Воробьева и Щепетильникова, 1936; Горленко, 1946; Красильников, 1946; Красильников и др., 1955; Dobbs a. Hinson, 1953) рассматривал токсикоз как результат накопления в почве токсических микроорганизмов и продуктов их жизнедеятельности.

Согласно Н. А. Красильникову, токсикоз почв в значительной степени обусловлен деятельностью микробов-ингибиторов, продуцирующих токсические вещества, способные накапливаться в почве. Продуцентами таких веществ могут быть бактерии, грибы и актиномицеты. Токсичность дерново-подзолистых почв обусловлена развитием токсических видов грибов, относящихся главным образом к роду *Penicillium*. Токсичны также некоторые виды родов *Fusarium* и *Trichoderma*.

Заслуживает внимания и старая теория токсикоза почв, основывающаяся на возможности насыщения почвы токсическими веществами, продуцируемыми самим растением в процессе его роста (De Candoll, 1913; Ищереков, 1810; Rippel, 1936; Мишустин и Наумова, 1955; Winter, 1952; Martin, 1948, 1958). Источниками токсических веществ в почве служат в этом случае отпад корней, корневые выделения, опад листьев, коры и прочие растительные остатки. Насыщение почвы токсическими веществами из растений связано с монокультурой и поэтому вплотную переплетается с проблемой почвоутомления. Почвоутомление в основном изучалось в связи с длительным бессменным возделыванием сельскохозяйственных культур.

В лесоводстве же проблема почвоутомления почти не затронута, хотя в настоящее время выявляются факты, свидетельствующие о возможности почвоутомления и под древесной растительностью. Утомление почвы зачастую наблюдается под плодовыми деревьями.

Так, Кеммер (Kemmer, 1935) наблюдал утомление почвы, несколько раз бывшей под посадками яблони. У молодых яблонек на такой почве через два года прекратился верхушечный рост. После пересадки больных деревьев на здоровую почву эти явления исчезли. Почвоутомление известно и в отношении других пород: вишни (Bronsart, 1949), цитрусовых, ижжира, а также персика. В Калифорнии и Канаде часто сталкиваются с большими затруднениями при возобновлении старых персиковых садов. Молодые персиковые деревца на старых почвах испытывают угнетение, а иногда погибают совсем. Внешние патологические признаки заключаются в замедленном росте, подавленности, хлорозе.

Патрик (Patrick, 1955) убедительными опытами продемонстрировал взаимосвязь между химическим составом персиковых растений и токсическим эффектом почвы персиковых садов.

Применение минеральных удобрений, микроэлементов в разных количествах и комбинациях не снимает почвоутомления. Внесение в целинную почву корней персика приводит к угнетению его роста.

Существует ряд других гипотез, указывающих иные причины почвоутомления (обеднение почвы элементами питания растений, накопление в почве фитопатогенных организмов, нематод и т. д.). Очевидно, в зависимости от условий причины могут быть различные.

Токсичность почв в дубовых насаждениях и древостоях изучалась Е. В. Руновым с сотрудниками (1956, 1963) в связи с возобновлением, сменой пород и посадкой дуба в лесостепной и степной части Советского Союза. Исследования проводились в зоне сухой степи на обыкновенных малогумусных черноземах (Деркуль, Луганская область) и в дубовых древостоях различного возраста на темно-серых лесных почвах (Теллермановское лесничество, Воронежская область).

Корни дуба, так же как и надземные его части, содержат фитонцидные вещества, угнетающие развитие многих микроорганизмов и развитие проростков семян высших растений (Рунов, Егорова, 1958; Егорова, 1962; Рунов, Еникеева, 1963). Токсическое действие этих веществ связано, по-видимому, с наличием фенольных соединений, входящих в состав дубильных веществ. Попадая в почву, эти вещества либо сами по себе, либо после их разложения микроорганизмами могут накапливаться в почве, обуславливая тем самым ее токсичность. В засушливой зоне сухих степей и лесостепи периоды засухи способствуют закреплению токсических веществ в почве, в то время как в увлажненный период они разрушаются почвенными микроорганизмами. Действительно, как показали исследования, наибольшая токсичность почвы наблюдалась в периоды засухи, с увлажнением почвы она падала.

Следует отметить, что в дубовых насаждениях и древостоях весьма существенную роль в токсикозе почв играет активность и численность микрофлоры. Анализируя данные по микрофлоре подстилок, почвы и ризосферы лиственных пород, легко заметить, что под дубом микроорганизмов, как правило, меньше, чем под другими породами — березой, ясенем, осиной и т. д. Меньше развита микрофлора и в чистых дубовых насаждениях по сравнению со смешанными (дуб + ясень + акация). Такая депрессия микрофлоры также свидетельствует о возможности токсического воздействия дуба на почву при определенных условиях.

Заслуживает внимания тот факт, что с увеличением возраста дубравы токсичность почв возрастает (Рунов, Егорова, 1963). Это наблюдается как по отношению к микроорганизмам, так и, что особенно важно, к сеянцам дуба. Наблюдения за развитием сеянцев на почвах из-под дубов разного возраста (25, 52, 70, 220 лет) показали, что, по мере увеличения возраста дуба, угнетение роста сеянцев усиливается. Проявляющийся в старых дубравах токсикоз почв может быть одним из факторов, ограничивающих естественное возобновление дуба.

Все изложенное указывает на сложность характера токсикоза почв. В зависимости от условий может проявляться та или иная форма токсикоза или он может отсутствовать совсем. Токсикоз может быть эфемерным, и только на каком-то отрезке времени будет проявляться его тормозящее рост растений и микробов действие. В каждом отдельном биогеоценозе он будет проявляться по-разному. Под влиянием промывания почвы тальными водами, заморозков, иссушения, а в некоторых случаях, наоборот, увлажнения почвы, внесения органического вещества, извести токсичность периодически может снижаться или сниматься совсем. Для понимания взаимодействия леса с почвой и микрофлорой дальнейшая расшифровка существа токсикоза имеет большое значение.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ И ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Климатические условия и тип почвы являются весьма существенными моментами, определяющими состав микрофлоры и направленность микробиологических процессов в лесных почвах. Наряду с этим мощным фактором воздействия на микрофлору является лесной фитоценоз, веду-

щая роль в котором принадлежит древесным растениям. Под влиянием различной древесной растительности в почве формируется своеобразное микробное население, в характере которого находят свое отражение состав древостоя, тип леса, возраст и т. п.

За последние годы накоплена масса фактов, выявляющих специфическое воздействие растений на микрофлору почвы. Наряду с физико-химическими свойствами почвы, содержанием органических и минеральных питательных веществ, климатическими условиями большое значение в отборе микроорганизмов имеют растения.

При исследовании микрофлоры лесных почв отмечаются определенные закономерности распределения микроорганизмов в зависимости от породного состава древостоев в одних и тех же почвенно-климатических условиях. Это свидетельствует о том, что обмен вещества и энергии в лесном биогеоценозе между растением, почвой и микроорганизмами находится в прямой зависимости от вида древесной растительности. Неодинаковый качественный и количественный состав микрофлоры под различными древесными породами свидетельствует также об определенной направленности в почве процессов гумификации и превращения минеральных веществ в различных древостоях, что, несомненно, отражается на процессах образования лесных почв и питания растений.

Наиболее отчетливо воздействие лесной растительности на микрофлору проявляется в специфике микробного населения подстилок и ризосферы древесных растений. Лесные подстилки и корневые системы древесных растений являются ведущими факторами в создании своеобразных микробных ценозов в лесных почвах, так как, благодаря скоплению массы органического вещества, здесь разыгрываются основные микробиологические процессы. Нельзя не рассматривать и другой стороны этого явления, а именно роли микроорганизмов в разложении растительных остатков и влиянии микрофлоры на рост растений. В подстилках и ризосфере древесных пород под воздействием микроорганизмов совершаются основные превращения органических и минеральных веществ.

Следует отметить, что имеется сравнительно немного данных о взаимном влиянии древесных пород и микроорганизмов. Значительно больше известно о взаимоотношениях микроорганизмов и травяных (главным образом, сельскохозяйственных) растений. Выяснение взаимосвязи между микробами и древесными растениями поэтому во многом основывается на аналогиях с травяной растительностью, однако закономерности для древесных растений могут быть совершенно иными.

МИКРОФЛОРА ЛЕСНЫХ ПОДСТИЛОК

Запасы и свойства лесных подстилок постоянно изменяются как в течение вегетационного периода, так и с возрастом древостоя, подвергаясь постоянному воздействию ряда факторов, среди которых микробиологические процессы имеют весьма существенное значение.

Значительная часть органического вещества, создаваемого зеленой массой древесных растений, возвращается в почву с опадом листвы, хвои, ветвей, плодов, с отпадом корней и с различными выделениями при жизни растений. Все это подвергается минерализации и трансформации различными представителями микрофлоры, состав которой определяется биохимическими особенностями той или иной древесной породы, характерной для определенного биогеоценоза. В результате жизнедеятельности микроорганизмов осуществляется разложение больших запасов органического вещества подстилок, вследствие чего почва обогащается минеральными питательными элементами, скоростью и периоды поступления которых зависят от условий и степени разложения подстилок под воздействием мик-

рофлоры. При разложении подстилок образуются также разнообразные органические продукты, изменяющие состав гумусовых веществ почвы.

Микробное население подстилок весьма своеобразно и характеризуется иными качественными и количественными показателями, чем микрофлора почвы. На 1 г сухого вещества подстилок приходится в десятки и сотни раз больше микроорганизмов, чем на соответствующую навеску почвы. Наряду с бактериями, составляющими основную группу микроорганизмов, здесь обильно развиваются микроскопические и высшие грибы, актиномицеты, водоросли, простейшие, а также ряд беспозвоночных животных. Для всех этих организмов подстилка служит источником питательных элементов, необходимых для их конструктивного и энергетического обмена веществ. В зависимости от биохимического состава подстилок и почвенно-климатических условий подстилки будут заселяться специфическими видами микроорганизмов и вследствие этого их разложение пойдет по определенному типу и с определенной скоростью.

Наибольшие различия в микрофлоре подстилок наблюдаются между листовыми и хвойными породами, весьма отличающимися друг от друга по составу как органических веществ, так и зольных элементов. В одновозрастных (25-летних) насаждениях на выщелоченном черноземе (Орловская область) были проведены детальные сравнения микрофлоры подстилок под елью, сосной, лиственницей, дубом и березой (Рунов и Мишустина, 1960).

По общему содержанию бактерий первое место занимает березовая подстилка; по сравнению с ней дубовая подстилка значительно беднее микроорганизмами. Среди хвойных пород наименьшая численность бактерий обнаруживается в подстилках ели и сосны, лиственница же приближается к листовным породам (табл. 96).

Т а б л и ц а 96

Содержание микроорганизмов в подстилках разных лесных насаждений
(в тыс. на 1 г абс. сухого вещества)
(Рунов и Мишустина, 1960)

Насаждение	Общее количество микроорганизмов	Неспорообразующие бактерии	Споры бактерий	Актиномицеты	Микроскопические грибы	Соотношение, %			
						неспорообразующие бактерии	споры бактерий	актиномицеты	грибы
Дуб	84 388	77 200	258	6150	780	91,5	0,30	7,3	0,9
Береза	240 764	236 200	104	2200	2260	98,1	0,04	0,9	0,9
Ель	44 414	35 680	736	7500	498	80,3	1,60	16,9	1,1
Сосна	35 351	30 170	529	3900	752	85,3	1,50	11,0	2,1
Лиственница . . .	185 944	175 600	1352	7800	1192	94,4	0,70	4,2	0,7

Наиболее многочисленной группой, участвующей в разложении лесных подстилок, являются неспорообразующие бактерии. Они составляют 80—90% от общего числа микроорганизмов. Наибольшее количество неспорообразующих форм населяет подстилку листовых насаждений, бактериальная флора которых в 2—7 раз превышает количество бактерий под елью и сосной. Под хвойными породами возрастает число спорообразующих бактерий и актиномицетов. Наибольшее количество актиномицетов обнаруживается в еловой и сосновой подстилке, наименьшее — в березовой. В отношении микроскопических грибов наблюдается обратная картина.

Микрофлоры подстилок различных пород различаются как по общей обсемененности, так и по соотношению отдельных видов и групп.

В подстилке березы и лиственницы относительно богато представлены желто-пигментные бактерии типа *Pseudomonas herbicola* и флюоресцирующие бактерии, а также микобактерии. Под дубом сравнительно мало желто-пигментных бактерий и микобактерий. Под елью и сосной представители этих трех групп встречаются редко. В указанных насаждениях происходит также отбор специфических форм микроскопических грибов. Одна из наиболее специфических групп — пенициллы. Наряду с этим под березой встречаются в большом количестве *Cladosporium*, под лиственницей — пикнидиальные грибы, под сосной — *Trichoderma*.

В зоне широколиственных лесов микрофлора подстилок также существенно различается в зависимости от деревьев. Как правило, наиболее богата микроорганизмами подстилка ясеня и гораздо беднее — дуба (Визир, 1956; Рунов и Егорова, 1962). Различия отмечаются как в количественном, так и в качественном отношении.

Степень заселенности микроорганизмами подстилок различных лиственных пород коррелирует с освобождением зольных элементов. Особенно быстро минерализуется богатая основными элементами питания (N, P, K, Ca) подстилка ясеня (Утенкова, 1956, Nykvist Nil., 1959a; Gilbert, Voscock, 1960) и березы (Micola, 1960). В подстилке дуба большинство зольных элементов до лета неподвижно и только летом увеличивается скорость их минерализации.

Разложение смешанных подстилок и выщелачивание из них минеральных элементов идет быстрее, чем подстилок из одних листьев дуба (Утенкова, 1956; Похитон, 1958). Медленно минерализуются подстилки хвойных — сосны и ели (Micola, 1960; Nykvist, 1959b).

Количество микроорганизмов в подстилках весьма варьирует в зависимости от почвенно-климатических условий местоположения леса. Следовательно, и скорость разложения подстилок одной и той же древесной породы будет различна в различных биогеоценозах (табл. 97).

В умеренно увлажненных условиях с достаточным количеством тепла в подстилках дуба отмечается сильное развитие микрофлоры, при недостатке влаги (в более южных районах) подстилка дуба менее заселена микроорганизмами. Влияние продуктов разложения подстилок на почву

Т а б л и ц а 97

Количество микроорганизмов в лесных подстилках на различных почвах
(количество микроорганизмов, растущих на МПА в тыс. на 1 г сухого вещества.
Средние данные)

Типы почвы	Д у б		Е л ь		Автор
	подстилка	почва	подстилка	почва	
Подзолистая (Вологодская обл.)	—	—	4 886	716	Е. В. Рунов, 1962
Дерново-подзолистая (Московская обл.) . .	127 342	1292 *	54 638	1092 *	Он же
Выщелоченный чернозем (Орловская обл.) .	84 388	2480	44 414	1681	»
Темно-серая лесная (Воронежская обл.)	67 400	2505	—	—	О. И. Пушкинская, 1954
Обыкновенный чернозем (Луганская обл.) .	21 345	1104	—	—	Е. В. Рунов, 1954
Южный чернозем (Кировоградская обл.) . .	11 434	1256	—	—	А. П. Визир, 1958

я на питание растений, очевидно, совершенно различно, и поступление их, обусловленное развитием микрофлоры, протекает с различной интенсивностью. Что касается подстилок хвойных (ели), то, несмотря на достаточное количество влаги в северных районах, обсемененность подстилок здесь невелика. Очевидно, в этом случае лимитировать развитие микрофлоры в подстилках будут иные факторы — недостаток тепла, короткий вегетационный период и т. д.

Численность и видовой состав микроорганизмов в лесных подстилках значительно изменяется в течение вегетационного периода, что обуславливает неравномерный ход разложения подстилок и неравномерное поступление продуктов минерализации в почву. Это связано, с одной стороны, с периодичностью поступления свежей органической массы (опада) и последующих стадий ее разложения, с другой стороны, с температурным режимом и режимом влажности, характерными для той или иной географической зоны.

Для северных районов характерным является подавленность микробиологических процессов в подстилках в начале вегетации растений — в весенние месяцы (табл. 98). Разложение подстилок совершается за счет осеннего развития микрофлоры, что связано с поздним прогреванием почвы.

Т а б л и ц а 98

Сезонная динамика микрофлоры подстилок на подволистой почве Вологодской обл.
(Рунов и Валева, 1962)
(в тыс. на 1 г сухого вещества)

Тип почвы	Время отбора	Горизонт	Неспорообразующие бактерии	Спорообразующие бактерии	Актиномицеты	Микроскопические грибы †	
Торфянисто-перегнойная почва	Июнь	A' ₀	44 689	79	2 625	132	
		A'' ₀	10 228	38	552	27	
То же	Август	A' ₀	106 835	23	6 309	9,7	
		A'' ₀	15 687	31	1 825	1,8	
»	Сентябрь	A' ₀	141 348	144	14 495	165	
		A'' ₀	27 585	111	4 550	28	
Подзолистая почва	Июнь	A ₀	2 028	10	52	36	
		Август	A ₀	16 407	6	1 398	83
			A ₀	17 172	110	1 944	181

На южных границах распространения ели разложение подстилок, сопровождающееся максимальным развитием микрофлоры, протекает в весенние месяцы и начале лета.

В разложении подстилок дуба на темно-серой лесной почве Воронежской области в течение всего вегетационного периода принимают участие бактерии. Однако к осени значительно возрастает количество микроскопических грибов (с 250 тыс. на 1 г почвы в апреле до 1504 тыс. в сентябре) и актиномицетов (с 70 780 тыс. в апреле до 324 460 тыс. в сентябре) (Пушкинская, 1953).

В более южных районах (Луганская область) на обыкновенных малогумусных черноземах бактериальное разложение подстилок в дубовых насаждениях происходит в основном в весенние месяцы (табл. 99). К осени количество бактерий падает, но возрастает количество актиномицетов (Рунов, 1954).

В зоне широколиственных лесов осенью после листопада в подстилках повышается количество бактериальной флоры, в частности неспорообразующих бактерий (Рунов, 1954; Визир, 1956). Их массовое развитие

Сезонная динамика микрофлоры в подстилке лесных насаждений
на обыкновенном черноземе
(в тыс. на 1 г подстилки)
(Рунов, 1954)

Характер древостоя	Периоды отбора проб	Общее количест-	Неспорообразую-	Общее число спор	Актиномицеты	Микроскопические грибы	Микроорганизмы разлагающ. клетчатку, % отобс-тания комочков
		во бактерий на 1 г почвы	щие бактерии				
Лесной массив, 15—16 лет, ясень, дуб, акация желтая	Весна	52 731	51 273	337	35 356	537	100
	Засушливый период	43 222	43 181	127	22 663	307	50
	После дождей	23 699	22 121	487	44 351	138	20
Лесная полоса, 48—50 лет, дуб, ясень	Весна	53 376	52 816	269	19 918	537	100
	Засушливый период	37 807	37 722	68	12 602	192	10
	После дождей	32 071	31 018	265	25 645	409	15

связано с поступлением свежего органического вещества (с опавшими листьями) и с увеличением влажности. Увеличение количества актиномицетов в подстилках разных насаждений осенью отмечается также на выщелоченном черноземе Орловской области и в лесных подстилках на подзолистых почвах Вологодской области.

Летом не только изменяется общее количество микроорганизмов и отдельных физиологических групп, но и видовой состав микроорганизмов внутри одной и той же группы. Так, например, на выщелоченном черноземе грибной процесс разложения подстилок на разных стадиях осуществляется различными видами микроскопических грибов. Количество микроскопических грибов максимально в летний период, весной и осенью оно уменьшается. Весной, в первые фазы развития микрофлоры, в подстилках хвойных и лиственных встречаются дрожжевидные формы и пикнидиальные грибы типа *Phoma*. Летом, в период максимального развития грибной флоры, преобладают виды родов *Penicillium* и *Cladosporium*. Мукоровые грибы развиваются преимущественно поздней осенью. Тенденция развития микроскопических грибов на определенных этапах разложения растительных остатков объясняется их физиологическими особенностями. Представители рода *Penicillium* энергично разлагают клетчатку (Халабуда, 1948), в то время как мукоровые способны расщеплять сравнительно нестойкие органические соединения и белки и очевидно, как предполагает В. Я. Частухин, развиваются за счет продуктов микробного синтеза. Сходную схему смены видов микроскопических грибов наблюдал В. Я. Частухин (1948) при исследовании разрушения колод в еловых и сосновых лесах.

Можно полагать, что фазам максимального развития определенных групп микроорганизмов соответствуют определенные стадии разложения подстилки. Основанием этому служит известное положение о смене групп микроорганизмов при разложении растительных остатков: сначала развиваются плесневые грибы и неспорообразующие бактерии, их сменяют спорообразующие бактерии, далее целлюлозные миксобактерии и, наконец, актиномицеты (Кононова, 1951).

В результате изменения численности микроорганизмов и их видового состава при разложении подстилок в течение вегетационного периода на-

блюдается и неравномерность освобождения минеральных элементов из подстилок различных древесных пород (Степанов, 1929, 1940; Шумаков, 1941; Boswell, 1956; Nykvist, 1959a, в; Словиковский, 1960 и др.).

Разложение подстилки микроорганизмами по-разному протекает по всей ее толще. Верхние и нижние слои подстилок хвойных и лиственных лесов значительно отличаются друг от друга по водно-воздушному режиму, по содержанию зольных элементов, и по содержанию и формам органического вещества. Процесс минерализации органического вещества идет параллельно с изменением микрофлоры подстилок от верхних слоев к нижним.

В хвойных насаждениях на выщелоченном черноземе верхний слабо разложившийся слой подстилок заселяется в основном бактериальной флорой: флюоресцирующими и желтопигментными бактериями (типа *Pseudomonas herbicola*), микобактериями. По-видимому, эти формы начинают разложение хвои, богатой, наряду с обычными органическими и минеральными соединениями, также смолами, терпенами и т. д., недоступными большинству микроорганизмов. В нижних гумифицированных слоях подстилок возрастает численность актиномицетов, микроскопических грибов и спорообразующих бактерий (табл. 100), появляются нитрифицирующие бактерии. Отмечается также изменение видового состава микроорганизмов по слоям подстилок. Разложение клетчатки в верхних слоях

Т а б л и ц а 100

Микрофлора разных слоев подстилок в хвойных насаждениях
(в млн. на 1 г абс. сухого вещества) (Рунов, Мишустина, 1960)

Микроорганизмы	Ель обыкновенная		Сосна обыкновенная	
	А',	А'',	А',	А'',
Число бактерий (МПА)	28,35	8,85	9,12	3,72
Споры бактерий ¹ (МПА + сусло- агар)	0	0,13	0	0,11
Желтопигментные бактерии типа <i>Ps.</i> <i>herbicola</i>	0,26	1,32	0,60	0,03
Флюоресцирующие бактерии	13,91	5,52	2,04	1,32
Микобактерии	1,30	0,24	1,32	0,36
Актиномицеты	1,60	8,28	0,24	0,72
Микроскопические грибы	0,12	0,24	0,34	0,63
Нитрифицирующие бактерии (титр)	0	0,1	0	0,01
Число обрывков гиф грибов	1,35	6,30	1,45	4,32

протекает замедленно. Основная масса целлюлозоразрушающих микроорганизмов (бактерий, грибов, актиномицетов) находится в нижних слоях подстилок хвойных. Интенсивное разложение клетчатки в нижних слоях подстилок отмечает также Голли (Golley, 1960). Для развития разлагающих клетчатку бактерий необходимо наличие легкоподвижных форм азота в субстрате.

Следует отметить, что в нижних слоях подстилок обильно развит мицелий высших грибов; в верхних слоях его в несколько раз меньше. Различным слоям подстилок свойственны определенные виды микроскопических грибов (Брежнев, 1950б; Шилова, 1951; Kendrick, 1958). Брежнев, изучая микрофлору заповедника «Лес на Ворскле», обнаружил в верхних слоях *Miscor* и *Rizopus*, на глубине — *Tieghemella* и *Zygorhynchus*. Кендрик в неразложившемся слое подстилки сосны отмечает преобладание

Lophodermium pinestris, в слабо разложившемся — то же, в сильно разложившемся — *Trichoderma* и *Penicillium*.

В результате жизнедеятельности микроорганизмов и последовательной смены микрофлоры, отражающейся в послойном ее распределении, органические и минеральные вещества опада и подстилок претерпевают существенные изменения. При переходе от опада к подстилке и к минеральным горизонтам почвы органическое вещество обедняется подвижными фракциями, становится консервативнее, уменьшается отношение С к N (Рунов, Соколов, 1958) (табл. 101).

Т а б л и ц а 101

Биохимический состав органического вещества подстилок различных древесных насаждений на выщелоченном черноземе
(в % на сухое беззольное вещество, Рунов и Соколов, 1958)

Подгоривонт или горизонт	Воднорастворимые соединения				Воско-смолы	Геми-целлю-лоза	Клет-чатка	Негидро-лируемый остаток	Белковые вещества	Сумма
	сухой остаток (обеззоленный)	в том числе								
		сахаров	С	N						
<i>Лиственница</i>										
A ₀	7,84	1,46	4,24	0,155	7,33	15,04	18,29	36,79	8,28	93,57
A ₁₀	5,98	0,26	2,92	0,158	5,07	14,98	15,16	43,43	9,85	94,47
<i>Ель</i>										
A ₀	9,86	0,46	5,21	0,181	6,00	15,38	17,64	32,30	6,57	87,75
A ₁₀	9,70	0,57	4,74	0,293	4,15	13,86	11,39	37,95	11,59	88,04
<i>Сосна</i>										
A ₀	8,87	1,31	4,81	0,150	9,83	15,09	13,13	34,47	6,35	89,74
A ₁₀	8,14	0,92	4,21	0,215	7,60	14,79	21,67	33,55	8,85	94,60
<i>Дуб</i>										
A ₀	8,94	1,55	4,24	0,238	5,12	16,32	17,08	32,75	10,65	90,41

В нижних слоях подстилок хвойных насаждений значительно снижает количество воднорастворимых органических соединений. Минерализация гумифицированного труднодоступного органического вещества осуществляется уже не беспоровыми бактериями, а актиномицетами, грибами, спороносными формами, которые и преобладают в нижних слоях подстилок.

Микрофлора, разлагающая подстилки лиственных древостоев также разнородна по слоям (табл. 102).

Т а б л и ц а 102

Микрофлора в лесной подстилке и почве на южных черноземах
(в тыс. на 1 г подстилки или почвы, Визир, 1955)

	Дуб			Ясень		
	общее количество	споровые	грибы	общее количество	споровые	грибы
Подстилка						
Верхний слой	4320	1470	60,7	7230	990	278,1
Нижний слой	3630	1320	188,8	4104	1210	192,5
Почва 0—3 см	1275	369	45,0	1731	627	25,0

В подстилках лиственных насаждений наиболее биогенны их верхние слои (Пушкинская, 1953; Візір, 1958). В нижних слоях микроорганизмов меньше, что свидетельствует о сравнительно быстрой и полной минерализации подстилок лиственных пород.

Весьма подробно последнее разложение подстилок в буковых и еловых лесах Германии в зависимости от вида древостоя и типа почвы изучено Мейером (Meuer, 1960). При сравнении бурозёмов и подзолистых почв отмечается, что в подстилках обеих пород на буроземах больше бактерий, чем грибов. В подзолистых же почвах, наоборот, больше грибов. При этом разные слои подстилок характеризуются специфическим составом бактерий и грибов. Количество микроорганизмов в различных слоях подстилок, так же как и интенсивность дыхания, зависит от содержания органического вещества (табл. 103, 104). У обоих видов насаждений наибольшее число микроорганизмов в разлагающемся слое. В самом верхнем слое мало микробов, в нижних количествах их тоже уменьшается. Под елью больше грибов. Это связано с различным рН: еловый гумус имеет более низкий рН, чем буковый.

Т а б л и ц а 103

Микрофлора и дыхание в различных слоях подстилок на различных типах почв

Слой подстилки	Бактерии, млн.		Грибы, млн.		Интенсивность дыхания, $\mu\text{л O}_2$ на 1 г органического вещества в час	
	бук	ель	бук	ель	бук	ель
<i>Бурозем</i>						
L	6,9	5,7	0,9	4,0	298	226
F ₁	97,5	93,7	2,5	3,8	370	152
F ₂	81,9	66,1	4,6	4,4	202	64
H ₁	80,0	16,6	6,3	3,6	80	45
H ₂	4,3	49,9	6,3	11,5	38	24
<i>Оподоленный бурозем</i>						
L	20,8	5,3	2,5	4,9	231	192
F ₁	107,7	40,8	4,3	3,5	285	117
F ₂	62,3	15,7	12,0	3,5	156	36
F ₃	—	12,2	—	7,3	—	32
H ₁	89,5	27,3	5,2	4,7	73	19
<i>Псевдоглеевый подзол</i>						
L	10,5	7,8	3,4	4,4	248	222
F ₁	112,2	72,0	4,3	5,6	266	98
F ₂	14,2	13,5	5,6	3,7	126	40
F ₃	12,2	2,6	4,1	3,7	47	23
H ₁	15,8	5,2	3,2	1,0	37	6
H ₂	6,8	2,0	0,3	1,0	17	3
<i>Подзол</i>						
L	2,6	13,9	2,3	8,1	220	188
F ₁	2,1	31,2	6,8	6,7	290	76
F ₂	7,4	1,1	4,0	5,3	150	33
F ₃	3,7	0,4	4,0	3,2	49	16
H ₁	2,3	0,3	2,3	1,6	19	6
H ₂	1,9	—	0,8	—	9,9	—

Мощность горизонта, рН, органическое вещество, азот и микрофлора
на различных типах почв в еловом лесу

Слой подстилки	Мощность слоя подстилки, см	рН	Органическое вещество, % к сухому веществу	Общий азот, % к органическому веществу	С/Ν	Микрофлора, млн.	
						бактерии	грибы
<i>Бурозем</i>							
L	1	4,0	90,5	1,17	49,8	5,7	4,0
F ₁	2	4,6	82,3	1,93	30,1	93,7	3,8
F ₂	2	4,0	65,8	1,89	30,9	66,1	4,4
F ₃	—	—	—	—	—	—	—
H ₁	1	3,8	30,1	3,20	18,2	16,6	3,6
H ₂	4	4,0	5,2	6,42	9,1	49,9	11,5
<i>Оподзоленный бурозем</i>							
L	1	3,8	85,8	1,21	48,0	5,3	4,9
F ₁	2	4,0	79,6	2,05	28,4	40,8	3,5
F ₂	2	4,0	71,7	1,98	29,4	15,7	3,5
F ₃	3	3,8	71,3	2,01	29,0	12,2	7,3
H ₁	1	3,8	27,5	2,68	21,7	27,3	4,7
H ₂	—	—	—	—	—	—	—
<i>Псевдоглеевый подзол</i>							
L	1	3,0	88,5	1,56	37,3	7,8	4,4
F ₁	2	4,1	87,5	2,13	27,4	72,0	5,6
F ₂	3	3,4	81,1	2,00	29,2	13,5	3,7
F ₃	6	3,3	82,2	1,99	29,2	2,6	3,7
H ₁	6	3,2	69,3	2,26	25,7	5,2	1,0
H ₂	5	3,2	75,3	1,83	31,7	2,0	1,1
<i>Подзол</i>							
L	1	3,6	88,7	1,35	43,1	13,9	8,1
F ₁	2	4,0	83,8	1,94	29,9	31,2	6,7
F ₂	3	3,4	80,4	2,09	27,9	1,1	5,3
F ₃	7	3,1	56,4	1,71	34,0	0,4	3,2
H ₁	4	3,1	31,5	1,87	32,7	0,3	1,6
H ₂	—	—	—	—	—	—	—

В разложившихся слоях интенсивность микробиологической деятельности больше зависит от вида древесостя, чем от типа почвы. Под елью активность снижена на 22—40% по сравнению с буком. В гумусированных же слоях подстилок больше проявляется зависимость от типа почвы, чем от насаждения. На буроземе отмечается большая интенсивность микробиологических процессов, чем на подзолистой почве.

На основании изучения величин дыхания автор делает вывод, что время разложения подстилки зависит от типа почвы. Скорее всего подстилка полностью минерализуется в буроземе, медленнее — в подзолистом буроземе. Самое медленное разложение подстилки характерно для псевдоглеевого подзола и особенно для железистого подзола.

Кендрик (Kendrick, 1959) считает, что разложение подстилки в сосновых лесах Англии совершается примерно за 10 лет. Опад сосновой хвои

около 6 месяцев находится в слабо разложившемся состоянии, 2 года в средне, и 7 лет в сильно перегнившем виде.

Мощность слоев подстилки и интенсивность накопления гумуса и минеральных веществ в почве зависят как от типа почвы, так и от вида насаждения.

Следует отметить, что почти все микробиологические процессы протекают в подстилках значительно интенсивнее, чем в почвах. В этом отношении наиболее изучена микрофлора, связанная с превращениями азота и углерода. По сравнению с почвой в подстилках хвойных лесов (Европейская часть СССР) сосредоточена основная масса микроорганизмов, участвующая в круговороте азота: аммонификаторы, денитрификаторы, анаэробные фиксаторы азота.

Согласно Н. Н. Мустафовой (1959), в подстилках ельника (Ленинградская область, Северский лесхоз) насчитывается до 6 млн. аммонификаторов, преимущественно представителей *Pseudomonas fluorescens* и *Achromobacter*. Большую интенсивность аммонификации и денитрификации в подстилках по сравнению с почвой отмечает И. И. Доброгаев (1939) для хвойных лесов Московской области, причем от весны к лету, и особенно к осени, их интенсивность возрастает.

Процессы нитрификации вообще подавлены в северных почвах (Мишустин, 1954; Мазилкин, 1956, и др.). Незначительное количество нитрифицирующих бактерий отмечается в подстилках хвойных (особенно ели) и лиственных пород на выщелоченном черноземе (Рунов и Мишустина, 1960) и в подзолистых почвах Вологодской области (Рунов и Валева, 1962). Однако некоторые исследователи обнаружили более сильную нитрификацию в подстилках, чем в почве: В. С. Шумаков (1948) в хвойных лесах Московской области, О. И. Пушкинская (1953) — в дубравах Воронежской области, Немец и Кватиль (Nemes u. Kvapil, 1927) — в лесах Германии.

Что касается свободноживущих фиксаторов азота, то *Azotobacter* практически не обнаруживается в подстилках как хвойных, так и лиственных пород, а *Cl. pasteurianum* обычно в них представлен, особенно в северных районах с избыточным увлажнением.

Из превращений углерода наибольшее значение имеет разложение клетчатки. Подстилки гораздо обильнее заселены целлюлозоразрушающими микроорганизмами, чем почвы. В северных хвойных лесах в разложении клетчатки принимают участие микроскопические грибы (Доброгаев, 1939; Рунов и Валева, 1962, и др.). К осени в разложении целлюлозы возрастает роль бактерий, которые весьма требовательны к запасам доступного азота и фосфора. Разложение клетчатки в подстилках коррелируется с наличием легкоподвижных форм азота.

В более южных районах на черноземах в подстилке дуба и других пород преобладает бактериальный тип разложения клетчатки подстилок. Наряду с бактериями, микроскопическими грибами и актиномицетами клетчатка и другие высокомолекулярные соединения углерода разлагаются высшими грибами.

РОЛЬ ВЫСШИХ ГРИБОВ В РАЗЛОЖЕНИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ В ЛЕСУ

Опад и подстилка древесных растений, так же как и древесина, содержат большое количество трудноразлагающихся веществ — лигнина, пектина, клетчатки. Разложение этих веществ осуществляется главным образом высшими грибами. Расщепление лигнина бактериями совершается, видимо, в очень незначительной степени. Распад лигнина обуславливается в основном высшим безидеомицетами. Так, разложение лигнина подстилок

осуществляется главным образом гименомицетами (*Marasmius peronatus*, *Clavaria gracilis*), для которых лигнин подстилок служит единственным источником энергии. Лигнин же древесины разрушается, как правило, другими видами грибов (*Polyporus versicolor*, *Armillaria mella* и т. д.) (Gotlieb, Pelczar, 1951). Грибы, образующие микоризу деревьев, как правило, лигнин и клетчатку не используют. Этой способностью обладают грибы, образующие микоризу у орхидных. Меллин делит грибы, растущие в лесах, на две группы: 1) сапрофитные, расщепляющие клетчатку и лигнин и обуславливающие разложение лесной подстилки и 2) образующие микоризу, большинство из которых не способны расщеплять эти соединения.

В природных условиях на лесных подстилках встречаются плодовые тела как сапрофитных, так и микоризных грибов. В зависимости от состава древостоя микофлора, так же как и микробное население, будет носить свои специфические черты.

В лиственных лесах (в частности, в дубравах) подстилочные сапрофиты представлены довольно разнообразными видами, специфичными для этих биогеоценозов и не встречающимися в смешанных, и тем более в хвойных лесах (Частухин, Николаевская, 1953). В осоковой дубраве на подстилке встречаются в наибольшем количестве *Collybia confluens*, *Cortinaria hinnuleus*, ряд видов *Inocybe*, *Mycena pura* и представители рода *Clitocybe*. Особенностью дубовых лесов можно считать присутствие в подстилке большого количества высших сумчатых грибов, мелких пластинчатых грибов (семейства Agaricaceae, *Mycena debilis*, *Mycena bescens* и др.) и некоторых из паутильников (*Cortinarius hinnuleus*). Широко распространен олений (*Armillaria mella*). Кроме этого, в дубравах встречаются микоризные формы грибов, связанные с деревьями, представители *Amanita*, *Boletus*, *Tricholoma* и др. Наряду со специализированными формами в дубравах встречаются так же виды грибов, развивающиеся как в лиственных, так и в смешанных лесах (*Mycena pura*, *Clitocybe infundibuliformis*, *Lactaria laccata* и др.).

В лесной подстилке дубрав можно различить несколько слоев, различающихся по составу микофлоры (Частухин, 1952). Для верхнего слоя свежеепавших листьев характерны роды микроскопических грибов *Alternaria* и *Cladosporium*. В следующем слое обильно развиваются мицелий высших базидиальных грибов и разнообразные спутники из микроскопических грибов *Trichoderma*, *Penicillium*, *Chaetomella* и другие, обладающие способностью разлагать клетчатку. В третьем, совершенно разложившемся слое обнаруживается мицелий базидиальных грибов и микроскопические грибы Мисогасеае, *Mycogone* и т. д. Следовательно, разложение различных слоев подстилок совершается различными представителями грибов (как высших, так и микроскопических). Согласно лабораторным исследованиям, разложение дубовой подстилки чистыми культурами базидиальных грибов (*Collybia dryophila* — наиболее распространенный в дубраве гриб) протекает значительно интенсивнее, чем разложение ее микроскопическими грибами.

В хвойных лесах специфическим разрушителем елового опада является *Marasmius* (Частухин, 1945). Однако в зависимости от условий могут обильно развиваться в подстилке и другие грибы. В сложном ельнике хвоя разрушается в основном *Mycena vulgaris* и другими видами мицелл наряду с *Marasmius*. Кроме того, здесь встречаются также *Collybia*, *Psathyra* и *Pluteus*; они развиваются в основном за счет листьев лиственных пород, входящих в состав подстилок сложных ельников.

Виды высших грибов, разлагающие растительные остатки и образующие микоризу, меняются в зависимости от возраста древостоя (Частухин, 1948). В молодых насаждениях сосны (4 года) в основном представлен масленок (*Boletus luteus*), являющийся пионером сосняков. В 15—20-летнем сосняке, наряду с масленком, поселяются *Lactarius rufus*, *Telephora*

terrestris, *Clitocybe*, *Lycoperdon*, *Mycena*. В 50-летнем сосняке виды грибов, свойственные молодым насаждениям, вытесняются, им на смену приходят мухоморы (*Amanita muscaria*), моховики (*Boletus variagatus*), козляки и белые.

Помимо разложения подстилки, важным моментом является разрушение прочих растительных остатков в лесу — крупных ветвей, пней, колод и т. д., представляющих собой остатки древесины. Разложение древесины, значительная часть которой состоит из целлюлозы и лигнина, осуществляется главным образом древоразрушающими грибами, способными разлагать эти вещества. Сюда относятся представители родов *Merulina*, *Polyporus*, *Fomes*, *Stereum* и др. Разложение древесины под влиянием ферментов этих грибов происходит по двум направлениям. В одном случае грибы расщепляют в первую очередь лигнин и пентозаны, разрушая их связь с клетчаткой. При этом из лигнина образуются более простые соединения, используемые далее микроскопическими грибами и бактериями. Это так называемый тип белой гнили. Во втором случае так называемой бурой гнили, грибы воздействуют главным образом на клетчатку. Существует, однако, группа грибов, которая одновременно воздействует и на клетчатку и на лигнин. Остатки хвойных и лиственных древесных пород разлагаются различными видами грибов. Колоды ели в сложных ельниках разрушаются *Fomes pinicola*, а также *Armillaria mella*. Эти два вида ведут основное разрушение колод ели до бурой гнили. Представители других видов древоразрушающих грибов в сложных ельниках встречаются редко. Вторую стадию разрушения древесины ели проводит *Omphalia campanella* (Частухин, 1945, 1948; Николаевская, Частухин, 1945).

На колодах березы в сложном ельнике в основном встречается *Fomes fomentarius*.

Древесина ясеня, рябины, осины и других лиственных пород в сложном ельнике разрушается не представителями семейства Polypogaceae, а различными Agaricineae с мясистыми, быстро исчезающими плодовыми телами.

Иначе идет разрушение древесины в дубовых лесах (Воронежская область). Наиболее распространенными разрушителями дубовой древесины являются грибы *Daedalea querina*, *Armillaria mella*, *Polyporus sulphureus*, *Stereum hirsutum*, осуществляющие первую стадию распада. Конечная стадия распада протекает здесь под воздействием *Hymenochaete rubiginosa*, *Mycena polygramma* и *Huholoma sublateralium*.

Сапрофитные подстилочные и древоразрушающие грибы способствуют созданию почвенного гумуса, благодаря сравнительно большой массе мицелия и образованию темноокрашенных гуминоподобных соединений. Кроме того, древоразрушающие грибы выделяют антибиотические вещества, подавляющие рост некоторых микроорганизмов (Шиврина, 1961) и микроскопических грибов (Николаевская, 1957).

ФИТОНЦИДНЫЕ СВОЙСТВА ПОДСТИЛОК

Во взаимоотношениях лесных древесных пород и микроорганизмов существенную роль играет содержание в растениях фитонцидных веществ как одного из факторов, формирующих микрофлору лесных почв благодаря способности ограничивать развитие некоторых ее представителей.

Свежий опад большинства древесных растений (как хвойных, так и лиственных) содержит фитонцидные вещества, угнетающие развитие некоторых микроорганизмов (Рунов и Еникеева, 1955). Селекционирующая роль и степень влияния опада разных пород на микрофлору почвы различны. Наибольшим токсическим действием обладают экстракты из опада дуба и клена, наименьшим — из ясеня и жимолости (табл. 105).

Т а б л и ц а 105

Действие вытяжек из опада на микрофлору черноземной почвы
(количество микробов в тыс. на 1 г абс. сухой почвы *)
(Рунов и Еникеева, 1955)

Вытяжка из опада	Не образующие споры бактерии	Спорообразующие бактерии	Актиномицеты	Микроскопические грибы
Контроль	5041	2197	4264	34,7
Дуба	0	0	0	35,4
Клена	0	0	0	38,3
Ясени	2522	1157	936	35,7
Береста	202	988	0	46,1
Акации	611	1092	195	42,2
Жимолости	3172	1430	299	46,7

* Посевы почвы на питательные среды с добавлением экстракта (2 мл на 15 мл агаризованной среды).

К фитонцидным веществам опада совершенно не чувствительны испытанные микроскопические грибы, развитие которых в некоторых случаях даже стимулируется. Очень сильно подавляется группа актиномицетов. Бактерии по-разному реагируют на фитонциды опада. Наиболее чувствительными оказались бактерии типа *Ps. herbicola* и *Vac. agglomeratus*.

Действие свежего опада гораздо сильнее, чем действие фитонцидов подстилки (табл. 106).

Т а б л и ц а 106

Действие вытяжек из опада дуба и подстилки дубового насаждения на микрофлору почвы
(количество микробов в тыс. на 1 г абс. сухой почвы *) (Рунов и Еникеева, 1955)

Вытяжка	Не образующие споры бактерии	Флюоресцирующие бактерии	Желтопигментные бактерии	Микробактерии	Спорообразующие бактерии	Актиномицеты	Микроскопические грибы
Контроль	2562	526	15	170	1568	811	29,1
Опада дуба	19	0	0	0	215	0	36,2
Подстилки А ¹ ₀	1121	259	0	188	1381	124	31,0
Подстилки А ₀	1651	379	0	96	1444	694	42,0

* Посевы почвы на питательные среды с добавлением экстракта (2 мл на 15 мл агаризованной среды).

Опад древесных и кустарниковых растений угнетает развитие азотобактера (Визир, 1956). Добавленные в подзолистую почву водные вытяжки из опада сосны, дуба, осины, ольхи подавляли развитие искусственно внесенного азотобактера. Однако так действуют не все вытяжки. Вытяжки из опада желтой акации, черной бузины, березы, ясени способствуют развитию азотобактера. Имеются также виды бактерий, устойчивые к действию фитонцидов опада. Так, Винтер и Виллеке (Winter и Willeke, 1952), действуя водными мацератами из опавших листьев березы, бука, грецкого ореха, дуба, ивы, каштана, клена, липы, лещины и ольхи на *Vac. subtilis*, *Esh. coli* и *Staphilococcus aureus*, не обнаружили их угнетения.

Как уже говорилось выше, на микроскопические грибы опад не дей-

ствуеет. Высшие же грибы (микоризообразователи и подстилочные сапрофиты) различно реагируют на фитонциды опада (Melin, 1959). Микоризообразующие грибы проявляют высокую чувствительность при действии на них водных экстрактов из опада березы, бука, вяза, дуба, осины, сосны. Большие дозы задерживают и угнетают их развитие, малые — стимулируют. Подстилочные же сапрофиты не подавляются экстрактами, наоборот, экстракты способствуют их росту.

Имеющиеся данные не позволяют еще полностью охарактеризовать селекционирующую роль опада, однако она несомненна. Можно предполагать, что обильное развитие грибов в лесных почвах определяется низкой чувствительностью их к фитонцидам, содержащимся в листьях и подстилке различных древесных пород. Грибы, не чувствительные к фитонцидам, должны быть пионерами в разложении растительных остатков, что зачастую наблюдается в природе. Это предположение требует, однако, дальнейших детальных исследований.

В природных условиях фитонциды в опаде, видимо, долго не сохраняются. Они частично вымываются, часть их разрушается.

Образующиеся из опада подстилки также содержат вещества, угнетающие рост микроорганизмов. Водные экстракты из хвойных и лиственных подстилок по-разному влияют на микрофлору (табл. 107). Наиболее сильно

Т а б л и ц а 107

Действие вытяжек из подстилок на микрофлору почвы луга
(количество микроорганизмов в тыс. на 1 г абс. сухой почвы)
(Рунов и Егорова, 1958)

Вытяжка из подстилок	Общее количество бактерий	Спорообразующие бактерии	Активные	Микроскопические грибы
Ели	1420	392	1135	44,2
Сосны	1985	274	812	54,7
Лиственницы	2770	369	668	23,8
Дуба	2270	487	935	20,2
Березы	2610	440	977	26,1
Контроль	3785	628	1160	68,9

действуют вытяжки из подстилок хвойных пород, особенно ели. Подстилки лиственных пород менее токсичны. Подстилка лиственницы по антибактериальной активности стоит в ряду лиственных пород.

Фитонциды неравномерно распределены по глубине подстилок. Верхний неразложившийся слой подстилок хвойных пород гораздо бактерициднее нижнего, находящегося в стадии интенсивного разложения (табл. 108).

Микроорганизмы лесных почв по сравнению с микрофлорой окультуренных почв гораздо устойчивее к вытяжкам из подстилок. Следует отметить, что микрофлора почвы из-под какого-либо насаждения менее чувствительна к вытяжкам из подстилок этого насаждения, чем другой древесной породы. Создается впечатление определенной приспособленности микроорганизмов к условиям обитания, что проливает свет на формирование лесных микробных ценозов.

Фитонцидное действие подстилок зависит от их состава и, следовательно, в значительной мере определяется типом леса. Влияние подстилок на микробиологическую активность почв не ограничивается воздействием продуктов ее разложения, изменением температурного, водного и

Действие вытяжек из разных слоев подстилок елового и соснового насаждений на микрофлору почвы луга
(количество микроорганизмов в тыс. на 1 г абс. сухой почвы)
(Рунов и Егорова, 1958)

Вытяжка из подстилок	Неспорообразующие бактерии	Спорообразующие бактерии	Актиноиды	Микроскопические грибы
Ели А'₀	706	405	615	25,1
Ели А''₀	1234	505	900	23,9
Сосны А'₀	912	131	310	32,6
Сосны А''₀	1610	322	823	22,6
Контроль	3085	632	1120	73,5

воздушного режима почвы. Присутствие токсических продуктов коренным образом изменяет ход микробиологических процессов в почве. Наличие токсических веществ в подстилках и в опаде древостоев в некоторых случаях объясняет, видимо, подавленность столь важного звена в круговороте азота, как процесс нитрификации. Нитрификационная способность и количество нитрификаторов в лесных почвах находятся на более низком уровне по сравнению с луговыми и окультуренными почвами и в значительной степени зависят от состава лесной растительности (Hesselman, 1916—1917, 1926; Nemes, 1930; Ремезов, 1941 и др.).

Угнетающее действие на нитрификацию оказывают смолы, воска, битумы, дубители, т. е. продукты, характерные для лесов, особенно хвойных (Koch, 1914; Nemes, 1930; Ремезов, 1941; Шумаков, 1948). Содержание битумов в лесной почве выше 5% препятствует процессу нитрификации (Nemes, 1930).

По данным Шумакова, на нитрификаторов в лесных почвах сильное токсическое действие оказывают водорастворимые продукты лесной подстилки, и особенно опада; при этом нитрификаторы угнетаются водными вытяжками из подстилок сильнее, чем битумом. Степень угнетающего действия вытяжек зависит от состава опада: водная вытяжка из хвоемохово-брусничниковой подстилки оказывается более токсичной для нитрификаторов, чем вытяжка из хвоево-лиственной подстилки. Очень сильное токсическое действие на нитрификацию оказывают водные вытяжки из опада, особенно из сосняка брусничника. Различиями в токсическом действии водных вытяжек из подстилок разного состава в известной мере объясняются различия нитрификационной активности в разных типах леса; подавленность нитрификации в сосняке-брусничнике и большая активность ее в сосняке липняковом (Московская область).

Присутствие в опаде и подстилках фитонцидных веществ не только ограничивает распространение и жизнедеятельность некоторых групп микроорганизмов. Это явление, по-видимому, имеет более широкое биологическое значение в жизни леса, так как токсические вещества подстилок задерживают прорастание семян и развитие проростков высших растений (Winter u. Bublitz, 1953в; Bublitz, 1953).

На лесных подстилках хвойных пород задерживается прорастание семян сосны и ели. По данным Бублица (Bublitz, 1953), прорастание семян сосны и ели сильнее задерживается при проращивании их непосредственно на еловой подстилке, а не на водной вытяжке из нее. Слои подстилки, согласно Рунову и Егоровой, в отношении всхожести семян ели и сосны токсичны в разной степени (рис. 64). Более токсичен верхний слой, ме-

нее — сильно разложившийся нижний слой. При этом семена сосны более чувствительны к вытяжкам из еловой подстилки, чем семена ели. Фитонцидные свойства подстилок, вероятно, могут отрицательно влиять на естественное возобновление хвойных пород, угнетая всхожесть семян и развитие проростков. Данный вопрос представляет несомненный практический и теоретический интерес, однако он еще слабо изучен. Всестороннего изучения требует также вопрос о действии подстилок на разные виды травянистых растений как одной из преград для проникновения травянистой растительности в лес. По исследованиям Е. В. Рунова (1957), нижний

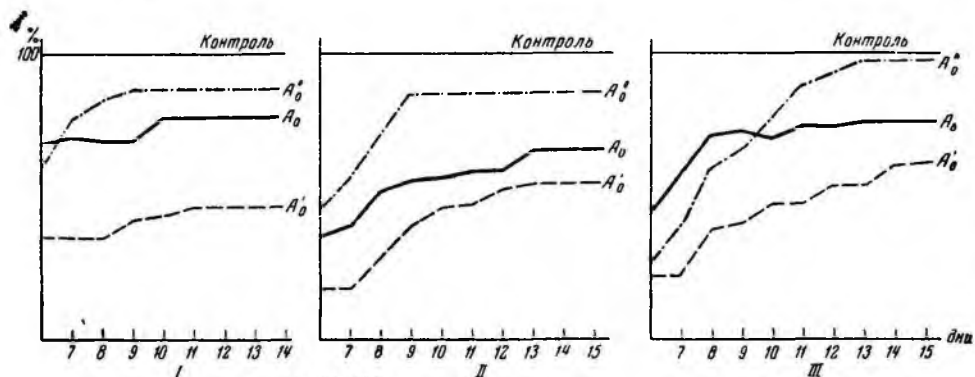


Рис. 64. Влияние подстилок хвойных пород на всхожесть семян ели и сосны (в % к контролю). (По данным Егоровой)

I — всхожесть семян ели на сосновой подстилке; II — всхожесть семян сосны на сосновой подстилке; III — всхожесть семян сосны на еловой подстилке

слой подстилок лиственных насаждений, в частности дуба, находящийся в стадии глубокого разложения, задерживает прорастание семян и развитие всходов травянистых растений.

Фитонцидность подстилок древесных пород может обуславливаться, очевидно, разными моментами.

Во-первых, имеет значение содержание в опаде и в подстилке веществ растительного происхождения, угнетающих развитие некоторых микроорганизмов, а также ингибирующих всхожесть семян и развитие всходов высших растений. Как показал Бублиц (1954), вещества, содержащиеся в экстрактах подстилок хвойных, угнетают рост бактерий и семян не повышенным рН, а своим собственным антибиотическим действием. Такими активными веществами могут быть воска, смолы, терпены, дубильные вещества и т. д. Так, Немец (Nemes, 1930) показал, что нитрификация идет при 3% смол, экстрагируемых спиртом, из подстилок хвойных. При 5% процесс нитрификации уже не протекает. В подстилках хвойных этих смол сравнительно много — в сосновой подстилке 8—18%, а в еловой 2,7—10%. Кох (Koch, 1914; Koch u. Oelsner, 1916) объяснял тормозящее действие подстилок хвойных на микробов вообще, и на нитрификаторов в частности, присутствием елового и соснового масла, освобождающегося при разложении хвои. По его данным, 2% елового масла снижают нитрификацию в 10 раз. Более поздние исследования показали, что антисептические свойства хвойных, в данном случае игл сибирской пихты, обусловлены эфирными маслами. Наибольшее количество эфирных масел найдено у игл, находящихся в темноте, они же обладали и большей токсичностью.

В листьях лиственных пород токсическими свойствами обладают различные вещества, имеющие фенольные группировки. У дуба таковыми являются кверцетин и дубильные вещества. В подстилке, и особенно в

листьях бука, в больших количествах содержатся различные полифенолы.

Во-вторых, источником токсических веществ, находящихся в подстилках, могут быть продукты жизнедеятельности микроорганизмов и высших грибов. Микроорганизмы в подстилке составляют изменчивый, непрерывно развивающийся ценоз. Взаимоотношения между отдельными его представителями — бактериями, грибами и актиномицетами — носят сложный характер, они могут быть и антагонистического порядка. Явления антагонизма связаны с выделением организмами в окружающую среду антибиотических веществ. В процессе образования подстилки в ней могут накапливаться антибиотические вещества микробного происхождения, содействующие отбору определенных организмов. Кроме того, в результате разложения микроорганизмами различных веществ, содержащихся в подстилках, могут образовываться токсические продукты их распада.

ВЛИЯНИЕ КОРНЕЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА МИКРОФЛОРУ ЛЕСНЫХ ПОЧВ

Взаимовлияние древесных растений и микроорганизмов отчетливо проявляется вблизи корней. Оно складывается как из влияния растений на микроорганизмы, так и из влияния микроорганизмов на растения. Корневые системы древесных пород, наряду с подстилками в значительной степени определяют характер микробных сообществ в лесных почвах.

Вокруг корней растений формируется зона повышенного содержания микроорганизмов. Впервые это явление установил Хильтнер (Hiltner, 1904). Он и ввел термин «ризосфера», подразумевая под ним зону, в которой корни растений влияют на биологические системы в окружающей среде. В дальнейшем это было подтверждено многими исследователями (Красильников, 1958).

Количество микроорганизмов в ризосфере не одинаково. Оно обычно убывает по мере удаления от поверхности корня. Е. Ф. Березова (1950) делит ризосферу на три зоны: 1) корневую — микроорганизмы на поверхности корней и внутри тканей корня, 2) прикорневую — микроорганизмы в почве, непосредственно прилегающей к корням, 3) ризосферную — на расстоянии 0,5 мм и более от корня.

Среди многочисленных работ, посвященных микрофлоре ризосферы растений, очень мало относится к лесным древесным растениям. В основном это работы советских микробиологов. Из иностранных исследований известна работа по микрофлоре ризосферы семян желтой березы (Ivarson a. Katznelson, 1960).

Советские исследователи изучали микроорганизмы корневой зоны древесных пород в разных районах Европейской части СССР. Группа микробиологов Лаборатории лесоведения под руководством Е. В. Рунова занималась этим вопросом в различных почвенно-климатических условиях: на обыкновенном малогумусном черноземе юго-востока Украины (Рунов, Еникеева, 1961), на выщелоченном черноземе Орловской области (Рунов, Мишустина, 1960), на дерново-подзолистой почве Московской области (Большакова, 1964) и на различных почвах средней тайги Вологодской области (Рунов и Жданникова, 1960). Во всех пунктах работы проводились по единой методике. Объектами исследования были корни и ризосферная почва различных лиственных и хвойных пород (дуб черешчатый, клен остролистный, ясень, акация желтая, береза, лиственница, сосна и ель).

Аналогичная работа проведена О. И. Пушкинской (1951) с двухлетними и трехлетними культурами дуба, клена и ясеня на темно-серых лесных почвах Теллермановского опытного лесничества Воронежской области и на обыкновенном черноземе Деркульской научно-исследовательской

станции. С. А. Самцевич с сотрудниками (1952), (Самцевич, 1956) изучали ризосферную микрофлору в дубовых, ясеневых, лиственничных и еловых насаждениях северной и южной лесостепи Украины. А. Я. Трибунская (1955) исследовала микрофлору ризосферы пятимесячных сеянцев сосны (микоризных и безмикоризных) на серой лесной почве. А. Я. Мантейфель с сотрудниками (1950) и Е. И. Козлова (1955, 1958) исследовали состав микроорганизмов в ризосфере дуба на разных почвах Волгоградской и Московской областей (светло-каштановые, темно-каштановые и дерново-подзолистые).

Некоторые работы посвящены отдельным группам микроорганизмов ризосферы. Так, Н. А. Красильников (1944б) изучал способность азотобактера приживаться в почве питомника под разными древесными породами — ясенем, кленом, ивой и акацией, И. Т. Нетте (1955) занималась денитрифицирующими бактериями в ризосфере дуба, Т. П. Сизова, Э. А. Итакаева (1956) — микроскопическими грибами ризосферы березы.

Все перечисленные работы утверждают факт повышенного содержания микроорганизмов в ризосфере древесных пород по сравнению с окружающей почвой. Например, по данным Самцевича (1956), в ризосфере дуба, ясеня, лиственницы и ели на обыкновенном оподзоленном черноземе количество микроорганизмов в 1,5—2 раза выше, чем в почве вне ризосферы. А. П. Визир (Візір, 1955) нашел в ризосфере дуба аммонифицирующих микроорганизмов в 2—2,5 раза больше, чем в контрольной почве. Аналогичные данные приводит О. И. Пушкинская (1951) для дуба.

Исследования микробиологов Лаборатории лесоведения также свидетельствуют о повышенном содержании микроорганизмов в зоне корня. При этом в ризосфере лиственных пород численность микроорганизмов обычно выше, чем в ризосфере хвойных (табл. 109).

Т а б л и ц а 109

Развитие микроорганизмов в ризосфере древесных пород на различных почвах

Тип почвы	Количество микроорганизмов, тыс. на 1 г почвы				Ризосферный эффект			
	береза	дуб	ель	сосна	береза	дуб	ель	сосна
Подзолистая (Вологодская область)	9300	—*	4 800	—	7	—	3	—
Торфяно-перегнойная (там же)	12 400	—	7 700	—	4	—	2	—
Дерново-подзолистая (Московская обл.)	1 400	1 800	1 200	800	2	2	1,3	1,2
Выщелоченный чернозем (Орловская обл.)	466 600	279 000	160 000	270 000	233	139	107	118
Обыкновенный чернозем (Луганская обл.)	—	7 100	—	—	—	2,5	—	—

* Тире означает, что данных нет.

Увеличение числа микроорганизмов в ризосфере дуба наблюдалось как у молодых сеянцев (Мантейфель и др., 1950), так и у взрослых деревьев. Однако в зависимости от возраста древостоя численность микроорганизмов в его ризосфере меняется. Сизова и Итакаева (1956), изучая микроскопические грибы в ризосфере березы различных возрастов, установили, что число их возрастает до 50-летнего возраста дерева, а затем вновь падает. Е. В. Рунов и С. В. Егорова (1962) наблюдали увеличение численности микроорганизмов в ризосфере дуба с 5 до 100-летнего возраста и снижение ее в возрасте 220 лет.

Так называемый ризосферный эффект (отношение количества микроорганизмов в ризосфере к количеству их в окружающей почве) в различных почвенных горизонтах не одинаков; для березы в горизонте В он выше, чем в горизонте А (Ivarson a. Katznelson, 1960).

Интенсивность размножения микроорганизмов в среде обуславливается главным образом содержанием в ней питательных и энергетических веществ. Следовательно, около корней микроорганизмы находят эти вещества в большем количестве, чем в окружающей почве. Источником их является, с одной стороны, корневой опад. В процессе жизнедеятельности древесных пород определенная часть их корней (участки коры, корневые волоски у немикотрофных пород, сосущие корни) периодически обновляется. А. Я. Орлов (1955а, 1960а) считает основным источником органических веществ в почве леса отмершие сосущие корни. По его данным, продолжительность жизни сосущих корней составляет 3—4 года. Он рассчитал, что в почву 50-летнего ельника попадает 0,5 т/га отмерших сосущих корней, а в почву 25-летнего ельника 2,0 т/га.

Однако основной причиной концентрации микроорганизмов в ризосфере являются выделения живых корней. Выделение корнями воды и увлажнение ими окружающей почвы впервые было отмечено для злаков (Breazeale, 1930). По этим данным, корни могут выбрасывать воду в сухую почву при условии, если какая-то часть их обильно снабжается водой из увлажненных слоев почвы. Б. А. Чижев (1940) в темно-каштановой почве с культурой яровой пшеницы наблюдал повышение ее влажности вокруг корней в одном опыте с 9 до 13—17% и во втором опыте — с 4 до 14—16%. Аналогичное увлажнение почвы вокруг корней возможно при подсыхании почвы и у древесных пород. Об этом свидетельствуют данные Самцевича (1956). Под дубом, ясенем и лиственницей он наблюдал в ризосфере увеличение влажности в сентябре на 2%, а в декабре — от 3 до 10%.

Активная кислотность почвы вблизи корней обычно отличается от кислотности ее вдали от корня. В прикорневой зоне злаков происходит частичная нейтрализация как кислых, так и щелочных почв. Е. М. Бараскина (1959), изучая корневые выделения дуба и сосны в возрасте 50—60 лет, отмечает значительно большую кислотность почвы вблизи корней; при этом период подкисления корневых выделений сменяется периодом подщелачивания. Самцевич (1956) наблюдал подкисление ризосферной почвы ясеня с рН 6,6 до 6,4, лиственницы — с 5,9 до 5,6 и подщелачивание в ризосфере ели — с 4,4 до 5,4.

В корневых выделениях растений находятся минеральные соединения. М. В. Журавлева (1953) говорит о способности корней древесных пород (дуба, ясеня, сосны, лиственницы и клена) выделять фосфор, калий и аммиачный азот. А. И. Ахромейко и В. А. Шестакова (1958) доказали методом меченых атомов способность корней сеянцев дуба и ясеня выделять соединения, содержащие фосфор. Е. М. Бараскина (1959) в составе корневых выделений дуба и сосны нашла соединения кальция, магния и алюминия.

Большую роль в концентрации микроорганизмов вблизи корня играет органическая часть корневых выделений. По данным Самцевича (1956), количество водорастворимых органических веществ в ризосфере дуба, ясеня, лиственницы и ели было приблизительно в 2 раза больше, чем в окружающей почве.

Состав органических веществ корневых выделений древесных пород изучен очень слабо. До известной степени он должен быть близок составу выделений корней травянистых растений, достаточно подробно освещенному в литературе. Среди последних отмечается большое количество органических кислот, в том числе уксусной, муравьиной и щавелевой (Stoklase u. Steklase, 1902), винной и яблочной (Бхуванасвари, Суббо-Рао,

1959). Доказано также наличие среди корневых выделений сахаров (глюкозы, мальтозы и др.) и аминокислот.

При изучении корневых выделений стерильных культур методом хроматографии (Frenzel, 1957) было установлено, что максимальное выделение корнями амидов и аминокислот происходит при оптимальных условиях развития растений. Автор утверждает, что эти выделения производятся живыми клетками растений.

Корневые выделения содержат и различные ферменты. В. Ф. Купревич (1949) обнаружил в выделениях корней древесных пород (дуба, березы, тополя, ивы, сосны и ели) большой набор ферментов и среди них каталазу, фенолазу, тирозиназу, аспарагиназу, уреазу, амилазу, протеазу и липазу. Степень активности ферментов в корневых выделениях разных пород различна. Немикоризные корни характеризуются более узким набором ферментов, чем микоризные (Купревич, 1952).

О выделении корнями растений ростовых веществ и витаминов данных мало. Обычно объясняют их присутствие в ризосфере и почве микробным синтезом (Cook a. Lochhead, 1959).

Все перечисленные выше соединения служат хорошим энергетическим материалом для микроорганизмов, развивающихся в ризосфере. Скоплением этих веществ и объясняется усиленное развитие микробов вокруг корней.

Корневые выделения содержат также вещества, тормозящие развитие микроорганизмов (фитонциды), о чем будет сказано ниже.

Различные вещества находятся в корневых выделениях разных растений в неодинаковых количествах. Например, у злаков преобладают сахара и органические кислоты, а у бобовых — аминокислоты и другие азотистые соединения (Virtanen a. Torniainen, 1940).

Корневые выделения микотрофных древесных растений должны отличаться от выделений остальных растений. Они перед поступлением в почву проходят через плотный микоризный чехол, который перехватывает часть соединений нужных для развития микоризных грибов, и выделяет в окружающую почву продукты своей жизнедеятельности.

Вокруг корней травянистых растений микроорганизмы развиваются также за счет часто сменяющихся корневых волосков. Этот источник энергетического материала в ризосфере хорошо микоризованных древесных пород отсутствует.

Все сказанное должно найти отражение в составе микроорганизмов вокруг корней древесных растений.

В ризосфере сельскохозяйственных растений, независимо от климатических и почвенных условий, доминирующей группой микроорганизмов являются неспороносные бактерии. Actinomicetes в ней составляют лишь 1—4%, а грибы лишь доли процента. В ризосфере древесных пород значительно увеличивается роль спороносных бактерий и актиномицетов (рис. 65), что свидетельствует о наличии в их корневых выделениях трудно мобилизуемых органических соединений.

В различных почвенно-климатических условиях под одинаковыми породами соотношение групп микроорганизмов не одинаковое. Количество актиномицетов увеличивается в ризосфере древесных пород с севера на юг. На дерново-подзолистой почве Московской области в ризосфере деревьев процент спороносных бактерий и микроскопических грибов был выше, чем в других почвенно-климатических условиях в ризосфере тех же пород.

Группа неспороносных бактерий в ризосфере древесных пород довольно разнообразна по составу. Здесь встречаются различные представители родов *Pseudomonas* и *Achromobacter*, нитрифицирующие и другие бактерии. Наиболее распространены две первые группы. Среди них есть виды, развивающиеся на мясо-пептонном агаре; другие предпочитают

синтетические среды с минеральным азотом и углеводами; третьи растут на тех и других средах одинаково хорошо. Мы не располагаем надежными методами дифференцировки этих бактерий, поэтому трудно сказать что-либо об их специфике. Можно только утверждать, что роль бактерий, вырастающих на средах с минеральным азотом и углеводами, вблизи корня выше, чем вдали от него. Это видно из табл. 110, взятой из работы Рунова и Мишустинной (1960). Аналогичные результаты получены для дерново-подзолистых почв Московской области (Большакова, 1964).

Т а б л и ц а 110

Соотношение количества бактерий на крахмало-аммиачном (КАА) и мясо-пептонном (МПА) агаре

Порода	Соотношение групп (КАА : МПА)			Порода	Соотношение групп (КАА : МПА)		
	корень	при-корневая почва	контрольная почва		корень	прикорневая почва	контрольная почва
Дуб	7,7	2,7	2,7	Сосна	3,1	3,4	2,0
Береза	22,9	1,6	2,0	Ель	3,4	6,6	0,9
Лиственница . . .	8,7	2,3	1,8				

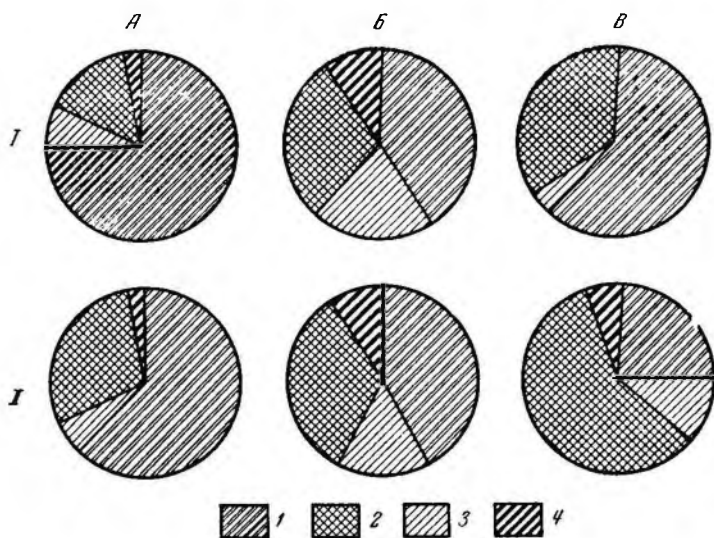


Рис. 65. Соотношение групп микроорганизмов в ризосфере березы (I) и ели (II) (по данным Большаковой)

1 — неспоронные бактерии; 2 — актиномицеты; 3 — споронные бактерии; 4 — микроскопические грибы; А — подзолистая почва; Б — дерново-подзолистая почва; В — выщелоченный чернозем

Имеются данные о наличии в ризосфере древесных пород большого количества олигонитрофильных микроорганизмов, способных довольствоваться следами азота (Частухин и Николаевская, 1962; Самцевич, 1956; Мишустина, 1960; Большакова, 1964). Большая часть этих бактерий является неспоронными.

Споронные бактерии в ризосфере сельскохозяйственных растений составляют доли процента от общего количества микроорганизмов. В ризосфере же древесных пород, по данным микробиологов Лаборатории лесо-

ведения, они достигают 10%. Такие же соотношения можно получить при обработке материалов А. Я. Мантейфель и сотр. (1950) и С. А. Самцевича (1956).

Группа спороносных бактерий легко поддается дифференцировке, поэтому на ней легко проследить специфичность микрофлоры. Состав этой группы микроорганизмов в ризосфере обуславливается главным образом типом почвы.

В табл. 111 показано развитие различных видов этих бактерий в ризосфере березы и ели на почвах разных климатических зон. Мы видим, что в ризосфере пород, выросших на подзолистых почвах Вологодской области, преобладает *Bac. agglomeratus*, а в ризосферах тех же пород на дерново-подзолистой почве и выщелоченном черноземе этот вид спороносных бактерий едва достигает 4%. *Bac. idosus*, наоборот, лучше развивается в дерново-подзолистой и черноземной почве. *Bac. mycoides* лет в ризосфере пород, растущих на подзолистых почвах, и много в дерново-подзолистых. Такое распределение спороносных бактерий в ризосфере деревьев соответствует их развитию в почвах данного типа (Мишустин, 1954).

Т а б л и ц а 111

Состав спороносных бактерий в ризосфере березы и ели на почвах различных климатических зон

Тип почвы	Порода	Количество спор, тыс 1 г почвы	Соотношение групп, %					
			<i>Bac. agglomeratus</i>	<i>Bac. mycoides</i>	<i>Bac. cereus</i>	<i>Bac. mesentericus</i>	<i>Bac. megaterium</i>	<i>Bac. idosus</i>
Подзолистая (Вологодская обл.)	Береза . . .	908	65	0	9	0,3	4	12
	Ель	308	41	0	12	0,5	7	17
Дерново-подзолистая (Московская обл.)	Береза . . .	251	1	14	59	0	1	20
	Ель	205	9	7	13	0	0	68
Выщелоченный чернозем (Орловская обл.)	Береза . . .	4 400	4	5	22	5	2	62
	Ель	11 300	1	11	14	2	5	61

Данных о влиянии состава древостоя на развитие спороносных бактерий в литературе мало. Лишь на дерново-подзолистой почве отмечается повышенное содержание *Bac. cereus* в ризосфере лиственных пород (березы и дуба) в сравнении с хвойными.

В ризосфере древесных растений в значительных количествах развиваются актиномицеты. Состав этой группы микроорганизмов очень мало изучен. Е. В. Рунов и И. Е. Мишустина нашли в ризосфере хвойных пород значительно больше пигментированных форм актиномицетов, чем в ризосфере лиственных. В. С. Большакова обнаружила в прикорневой почве различных пород актиномицеты различных систематических групп. Оказалось, что в ризосфере дуба лучше, чем под другими породами, развиваются актиномицеты серии *Griseus* (по системе Гаузе и др., 1957), актиномицеты серии *Chrysomallus* богато представлены лишь в ризосфере ели.

Активными участниками превращения веществ в лесных почвах являются грибы. Микроскопические грибы обычно составляют до 10% от общего количества микроорганизмов ризосферы древесных растений. Учитывая их большую массу (в сравнении с массой бактерий и актиномицетов), надо полагать, что их роль в превращении веществ прикорневой почвы значительна. В ризосфере сельскохозяйственных растений численность этих грибов невелика. По данным О. И. Пушкинской (1951), вокруг

корней подсолнуха, сахарной свеклы и картофеля развивается в 10 раз меньше грибов, чем в ризосфере деревьев.

Из литературы известен факт повышенного содержания микроскопических грибов в ризосфере древесных пород в сравнении с окружающей почвой. Лишь в ризосфере дуба количество этих грибов иногда было такое же как в контроле или даже ниже (Мантейфель и др., 1950; Большакова, 1964).

Ризосферный эффект для древесных пород в условиях юго-запада СССР (обыкновенный и выщелоченный чернозем, серая лесная почва) равен 10 и выше, в дерново-подзолистой и подзолистой почве он значительно ниже.

Зависимость развития грибов в ризосфере от типа почвы отмечается в работе Рунова и Жданниковой (1960). В условиях средней тайги Вологодской области в ризосфере ели они находили в 4—8 раз больше грибов на болотных почвах, чем на торфяно-перегнойной и подзолистой.

Число микроскопических грибов в ризосфере различных пород не одинаково. Е. В. Рунов и М. Г. Еникеева (1961) наблюдали заторможенность грибных процессов в прикорневой почве дуба в сравнении с таковой клена, ясеня и акации. Для почв Московской и Вологодской областей отмечается лучшее развитие этих грибов в ризосфере лиственных пород в сравнении с хвойными (Рунов и Жданникова, 1960; Большакова, 1964).

Между микроскопическими и высшими базидальными грибами ризосферы существуют, по-видимому, антагонистические взаимоотношения. В ризосфере хвойных пород насчитывают большее число гиф базидальных грибов, чем в ризосфере лиственных. В ризосфере дуба на обыкновенных черноземах их больше, чем в прикорневой зоне ясеня и других пород.

Повышенное содержание грибов в ризосфере наблюдалось у деревьев самого различного возраста. Сизова с сотрудниками (1956, 1961) сравнивали развитие микроскопических грибов вокруг корней березы и дуба в возрасте 1 года, 4, 6, 50 лет и выше и пришли к заключению, что количество грибных зародышей вокруг корней с увеличением возраста дерева увеличивается, достигая максимума в возрасте 40—50 лет, а затем снижается. Аналогичные данные получены Пушкинской (1951) для дуба на обыкновенных черноземах.

Основную массу микроскопических грибов (70—90%) в прикорневой почве (обыкновенный чернозем, выщелоченный чернозем, серая лесная почва) составляют пенициллы. В небольших количествах находятся в ней также *Aspergillus*, *Fusarium*, *Alternaria*. Грибы семейства Мисогасеае и *Trichoderma* составляют здесь также небольшой процент. Значительного различия в составе грибов между породами авторы в этих условиях не находят. В ризосфере деревьев на дерново-подзолистой и торфяно-перегнойной почвах значительно повышается численность грибов семейства Мисогасеае, особенно *Mucor ramannianus*. В прикорневой почве сосны и ели *Mucor ramannianus* составляет 40% от общего количества грибов, а в ризосфере лиственных (береза, дуб) — 2—4%.

Аэробный азотфиксатор — азотобактер — в ризосфере древесных пород, как правило, не обнаруживается. Об этом свидетельствуют работы микробиологов Лаборатории лесоведения (Рунова, Самцевича и Трибунской). Азотобактер удается обнаружить лишь в ризосфере некоторых молодых культур древесных пород в условиях питомника. Так, Н. А. Красильников (1944б) отмечает стимуляцию развития азотобактера в ризосфере акации, но тут же подчеркивает, что у сеянцев других пород (ясеня, клена и ивы) он наблюдал полное устранение его из ризосферы на четвертый год жизни сеянцев. Мантейфель с сотрудниками (1950) находили азотобактер в ризосфере однолетних и двулетних сеянцев дуба. О развитии в ризосфере древесных пород анаэробных азотфиксаторов

(*Clostridium pasteurianum*) данных очень мало, можно назвать лишь работу Мантейфель с сотрудниками (1950), в которой есть указание на наличие этой группы в ризосфере дуба. Однако численность их не превышает того количества, которое развивается в окружающей почве.

В табл. 112, составленной по архивам группы микробиологов Лаборатории лесоведения, представлены данные по развитию нитрифицирующих бактерий в ризосфере различных пород. Из таблицы видно, что при приближении к корню количество нитрификаторов уменьшается, минимума оно достигает на его поверхности. Количество нитрификаторов в ризосфере пород, растущих в более южных районах (на черноземе и серой лесной почве), выше, чем количество их в дерново-подзолистой почве, а в почвах средней тайги в ризосфере березы и ели нитрификаторы обнаружены не были. Под хвойными породами нитрифицирующие бактерии развиваются слабее, чем под лиственными. Несколько отличные результаты получены Мантейфель с сотрудниками (1950). В ризосфере молодого дуба они наблюдали лучшее развитие нитрификаторов, чем в окружающей почве; у 10-летних дубков активность нитрификации была выше, чем у однолетних.

Т а б л и ц а 112

Количество нитрифицирующих бактерий в ризосфере древесных пород

Почва	Порода	Корневая зона			Прикорневая зона		
		май	июль	октябрь	май	июль	октябрь
<i>Вологодская обл.</i>							
Подзолистая	Береза	Не обнаружены			Не обнаружены		
	Ель	Не обнаружены			Не обнаружены		
Торфяно-перегнойная	Береза	Не обнаружены			Не обнаружены		
	Ель	Не обнаружены			Не обнаружены		
<i>Московская обл.</i>							
Дерново-подзолистая	Береза	0	0	0	10	10	100
	Дуб	0	0	10	10	10	1 000
	Сосна	100	0	0	10	10	0
	Ель	0	0	0	0	10	1 000
<i>Орловская обл.</i>							
Выщелоченный чернозем	Береза	0	100	1000	0	0	1 000 000
	Дуб	100	0	1000	0	0	100 000
	Лиственница	0	0	1000	0	0	10 000
	Сосна	0	0	100	0	0	10 000
	Ель	0	0	100	0	0	10 000
<i>Луганская обл.</i>							
Обыкновенный чернозем	Дуб	0	0	—*	100	100	—
	Клен	100	0	—	100	1000	—
	Ясень	0	0	—	100	100	—
	Акация	0	0	—	1000	1000	—

* Тире — данных нет.

Вопрос о распространении в ризосфере древесных пород денитрифицирующих бактерий почти не изучался. Известны лишь работы Мантейфель с сотрудниками (1950) и Нетте (1955) о развитии их в ризосфере дуба. Первые не нашли существенных различий в содержании их в ризо-

сфере и почве, вторая констатирует повышение числа денитрифицирующих бактерий вблизи корня в 10—100 раз. Выделенные Нетте из ризосферы дуба денитрифицирующие бактерии представляют собой мелкие неподвижные палочки из рода *Pseudomonas* и *Achromobacter*. Большинство их является в то же время и аммонификаторами.

Разрушение клетчатки в ризосфере осуществляется так же, как и в почве, бактериями (аэробными и анаэробными), грибами и актиномицетами. Данные по этому вопросу можно найти в работах Рунова с сотрудниками, Самцевича (1956) и Мантейфель с сотрудниками (1950).

В большинстве перечисленных работ отмечается повышенное содержание аэробных целлюлозных микроорганизмов в ризосфере в сравнении с окружающей почвой. Однако на темно-каштановых почвах Камышина (Мантейфель и др., 1950), на дерново-подзолистой почве Московской области (Большакова, 1964) и в болотных и подзолистых почвах средней тайги Вологодской области (Рунов и Жданникова, 1960) этого повышения не наблюдалось. Там количество целлюлозных микроорганизмов одинаково в ризосфере и окружающей почве.

Среди разрушающих клетчатку бактерий в ризосфере чаще всего встречается *Cytophaga*, из грибов *Demathium*. Под разными породами развитие этих микроорганизмов идет по-разному. Е. В. Рунов и М. Г. Еникеева (1961) в ризосфере клена наблюдали преобладание бактериального разложения клетчатки, а в ризосфере дуба и ясеня — грибного. Е. В. Рунов и И. Е. Мишустина (1960) на выщелоченном черноземе отмечают преобладание бактерий — разрушителей клетчатки в ризосфере всех изучаемых пород. Грибы и актиномицеты этой же группы значительно лучше развиваются в ризосфере дуба и хвойных пород, чем в ризосфере березы.

Сравнивая развитие целлюлозоразрушающих микроорганизмов под березой и елью на подзолистой почве, Е. В. Рунов и Е. Н. Жданникова (1960) отмечают лучшее развитие их в ризосфере ели. Целлюлозные микроорганизмы представлены здесь главным образом бактериальными формами. По данным Самцевича (1956) разрушители клетчатки значительно лучше развиваются под елью, чем под дубом, ясенем и лиственницей.

Наряду с соединениями, легко используемыми микроорганизмами для конструктивного и энергетического обмена веществ, в корнях растений содержатся также антибиотические вещества, ограничивающие развитие некоторых микроорганизмов. Этот момент является существенным фактором как при отборе специфической микрофлоры ризосферы древесных пород, так и в процессах разложения корневых остатков. Вещества фитонцидной природы могут входить в состав корневых выделений травяных, древесных и кустарниковых растений.

Роль фитонцидов корней травянистых растений в отборе микрофлоры была изучена Метцем (Metz, 1955). Он получал корневые соки различных растений (*Ranunculus acer*, *Mercurialis annua* и др.) и обнаружил угнетающее действие их на микрофлору. Микроорганизмы, выделенные с поверхности корней растений, обладающих сильным фитонцидным действием, как правило, не угнетались соками из корней этих же растений.

Сильно токсичные растения угнетающе действовали на микроорганизмы, выделенные как из почвы, так и с корней растений, не содержащих угнетающих веществ. Стерильные культуры растений с чувствительными и устойчивыми микроорганизмами дали результаты, совпадающие с действием корневых соков.

Автор приходит к заключению, что токсические вещества выделяются из корней в окружающую среду и что специфический состав ризосферной микрофлоры определяется не только различной утилизацией стимулирующих и усвояемых веществ корневых выделений, но и избирательным

действием угнетающих веществ, которые ограничивают развитие определенных групп микроорганизмов.

Сведения о природе фитонцидных веществ, входящих в состав корневых выделений древесных и кустарниковых растений, сравнительно ограничены. Корни гваюлы, например, выделяют транс-цианаминовую кислоту, токсичную для самой же гваюлы (Bonner, 1950). Более подробно исследованы угнетающие вещества у плодовых деревьев, что связано с изучением плохого возобновления в цитрусовых, персиковых и других садах. В корнях персика содержится амигдалин (Patrick, 1955), причем в мелких корнях его больше, чем в крупных (Ward a. Durkee, 1956). В корнях яблони содержится флоридин, подавляющий развитие микроорганизмов. Промежуточные продукты его распада угнетают рост семян яблони (Bögger, 1958). Содержащийся в орехе юглон задерживает развитие бактерий и токсичен для корней ореха (Дроботько и Айзенман, 1958).

Изучение фитонцидных веществ в корнях различных древесных и кустарниковых пород проводилось в б. Институте леса АН СССР (Рунов с сотрудниками).

Некоторое представление о механизме воздействия корневых систем отдельных пород на микрофлору дают исследования реакции микроорганизмов на корневые соки или водные вытяжки из корней.

Показано, что в корнях хвойных и лиственных одновозрастных (25-летних) пород на выщелоченном черноземе содержатся вещества, в разной степени токсичные для микроорганизмов. Сильным фитонцидным действием обладают корни лиственницы и лиственных пород — дуба и березы. Корни хвойных — ели и сосны — менее фитонцидны, особенно сосна. Среди пород, произрастающих в степной зоне (Луганская область), наибольшее антимикробное действие отмечалось в вытяжках из корней ясеня и дуба, затем береста и клена. Корни кустарниковых растений — акации и жимолости — очень слабо фитонцидны.

Различные представители почвенной микрофлоры по-разному реагируют на фитонцидные свойства корней (табл. 113). Наиболее чувствительна группа актиномицетов. Микроскопические же грибы, как правило, не угнетаются вытяжками, а в некоторых случаях их рост даже стимулируется. Неспорообразующие бактерии более стойки к фитонцидам, чем спорообразующие бактерии.

Фитонцидные свойства корней растений зависят от ряда причин; почвенно-климатических условий, местообитания растений, фаз их развития

Т а б л и ц а 113

Влияние вытяжек из корней древесных пород на почвенную микрофлору (в % культур, подавляемых вытяжками)

Вытяжки из корней	Неспорообразующие бактерии				Спорообразующие бактерии			Актиномицеты	[Микроскопические грибы]			
	желтопигментные типа <i>Ps. aeruginosa</i>	неспорообразующие на МПА	неспорообразующие на КАА	<i>Bac. mycoides</i>	<i>Bac. megaterium</i>	<i>Bac. idiosus</i>	<i>Mucor</i>		<i>Penicillium</i>	<i>Cladosporium</i>	<i>Trichoderma</i>	
Ели	71	45	82	100	100	100	87	0	0	0	0	
Сосны	48	31	65	100	50	91	55	0	0	0	0	
Лиственницы . . .	84	79	100	100	100	100	100	30	0	0	0	
Березы	55	43	88	100	60	58	92	10	0	0	0	
Дуба	77	67	94	100	100	100	95	50	0	0	0	
Количество испытанных культур	31	58	17	14	10	12	60	10	32	7	7	

и т. д. Метц, например, отмечает, что у *Ranunculus acer* в период вегетации содержание токсических веществ значительно меньше, чем в период плодоношения. У древесных пород, по данным Е. В. Рунова с сотрудниками, также отмечаются колебания фитонцидности корневых вытяжек по фазам развития растений и с возрастом древостоя.

Качественный и количественный состав ризосферной микрофлоры также изменяется по фазам развития растений, причем в некоторых случаях наблюдается зависимость между ним и фитонцидностью корней. Специальных исследований по этому вопросу не проводилось, но, по-видимому, следует полагать, что посредством фитонцидных веществ древесные и кустарниковые растения регулируют микробиологические процессы в корневой зоне. Благодаря утилизируемым и фитонцидным веществам, содержащимся в корневых выделениях, устанавливается биологический баланс между растением и микроорганизмами. Здесь же проявляется и другая сторона взаимодействия растений и микроорганизмов: с одной стороны, многие бактерии могут разлагать некоторые токсические корневые выделения, с другой стороны, микробы являются важными конкурентами за питательные вещества.

Фитонцидность корней является не только одним из факторов, определяющих в известной мере взаимоотношения микроорганизмов и древесных растений. Ее изучение способствует расшифровке сложных явлений взаимного влияния высших растений. Ингибиторное действие корневых вытяжек древесных и кустарниковых растений распространяется на ряд древесных и травяных растений. Это выявляется проращиванием семян древесных и травянистых растений на вытяжках из корней различных древесных пород (табл. 114).

Т а б л и ц а 114

Влияние вытяжек из корней древесных пород на рост всходов пшеницы, ели и сосны
(в % к контролю, Егорова, 1962)

Растение	Вытяжки из корней				
	ели	сосны	лиственницы	березы	дуба
Пшеница:					
проростки . . .	61	58	37	82	74
корни	45	44	15	48	59
Ель:					
проростки . . .	83	108	63	110	93
корни	65	70	20	60	55
Сосна:					
проростки . . .	93	70	69	70	82
корни	82	60	53	53	53

Тормозящее действие экстрактов проявляется в первую очередь на росте корешков пшеницы, ели и сосны, менее угнетаются проростки. Так же как в отношении микроорганизмов, наиболее сильным ингибиторным действием на развитие всходов обладает лиственница. Следует отметить, что вытяжкой из корней лиственницы сильно угнетаются корешки проросших семян ели. Вытяжки из корней лиственных пород несколько сильнее угнетают развитие всходов ели и сосны, чем вытяжки из корней хвойных пород. Развитие пшеницы заметнее тормозится вытяжками из корней хвойных, чем лиственных.

Весьма интересным фактом является влияние корневых экстрактов на развитие всходов ряда лугово-степных растений (табл. 115). Корневые экстракты деревьев и кустарников в различной степени подавляют рост степных травяных растений.

Т а б л и ц а 115

*Влияние корневых вытяжек на рост всходов лугово-степных трав
(в % к контролю, Рунов и Еникеева, 1963)*

Растение	Вытяжки из корней					
	дуба	клена	ясеня	береста	жимолости	акаций желтой
Пырей ползучий						
проростки	75	38	80	108	25	42
корни	30	20	15	65	10	0
Костер растопыренный						
проростки	54	46	0	76	0	0
корни	18	0	0	20	0	0
Овсяница луговая						
проростки	73	64	64	64	36	36
корни	47	67	20	80	27	20
Типчак						
проростки	25	62	25	62	0	25
корни	28	82	0	46	18	9
Липучка						
проростки	43	57	62	43	15	28
корни	17	56	6	11	6	28
Шалфей лесной						
проростки	76	76	106	94	76	41
корни	22	55	13	42	42	3

Наиболее чувствительными оказались костер растопыренный, затем (в нисходящем порядке) липучка ежовая, типчак, пырей ползучий, овсяница луговая и шалфей лесной. Следует отметить, что не всегда наблюдалась одинаковая степень угнетающего действия на всхожесть и развитие проростков: в некоторых случаях вытяжки тормозят скорость прорастания семян, но не влияют на длину проростков и корней, и наоборот.

Природа веществ, обуславливающих фитонцидные свойства корневых экстрактов, мало изучена. Фитонцидные вещества термостойки — их угнетающее действие не снижается при прогревании и автоклавировании. Усреднение экстрактов из корней до нейтральной или слабощелочной реакции также не снижает их токсического действия.

Предварительные исследования (по методу разделения антибиотиков хроматографией на бумаге) позволяют полагать, что токсическое действие корневых вытяжек в известной степени обусловлено наличием фенольных соединений, входящих в состав дубильных веществ. Известно, что водные вытяжки из растительных остатков травяных растений (главным образом, злаковых), содержащие различные фенольные соединения, в частности параоксибензойную кислоту, угнетающе действуют на рост и развитие высших растений (Winter u. Schönbeck, 1953; Börner, 1955). Изучая действие этой кислоты на микроорганизмы Кнэзель (Knösel, 1958) обнаружил, что развитие большинства микроскопических грибов, часто встречающихся в почве, стимулировалось при использовании *П*-оксибензойной

кислоты в качестве источника углерода. Развитие актиномицетов в чистой культуре с добавлением *l*-оксибензойной кислоты сильно подавляется. Спорозисные бактерии развиваются при сравнительно высоких концентрациях этой кислоты.

Действие на микроорганизмы вытяжек из корней древесных пород, содержащих сравнительно большое количество дубильных веществ (лиственница и дуб), в основном аналогично действию *l*-оксибензойной кислоты. Это также является косвенным показателем связи токсического начала с фенольными группировками. Однако токсичность корневых вытяжек древесных растений может быть обусловлена и иными веществами, в зависимости от биологических особенностей породы.

ВЛИЯНИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ НА ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ

Микробы в почве, а особенно в ризосфере древесных пород, осуществляют самые разнообразные процессы превращения органических и минеральных веществ, что не может не сказаться на росте и развитии растений. С микрофлорой прикорневой зоны тесно связано питание растений. Вопрос о роли микроорганизмов в питании растений, в создании эффективного плодородия почв и в повышении производительности древесостоев (так же как в повышении урожайности сельскохозяйственных культур) является предметом обсуждений. Накапливается все больше и больше экспериментального материала, который убедительно говорит о большом значении микробиологического фактора в росте и развитии растений.

Основная роль микроорганизмов в питании растений заключается в образовании доступных для растений минеральных веществ, освобождающихся в процессе разложения растительных остатков и корневых выделений. Однако дело не ограничивается этим.

Микроорганизмы ризосферы продуктами своего метаболизма оказывают непосредственное влияние на рост растений. Одни представители микробов стимулируют, другие угнетают рост и развитие их.

В процессе жизнедеятельности бактерии выделяют самые различные биотически активные вещества — биотин, тиамин, рибофлавин, ауксины, витамин В₁₂, никотиновую и пантотеновую кислоты и еще ряд подобных соединений.

Способность усвоения растением продуктов метаболизма микробов была показана на примере антибиотиков исследованиями Н. А. Красильникова. Растения могут усваивать также аминокислоты и другие органические соединения.

Использование продуктов жизнедеятельности микроорганизмов древесными растениями была показана в работе А. И. Ахромейко и В. А. Шестаковой (1958). К культурам *Azotobacter chroococcum*, *Pseudomonas fluorescens* и дрожжей прибавлялся меченый Р³², затем выросшие культуры вносились в песчаный субстрат, на котором выращивались сеянцы дуба и ясеня. В тканях растений через некоторое время был обнаружен Р³², причем в сеянцах дуба фосфора было обнаружено больше, чем у ясеня.

Установлено, что растения, выросшие в стерильных условиях и в присутствии микроорганизмов, питаются различно и имеют иной состав веществ в своих тканях. Существенные различия наблюдаются в составе аминокислот и фосфорных органических соединений (Ратнер и Колосов, 1954; Котелев, 1955; Красильников, Котелев, 1956).

Поглощение питательных веществ из субстрата в стерильных и нестерильных условиях происходит у растений также различно. Микроорганизмы не только поставляют растениям дополнительное питание продуктами своего метаболизма, в их присутствии усиливается поглощение элементов питания корневой системой.

Предпосевная обработка семян некоторыми культурами микроорганизмов положительно влияет на развитие молодых сеянцев древесных пород.

По данным П. Е. Малышкина (1951), корневая система и надземная часть молодых дубков при заражении желудей *Azotobacter* и *Trichoderma lignorum* оказалась на 20—40% более развитой, чем у контрольных растений. Автор утверждает, что азотобактер и триходерма не только сохраняются в ризосфере однолетних дубков, но и прекрасно развиваются. Другие микроорганизмы (*Bac. mycoides*, бактерии типа *Pseudomonas* и гриб *Tieghemella glauca*) не оказывают заметного влияния на рост дуба. *Pseudomonas* и гриб быстро исчезли из ризосферы растущих дубков.

Предпосевная обработка азотобактером семян ели, сосны, лиственницы сибирской, акации белой и желтой повышают их всхожесть. Внесение азотобактера способствует большему накоплению хлорофилла в листьях древесных пород (Пономарева А. В., 1951, 1953). Усиление роста молодых сеянцев клена, ясеня и акации при обработке семян азотобактером на бедных органическим веществом серых лесных почвах Свердловской области отмечает Трибунская (1950).

Следует отметить, что микроорганизмы почвы способны утилизировать вредные для роста растений соединения, выделяющиеся в процессе жизнедеятельности самих растений и некоторых микробов.

Дальнейшее изучение влияния микроорганизмов на рост и на питание растений должно оказать существенную помощь в борьбе за повышение плодородия почв и увеличение производительности древостоев.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВЫСШИХ ШЛЯПНЫХ ГРИБОВ И ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

В обмене веществ и энергии в лесном биогеоценозе большую роль играют высшие шляпные грибы, образующие микоризу на корнях высших растений. Рост деревьев определяется не только типом почвы, обеспеченностью водой, элементами питания, светом и т. д., он зависит также от развития микоризообразующих грибов, обуславливающих микотрофный тип питания растений. Образующие микоризу грибы являются посредниками в обмене веществ между почвой и растением. У большинства древесных пород грибы, образующие микоризу, выполняют функции корневых волосков.

В зависимости от анатомического строения различают три типа микориз: эктотрофную, эндотрофную и эктоэндотрофную. Подавляющее большинство древесных пород (хвойные — ель, сосна, лиственница и др., лиственные — дуб, береза, осина и др.) обладает, как правило, эктотрофной микоризой, характеризующейся образованием грибного чехла, редукцией корневых волосков и наличием грибных гиф между клетками коровой паренхимы. Эндотрофная микориза, при которой корневые волоски не редуцируются и грибной чехол отсутствует, а гифы гриба проникают внутрь клеток коры корня, встречается, как правило, у травянистых растений, реже — у кустарников (акация, вереска).

Микоризы хвойных и лиственных пород в большинстве случаев образуются базидиомицетами, причем в основном гименомицетами и в редких случаях гастромицетами. Из гименомицетов наиболее часто образуют микоризу представители рода *Boletus*: *B. edulis* (белый гриб), *B. luteus* (масленок поздний), *B. bovinus* (козляк), *B. scaber* (березовик), представители родов *Lactarius* (рыжик, горькушка и др.), *Amanita* (мухоморы) и др. Из гастромицетов микоризу образуют *Scleroderma* и *Rhizopogon*.

Большинство грибов-микоризообразователей мало специализированы и способны образовывать микоризу у разных деревьев. Это, например, *Amanita muscaria*, некоторые виды рода *Boletus*, *Lactarius* и др. В силу

этого у одного и того же дерева встречаются микоризы, образованные различными грибами. Однако имеются и строго специализированные микоризообразователи, например *Boletus elegans* (масленок), образующий микоризу только у лиственницы.

Итоги морфологических, экологических и анатомических исследований по микоризе весьма подробно освещены в сводках Мелина (Melin, 1925), Харли (Harley, 1959), Лобанова (1953), Шемахановой (1962).

Весьма сложны и менее выяснены, чем анатомические и морфологические вопросы, взаимоотношения грибов-микоризообразователей и древесных растений. Часть исследователей рассматривает микоризообразующие грибы в качестве паразитов растения-хозяина (Каменский, 1886; Weyland, 1912; Romell, 1939, и др.). Однако большинство авторов считает, что грибы, образующие микоризу, приносят пользу растению (Бараней, 1940; Высоцкий, 1929; Melin, 1925; Мишустин и др., 1951; Лобанов, 1953; Шемаханова, 1962, и др.). При отсутствии микоризы семена древесных пород либо плохо растут, либо погибают совсем. Существует и третья точка зрения, согласно которой микоризообразующие грибы могут играть как положительную, так и отрицательную роль в жизни растений, в зависимости от физиологического состояния растения-хозяина (Костычев, 1933; Ячевский, 1933; Купревич, 1947, и др.).

В настоящее время большинством исследователей микоризы древесных растений рассматриваются как симбиотические ассоциации, в которых получают определенную выгоду как растение, так и гриб.

Микоризообразующие грибы благоприятно влияют на минеральное питание древесных растений и усиливают общую метаболическую активность корней растений (McComb, Criffith, 1946; Simkover, Shenefelt, 1951; Harley, Brierley, 1955; Melin, Nilson, 1955; Morrison, 1961, 1962a, в, и др.). Они способствуют снабжению растений азотом, фосфором, калием, кальцием, магнием, железом. Микоризные растения содержат, как правило, больше азота, фосфора, калия (Hatch, 1936; Harley, 1937, 1952; McComb, 1943; Kramer, Wilbur, 1949; Melin, Nilson, 1950, и др.). Гриб *Boletus luteus*, образующий микоризу у сосны, весьма благоприятно влияет на фосфорное питание дерева (Stone, 1949). Имеющие микоризу дубки поглощают P^{32} интенсивнее, чем дубки без микоризы (Шемаханова, 1955a; Тарабин, 1961).

Кроме того, микоризные грибы способствуют усвоению растением минеральных веществ (например, фосфора) из трудно доступных для растения соединений (например, апатит, полевой шпат, трехкальциевый фосфат и калий из слюды и силикатов гравия) (Stone, 1949; Wilde, 1954; Эглите, 1958; Шемаханова, 1962). По данным Купревича (1952), корни растений, не имеющих микоризы, характеризуются более узким набором ферментов, чем имеющие микоризу, и более низкой их активностью. Некоторые исследователи считают, что при помощи микоризообразующих грибов усиливается ассимиляция не только минеральных, но и органических соединений (Melin, Nilson, 1953). Данные Мелина и Нильсона, полученные с применением N^{32} , показали, что недезаминированная глутаминовая кислота, находящаяся в растворе, переходит из гриба в растение-хозяина. Труднодоступные для растения органические вещества, согласно данным ряда исследователей, также могут усваиваться микоризообразующими грибами, однако этот вопрос окончательно еще не разрешен.

Микориза улучшает снабжение растений водой (Худяков, 1951; Рунов, 1955). По данным Шемахановой (1962), микоризообразующие грибы снабжают растение витаминами, главным образом группы В (биотин, пантотеновая и никотиновая кислоты) и другими дополнительными факторами роста.

Физиологические функции древесных пород, имеющих микоризу, существенно отличаются от функций немикоризных деревьев. У микориз-

ных семян дуба наблюдается тенденция к повышению интенсивности транспирации (Шемаханова, 1955б; Самцевич, 1958). У микоризованных семян сосны, и в меньшей мере у семян дуба, отмечается увеличенное содержание хлорофилла, усиливается активность корневых систем.

Гриб, в свою очередь, получает от растения простые углеводы, что было ясно показано в работах Мелина и Нильсона (Melin a. Nilson, 1957) при помощи изотопа C^{14} . Гриб получает также некоторые другие вещества (аминокислоты, фосфатиды, минеральные вещества и т. д.). На тесную зависимость гриба от растения-симбионта указывает тот факт, что плодовые тела грибов появляются только при наличии растительного компонента. В чистой культуре и при нарушении связи с растением гриб плодовых тел не образует.

Большинство исследователей отмечает общее положительное влияние микориз на развитие растений. Прирост деревьев, высота, диаметр ствола и другие показатели находятся в прямой зависимости от степени микоризности деревьев. Чем больше развита микориза, тем лучше рост деревьев. Образование микориз зависит от ряда условий. Так, в черничниках имеются наиболее благоприятные условия для развития микориз на корнях ели и сосны по сравнению с кисличниками (Лобанов, 1962). Большое значение для образования микоризы имеет тип почвы. В черноземных почвах микориза образуется лучше, чем на темно-каштановых почвах и светло-каштановых. У хвойных лучшее микоризообразование отмечается на малоплодородных почвах. Удобрение же минеральными солями (NPK) угнетает образование у них микоризы. Избыточное удобрение ведет к недостаточному образованию микориз и к последующей плохой приживаемости семян в северных районах на бедных почвах (Björkman, 1956; Лобанов, 1960, и др.).

Важную роль при образовании микоризы имеет соотношение N : P. В условиях вегетационного опыта микориза образуется у растений при умеренном снабжении азотом и фосфором (Трубецкова и др., 1955; Шемаханова, 1962).

Образование микориз зависит от интенсивности света. Сильное освещение стимулирует его. А. А. Власов (1955), Е. Н. Мипустин (1955), С. А. Самцевич (1955а) отмечают необходимость достаточного количества влаги для успешного микоризообразования в степных и лесостепных районах.

Микоризация растений с целью улучшения роста древесных насаждений является одним из условий успешного лесоразведения. Многие авторы считают необходимым внесение микоризной земли для обогащения почвы грибами-микоризообразователями при посадке леса в условиях степи (Лисин, 1949; Красовская и Смирнова, 1950; Лобанова, 1952; Шемаханова, 1962, и др.). Благоприятно влияет на рост семян дуба и сосны также применение чистых культур микоризообразующих грибов (Рунов, 1952, 1955). Большинство исследователей наблюдало положительное действие микоризации в первые годы жизни семян. Однако Шемаханова (1962) приводит данные, свидетельствующие о том, что эффект этот сохраняется до девятилетнего возраста.

МИКРООРГАНИЗМЫ И АТМОСФЕРА

Атмосферные условия оказывают весьма существенное влияние на микробиологические процессы в лесных биогеоценозах. В северных районах эти процессы лимитируются недостатком тепла при достаточном увлажнении. В зонах недостаточного увлажнения, при оптимальных температурных условиях, развитие микроорганизмов ограничивается недостатком влаги. Не только тип почвы, т. е. содержание в ней

органических и минеральных веществ, формирует почвенную микрофлору. Направленность и интенсивность микробиологических процессов в почвах с одинаковым содержанием органического вещества и других веществ находится в тесной зависимости от гидроклиматических условий.

Сезонная динамика микрофлоры, т. е. периодичность в напряженности микробиологических процессов в почвах, непосредственно связана с климатическим фактором. В зоне средней тайги (Вологодская область) максимум развития микрофлоры в лесных почвах отмечается в конце лета, после достаточного прогревания почвы. В лесных почвах южной тайги (Московская область), в лесостепной и степной зонах (Орловская и Воронежская области) интенсивность микробиологических процессов падает в основном на весенние и отчасти на осенние месяцы. Летом с понижением влажности почвы деятельность микроорганизмов несколько затухает. В южных степях (Кировоградская область, Молдавия) при сравнительно теплой и влажной зиме большие количества микроорганизмов насчитываются в зимние месяцы.

На ход микробиологических процессов, несомненно, влияет микроклимат под пологом леса и его изменения при вырубке леса.

В свою очередь, в результате жизнедеятельности микроорганизмов нижние слои воздуха под пологом леса обогащаются углекислотой, что, безусловно, сказывается на углеродном питании растений.

Микроорганизмы с током воздуха заносятся в верхние слои атмосферы. При большом загрязнении воздуха выживаемость бактерий в воздухе довольно значительна на большой высоте. Несовершенные грибы обнаруживаются на высоте 22 108 м. Над лесными массивами, так же как над полями, в воздухе содержится в несколько раз меньше бактерий, чем над городами. По данным Я. Г. Кишко (1961), над Львовом на высоте 250 м содержится 1176 микроорганизмов в 1 м³ воздуха, над полем — 628, над лесом — 662. При этом микрофлора воздуха над лесом по качественным показателям отличается от микрофлоры воздуха над городом. Над городом преобладают пигментные формы, меньше споровых и еще меньше грибов. Воздух над лесом весьма насыщен грибами (50% от общего числа микроорганизмов), а пигментных бактерий очень мало.

Токи воздуха могут переносить микроорганизмы на значительное расстояние — десятки и даже сотни километров.

Большой интерес представляет изучение эпифитной микрофлоры, находящейся на листьях, коре, семенах деревьев. Однако вопрос этот в отношении древесных пород начал изучаться только в последнее время.

МИКРООРГАНИЗМЫ И ЖИВОТНЫЙ МИР

Не касаясь патогенных микроорганизмов и микрофлоры, обитающей в кишечниках, следует сказать, что прямое влияние почвенных микроорганизмов на жизнь животных практически не проявляется. Но после смерти животных, птиц, насекомых и т. д. их трупы становятся достоянием микроорганизмов, минерализующих животные остатки. Очевидно, что пропорционально населенности леса различными животными и птицами идет и поступление в почву минеральных веществ, освобождающихся при разложении трупов.

Косвенно взаимосвязь микрофлоры и жизнедеятельности животных, особенно травоядных и птиц, осуществляется через влияние численности микробов на рост различных растений, служащих пищей животным. Однако конкретных данных на этот счет в литературе нет.

Животные влияют на микробиологическую деятельность в лесных почвах, воздействуя на подстилку и почву. Различные животные, пере-

мешивая подстилку с почвой, разрыхляя почву, делая в ней ходы, способствуют развитию микрофлоры и тем самым усиливают процессы разложения растительных остатков в лесу. Благодаря проникновению микроорганизмов по ходам животных, в круговорот веществ вовлекаются более глубокие слои почвы, усиливается их гумификация.

Особенно большую роль в разложении подстилки и древесины играют различные насекомые. Перерабатывая подстилку и стачивая древесину, они создают благоприятные условия для развития микроорганизмов. В присутствии насекомых и дождевых червей разложение лесной подстилки идет быстрее.

ВЛИЯНИЕ ЛЕСОХОЗЯЙСТВЕННЫХ МЕРОПРИЯТИЙ НА МИКРОФЛОРУ ЛЕСНЫХ ПОЧВ

Направленность микробиологических процессов в лесных почвах заметно изменяется в результате хозяйственной деятельности человека. Для успешного лесоразведения в степных и лесостепных районах требуется всестороннее изучение условий произрастания леса. Изучение микробиологических процессов в почвах при посадке леса способствует разработке теоретических основ лесоразведения и разрешению ряда практических вопросов, связанных с правильным подбором пород и с влиянием лесопосадок на плодородие почв.

Микробиологические исследования показали, что в почвах под лесными полосами процессы, вызываемые микробами, идут значительно интенсивнее, чем в неокультуренных почвах. Разложение органических веществ почвы и отмерших частей растений, перевод в доступную для растений форму питательных элементов протекает здесь сравнительно быстрее, что способствует лучшему росту растений.

При посадках леса в процесс превращения органических и минеральных веществ микроорганизмами вовлекаются более глубокие горизонты почвы, чем на залежах. Микроорганизмы под лесными полосами встречаются на значительно большей глубине, чем в целинных и пахотных почвах, благодаря глубокому проникновению в почву корней древесных пород. Для правильного подбора пород необходимо учитывать микробиологический фактор. Так, установлено, что в чистых дубовых насаждениях микробиологические процессы несколько депрессированы по сравнению со смешанными посадками. Очевидно, в смешанных насаждениях разложение растительных остатков протекает энергичнее, чем в чисто дубовых.

Микрофлора почвы в лесополосах изучалась И. Е. Брежневым (1950а, б), А. Я. Мантейфель с сотр. (1950), З. М. Рященко и Т. А. Рюминой, М. Н. Поповой (1952), А. Я. Слесаренко (1952), С. Ф. Морочковским (1953), Е. И. Козловой (1955), М. А. Винокуровым, Р. К. Даутовым, А. В. Колосковой (1959) и др.

К изменению численности и состава микрофлоры приводят лесоводственные мероприятия, связанные с вырубкой леса. Изучение направленности микробиологических процессов в почве вырубок тесно связано с расшифровкой вопросов возобновления леса.

Вырубка леса в большинстве случаев приводит к интенсификации микробиологических процессов, благодаря обогащению почвы растительными остатками (Бурсова, 1955; Truhlar, 1958; Творогова, 1959; Шубин и Попов, 1959; Пушкинская, 1962).

Изучалось влияние осветительной рубки в хвойных насаждениях на микробиологические процессы (Bernat, Novotna, 1955). В осветленных насаждениях количество грибов упало с 1,4 млн. на 1 г почвы до 800 тыс., а количество аммонифицирующих бактерий при осветлении

повысилось с 13 до 36 млн.; особенно повысилось содержание спорообразующих бактерий.

При изучении котловинного способа возобновления леса (Чехословакия) отмечено уменьшение грибов и увеличение аммонификаторов, способных расти на мясо-пептонном агаре (Bartlova, Kezderkova и Venclikova, 1955).

В зоне сухой степи рубки ухода в дубово-ясеневых насаждениях с подлеском из акации желтой способствуют усилению микробиологической деятельности в лесных почвах. Удаление из насаждения акации желтой влечет за собой снижение численности целлюлозоразлагающих бактерий.

На луговиковых и кипрейно-паловых вырубках, характерных для северной и средней подзон тайги при сплошных концентрированных рубках леса, также отмечается увеличение численности микрофлоры (Творогова, 1959).

При луговиковой вырубке в почве в первый год увеличивается содержание аммонификаторов, а в последующие годы оно падает. В почве кипрейно-паловой вырубке отмечается большее увеличение микрофлоры (аммонификаторов, нитрификаторов), чем в луговиковой вырубке, которое сохраняется до 8 лет (табл. 116).

В подстилках кипрейно-паловых вырубок на четвертый-пятый год значительно увеличивается содержание нитрифицирующих и целлюлозоразрушающих микроорганизмов. Огневая очистка лесосек весьма сильно

Т а б л и ц а 116

Содержание микроорганизмов в почве луговиковых и кипрейно-паловых вырубок равного возраста
(Творогова, 1959)

Горизонт	Варианты	Количество клеток микробов в 1 г почвы, тыс.						маслянистые
		бактерии на МПА	грибы	нитрифицирующие бактерии	денитрифицирующие бактерии		аэробные целлюлозоразрушающие	
					I фаза	II фаза		
<i>Луговиковая вырубка</i>								
A ₀	Ельник черничник свежий	230 000	40	0,14	3800	20	3	1300
	Вырубка 1 год . . .	240 000	22	2,00	2800	20	28	800
	Вырубка 5 лет . . .	124 000	27	0,17	2200	5	0,37	380
	Вырубка 8 » . . .	36 000	17	0,30	3400	4	3,3	2800
A ₂	Ельник черничник свежий	15 000	4,3	—	470	—	—	24
	Вырубка 1 год . . .	96 000	0,22	—	1200	2,4	—	143
	Вырубка 5 лет . . .	30 000	—	—	1300	—	—	104
	Вырубка 8 » . . .	33 000	—	—	900	—	—	27
<i>Кипрейно-паловая вырубка</i>								
A ₀	Ельник черничник свежий	230 000	40	0,14	3800	20	8	1300
	Вырубка 1 год . . .	360 000	4	20,0	3900	700	30	2500
	Вырубка 5 лет . . .	210 000	—	21,0	4000	3100	30	830
	Вырубка 8 » . . .	96 000	15	—	2100	—	0,77	1300
A ₂	Ельник черничник свежий	15 000	4,3	—	470	—	—	24
	Вырубка 1 год . . .	80 000	—	2600	850	116	—	140
	Вырубка 5 лет . . .	98 000	—	400	820	111	—	230
	Вырубка 8 » . . .	42 000	1,9	—	1350	—	—	34

влияет на микрофлору почвы. В большинстве случаев после пожаров в лесных почвах отмечается увеличение численности микроорганизмов.

Н. Н. Сушкина (1931) изучала действие огня в хвойных лесах с примесью листовых на суглинистых и супесчаных почвах Ленинградской области. После обжига энергично развиваются процессы денитрификации и маслянокислого брожения. Отмечается также усиление нитрификационного процесса (Hesselman, 1916—1917; Сушкина, 1933). По данным Е. В. Рунова и Е. Н. Жданниковой (1962), уже через месяц после обжига усиливается микробиологическая деятельность, причем наиболее резкое увеличение отмечается в верхнем слое 0—1 см. В более глубоких горизонтах сдвиги микробного населения мало заметны. Максимальное увеличение численности микробов наблюдается через 3 месяца и через год после обжига, затем численность микрофлоры снижается. Среди микроорганизмов особенно увеличивается в первое время число бактерий. Количество микроскопических грибов сначала падает, потом, через 3 месяца, начинает возрастать. В первый год после обжига усиливается развитие целлюлозоразлагающих и нитрифицирующих микроорганизмов.

По исследованиям в Бельгийском Конго, древесная зола вызывает быстрое увеличение численности микробов, особенно бактерий (Meikljohn, 1955). Сразу же после обжига микробиологическая деятельность резко падает, иногда грибы исчезают совсем, но уже через 1-2 месяца численность микроорганизмов превышает контроль. Отмечается также усиление маслянокислого брожения и падение нитрификации в первое время после обжига. Корбет (Corbet, 1934) в Малайе после выжигания лесов установил значительное увеличение числа бактерий, грибов и актиномицетов. Такой подъем микрофлоры после обжига объясняется поступлением в почву питательных элементов, изменением рН и прочими факторами.

Аналогично действию огня положительное влияние на развитие почвенной микрофлоры в лесных почвах оказывает внесение минеральных удобрений и извести (Мустафова, 1958; Loub, 1959; Hartmann, 1960; Эглите и Якобсон, 1961).

А. К. Эглите и З. А. Якобсон (1961) отмечают, что продуктивность лесных насаждений непосредственно связана с микробиологическими процессами, происходящими в почве. Применением различных агротехнических приемов можно регулировать микробиологические процессы и повышать производительность малопродуктивных почв.

Такое мероприятие, как внесение в почву гербицидов при обработке лесных полос после посадки, не снижает численности бактерий в ризосфере семян дуба. Количество грибов увеличивается, а актиномицетов, наоборот, снижается (Ключников и Петрова, 1960).

Внесение антибиотиков (стрептомицина) в песчаную лесную почву снижает количество актиномицетов и бактерий. Действие стрептомицина длится около 6 месяцев, при этом развитие грибов не стимулируется (Koszubiak, 1961).

Практическое применение в лесоводстве в последние годы находит использование бактериальных удобрений, в частности азотобактерина, дающего хорошие результаты при бактериализации семян сосны и желудей в питомниках (Шестакова, 1962).

Положительное влияние на ход микробиологических процессов в переувлажненных лесных почвах средней тайги оказывает осушительная мелиорация. При осушении к концу первого года уже заметно усиливается деятельность различных групп микроорганизмов, совершающих более глубокий распад органического вещества (Жданникова и Попова, 1961).

ПОЧВА КАК КОМПОНЕНТ
ЛЕСНОГО БИОГЕОЦЕНОЗА

Почва представляет собой сложное природное образование, неразрывно и многообразно связанное с другими природными телами: атмосферой, горными породами, растительностью, животными, водами. Поэтому почва — один из существеннейших компонентов биосферы, определяющих и отражающих в своих признаках и свойствах особенности формирования и развития отдельных биогеоценозов. Такой взгляд на почву получил широкое развитие как в СССР, так и в других странах. У нас он неразрывно связан с именами ряда выдающихся ученых: Вернадского, Берга, Неуструева, Морозова, Высоцкого, Аболина, Польшова и других; этот взгляд развивается в трудах Сукачева.

Основу изучения почвы как компонента биогеоценоза составляет познание всех многообразных взаимодействий ее с остальными живыми и косными компонентами биогеоценозов и в первую очередь участие почвы в биогеоценозическом обмене веществом и энергией.

С биогеоценозической 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, обуславливающим его образование, плодородие, закономерности формирования и эволюцию.*

Из такого определения вытекает, что образование почвы связано не только с процессами, происходящими в ней самой, но и с процессами, совершающимися во всей толще поверхностных слоев земли, в которой протекает жизнедеятельность организмов. Под совокупным влиянием этих организмов и атмосферных агентов происходят изменения в более глубокой толще почвообразующих пород.

Мощность почвы как компонента лесного биогеоценоза, или вертикальные границы ее простираения, ограничены *сверху наружной, соприкасающейся с приземным слоем воздуха, поверхностью лесной подстилки, а снизу — глубиной предельного распространения корневых систем древесных пород.*

Именно эта толща почвы обеспечивает организмы влагой и элементами питания и в то же время в наибольшей степени сама изменяется под их влиянием. Она обладает и физическими свойствами, в наибольшей степени удовлетворяющими потребности растений и животных (температура, аэрация и т. п.).

Горизонты, лежащие ниже корнеобитаемой толщии хотя и вовлечены в почвообразование, но их изменения в большей степени происходят под влиянием физических и физико-химических процессов, обусловленных передвижением влаги и веществ, не использованных организмами. В этих горизонтах в известной мере осуществляется перемещение продуктов поч-

вообразования, выбывающих из биогеоценотического обмена веществ и энергии.

Мощность поверхностного слоя земли, участвующего в почвообразовании, отвечает в основном мощности биогеоценотического покрова Земли, в пределах которого размещены тела, участвующие в круговороте веществ и энергии и где совершается последний (рис. 66).

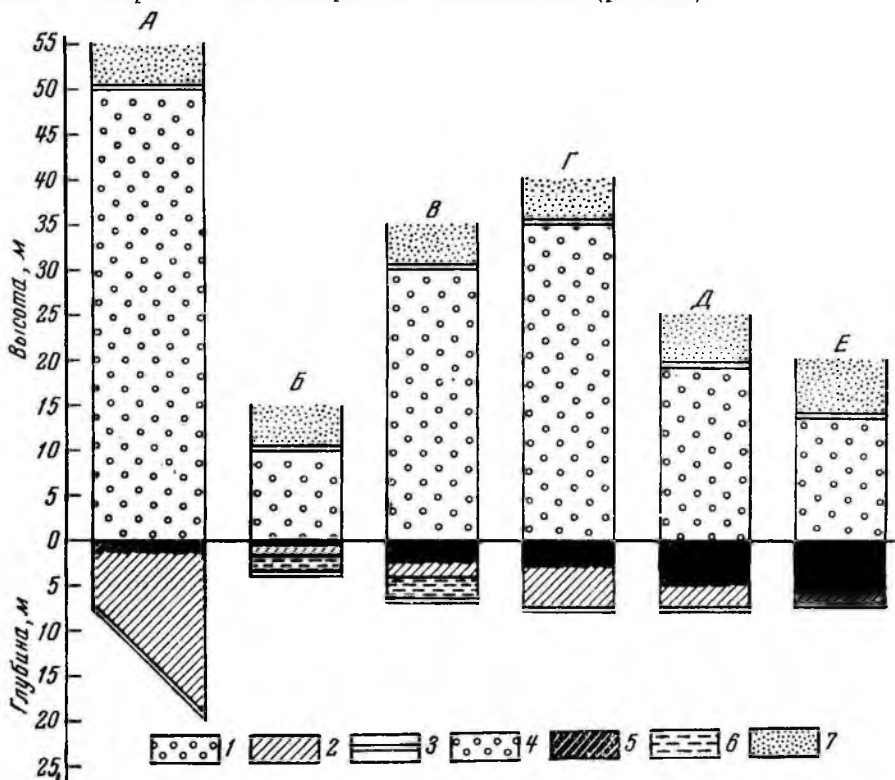


Рис. 66. Обобщенная схема строения и зонального изменения мощности биогеоценозов

Ярусы биогеоценозов: 1 — надземный; 2 — подземно-почвенный; 3 — границы биогеоценозов; компоненты: 4 — растительность и животные; 5 — почва; 6 — грунтовые воды; 7 — атмосфера; А — влажнотропические леса; Б — лесотундра; В — тайга; Г — лесостепь; Д — степь; Е — полупустыня

Хотя рельеф, как было отмечено ранее, и не является компонентом биогеоценоза, формы поверхности Земли оказывают влияние на процессы, происходящие в биогеоценозах. Рельеф влияет на перераспределение тепловой и световой энергии, осадков и грунтовых вод, а тем самым на состав почв лесных биогеоценозов и на характер поступления и миграции веществ в них.

Сопряженность элементарных ландшафтов с типами рельефа была наиболее ярко показана Б. Б. Польшовым (1956). Им были установлены три основных типа миграции веществ в почвах: 1) элювиальный — приуроченный к водоразделам; 2) супераквальный — приуроченный к склонам; 3) субаквальный — на участках, затопляемых водами. В дальнейшем А. И. Перельман (1961) назвал первый тип автономным, второй — надводным и третий — подводным. Соответственно, почвы лесных биогеоценозов, формирующихся в равнинных условиях, могут быть по их положению в рельефе и по выраженности процессов выноса и миграции веществ подразделены на следующие группы:

1. элювиальную;
2. транзитную (аккумулятивно-элювиальную);
3. надводно-подводную.

К почвам лесных биогеоценозов элювиальной группы относятся те, которые формируются на водоразделах или им подобных типах рельефа. Они характеризуются: 1) поступлением вещества и энергии только из атмосферы; 2) отсутствием грунтовых вод или такой глубиной их стояния, при которой они не оказывают влияния на почвы и не снабжают лесную растительность влагой и минеральными веществами; 3) крайне незначительным поступлением продуктов обмена веществ и энергии с других поверхностей и из других биогеоценозов.

В почвах лесных биогеоценозов элювиальной группы миграция аккумулярованных веществ и энергии под влиянием атмосферных осадков достигает различных глубин, в результате чего часто в них создаются иллювиальные горизонты.

Почвам этой группы свойственна известная независимость формирования, поскольку круговорот веществ и энергии в них ограничен поступлением их из атмосферы и вовлечением веществ из почвы. Вовлеченные в круговорот вещества частично выносятся поверхностным и внутрипочвенным стоком в почвы лесных биогеоценозов других групп, а частично вымываются в нижние горизонты почвы. Лесная растительность биогеоценозов в наибольшей степени приспособлена к борьбе с просачиванием и выносом минеральных элементов. Она ослабляет эти процессы и, захватывая минеральные элементы из иллювиальных горизонтов почв, способствует вовлечению их в активный круговорот.

Почвы транзитной группы лесных биогеоценозов приурочены к склонам и их подножиям. В них происходит: 1) перераспределение (по сравнению с элювиальными) атмосферных осадков, световой и тепловой энергии; 2) поступление влаги и различных продуктов обмена веществ и энергии с прилежащих биогеоценозов и перераспределение их поверхностным и внутрипочвенным стоком; 3) дополнительная аккумуляция веществ из грунтовых вод.

Перечисленные явления резко дифференцируются по склонам различных экспозиций (особенно южным и северным), что определяет обособление почв лесных биогеоценозов. Перераспределение и транзит веществ и энергии определяют отличное от элювиальной группы почв выражение круговорота их. Это в наибольшей степени отражается на составе и внешнем виде лесных биогеоценозов, на физиологических процессах, протекающих в них и как следствие на общей массе продуцируемого органического вещества. Интенсивность и направление биохимических реакций в почвах настолько различны, что приводит к формированию особых типов их.

Почвы группы надводно-подводных лесных биогеоценозов приурочены к отрицательным формам рельефа, регулярно или периодически затопляемым водами: разливам рек, поверхностного стока, атмосферного переувлажнения, морских приливов и т. д.

К отличительным особенностям почв лесных биогеоценозов в таких условиях относятся: 1) периодическое обогащение растворимыми и твердыми веществами с поверхности; 2) выщелачивание подвижных элементов питания (при переувлажнении атмосферными водами); 3) поступление избыточных количеств растворимых минеральных и органических соединений, часто вредных для лесных растений, с которыми им приходится вести борьбу или приспособляться к ним. Почвы подобных биогеоценозов выделяются многими особенностями. В них преобладает постоянное или временное избыточное увлажнение, накапливается органическое вещество особого качества (торф), отлагаются ил, а местами и соли.

Торфянистость, иловатость и соленосность (сочетающиеся или проявляющиеся раздельно) характерны для почв подобных биогеоценозов. Приурочены они к речным долинам, к побережьям внутренних и открытых водоемов, к водоразделам (забалачивающиеся плоские или пониженные поверхности, мангры и т. д.).

Если для почв лесных биогеоценозов первой группы характерна известная автономность развития, не связанного с поступлением веществ с жидким или твердым стоком со стороны, то почвы двух последних групп могут быть отнесены к более зависимым, поскольку их развитие в значительной мере связано с притоком веществ и энергии с водоразделов или с более высоких частей суши, а также из вод рек, озер и морей.

Аккумулятивные процессы в почвах всех трех групп лесных биогеоценозов проявляются достаточно ярко, однако характер и степень выраженности их в каждой из них различны.

В почвах элювиальной группы аккумулятивные процессы ограничены и связаны с почвообразующими породами и атмосферой. Накопление органических остатков на поверхности почв наибольшее.

В почвах транзитной группы аккумуляция усиливается за счет поступления веществ с водами поверхностного и грунтового стока и приноса твердого материала эрозийными процессами. Накопление органических остатков меньше.

В почвах надводно-подводной группы аккумуляция выражена в наибольшей степени за счет периодических разливов и наращивания почв сверху при отложении наносов. Накопление органических остатков не одинаковое, может быть и наибольшим и наименьшим по отношению к предыдущим.

В равной мере и процессы выноса имеются в почвах всех трех групп, но в первых они выражены интенсивней; отчуждение в результате размыва и сноса характерно для почв второй и третьей групп.

Наконец подчеркнем, что каждая из групп включает большое разнообразие типов лесных биогеоценозов. Это определяется не только геоморфологическими различиями отдельных участков суши, но и климатическими — как зональными, так и местными (вплоть до изменения их на склонах различных экспозиций и т. д.).

К особенностям пространственного распределения почв в типах лесных биогеоценозов относится их сопряженность, выражающаяся в том, что почвы элювиальной группы сопряжены или переходят в пространстве в почвы транзитные, а последние — в почвы надводно-подводной группы. Такое распределение связано с закономерностями развития рельефа и схематически показано на рис. 67.

Связь типов биогеоценозов с рельефом отвечает понятию почвенно-топографического профиля, или катены. В горных условиях формирование и распределение типов лесных биогеоценозов подчинено принципиально тем же закономерностям, что и в равнинных. Однако резкие изменения высот на коротких расстояниях, большая крутизна склонов, близость залегания к поверхности горных пород, резко выраженная вертикальная поясность, большее различие в увлажнении и тепловом режиме склонов различных экспозиций, наконец резко выраженная миграция влаги и твердых веществ по склонам определяют иную интенсивность и выраженные процессы, под влиянием которых формируются почвы горных лесных биогеоценозов. Кроме того, в горных условиях почвы часто не отделены от литосферы, поскольку корневые системы древесных пород не только внедряются в толщи горных пород, но и вовлекают вещества и энергию, заключенную в них, в биологический круговорот.

Поэтому лесные биогеоценозы в целом и их почвы в горных областях требуют специального рассмотрения и дальнейшего изучения закономерностей их формирования.

В природе существует еще один тип аккумуляции веществ и энергии, связанный с внутренними силами земли, прорывающимися в атмосферу и в дальнейшем оказывающими настолько существенное влияние на развитие почв лесных биогеоценозов, что требуется выделить их в особый класс — вулканических.

Почвы лесных биогеоценозов, связанные с вулканической деятельностью, относятся к *аэрально-вулканогенным*, характеризующимся накоплением пеплов аэральным путем. Подобные образования занимают обширные площади в районах деятельности вулканов. Здесь почвы лесных

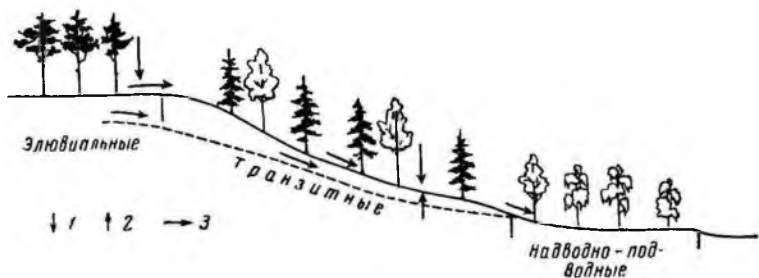


Рис. 67. Схема распределения почв в связи с различными группами лесных биогеоценозов и рельефом

↓ — поступление веществ в биогеоценозы из атмосферы; ↑ — поступление веществ в биогеоценозы из грунтовых вод; → — поступление веществ в биогеоценозы с поверхности и с грунтовым стоком

биогеоценозов, несмотря на развитие, так же как и на равнинных территориях, на водоразделах, склонах и в понижениях, выделяются настолько интенсивной аэралью аккумуляцией вулканических пеплов и шлаков, что она затушевывает природные процессы, под влиянием которых формируются элювиальные, транзитные и надводно-подводные группы почв.

Их строение и свойства показывают, что почвообразование идет прерывисто, ограничиваясь промежутками времени между извержениями вулканов и выпадением очередных порций пепла. Поэтому эти процессы предлагается называть *прерывисто-элювиальными, аэралью-транзитными и водно-транзитными*. Наиболее ярко выражены эти явления на Камчатке и в других вулканических областях. Таким образом, все почвы лесных биогеоценозов можно разделить на три следующие класса — *равнинные, горные и аэралью-вулканогенные*.

Первый класс почв лесных биогеоценозов подразделяется на группы: 1) элювиальную; 2) транзитную; 3) надводно-подводную. Для второго класса требуется еще специальная разработка. Третий класс подразделяется на группы: 1) прерывисто-элювиальную; 2) аэралью-транзитную; 3) водно-транзитную.

Таковы главнейшие определения основных процессов и явлений, обуславливающих развитие почв лесных биогеоценозов и их пространственную группировку.

Изучая почвы как компонент лесных биогеоценозов, необходимо выяснить следующие вопросы.

1. Взаимосвязи и взаимодействия почв с другими компонентами лесных биогеоценозов и зависимости между ними в различных климатических зонах.

2. Отражение биогеоценологических процессов в почвообразовании.

3. Влияние миграционных процессов на почвы в пространственно сопряженных типах лесных биогеоценозов.

ВОЗДЕЙСТВИЕ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПОЧВЫ

Установление связей между древесными породами и почвами сводится к выявлению тех генетических свойств почв, которые обуславливают формирование лесных биоценозов.

В основу такого изучения почв положено современное учение о генезисе почв, дополняемое учетом таких специфических свойств лесных почв, как состав и свойства лесных подстилок и их роль в образовании гумусовых веществ.

Было бы, однако, неправильным искать соответствие между типами леса и типами почв, поскольку эти таксономические единицы имеют различные объем и содержание. Тип леса, или тип лесного биогеоценоза, представляет собой низшую единицу биогеоценотической классификации, тип почв, наоборот, — одну из высших единиц генетической почвенной классификации.

Тип почв отвечает обширным группам типов леса, объединяемых общностью состава древостоев и происхождения. При этом следует учитывать новые данные о генезисе лесных почв Сибири, Дальнего Востока, Средней Азии и других регионов, существенно изменившие прежние представления о связи типа почв с определенной формацией лесов. Это особенно касается типа подзолистых почв, объем которого в настоящее время все больше и больше сокращается, в связи с выделением таких новых типов почв, как мерзлотно-таежный, дерново-лесной и др. При изучении лесных почв как компонентов лесных биогеоценозов необходимо устанавливать связи не только древостоев, но и всей растительности, сопутствующей им, с суммой признаков и свойств почв, определяющих их генезис и относительно наиболее полно отражающих уровень их естественного плодородия. Следует всемерно учитывать особенности почвообразования под лесной растительностью, сводящиеся к слабой нарушенности по сравнению с другими типами растительности (степная, луговая и т. д.) естественного круговорота веществ и энергии между ними. Особое значение при этом приобретает учет качества и свойств лесных подстилок как аккумуляторов, необходимых для лесной растительности зольных веществ, и азота, имеющих поэтому огромное значение в жизни леса.

Кроме того, с качественными различиями состава растительности и лесных подстилок связана и интенсивность проявления жизнедеятельности животных и микроорганизмов, поскольку она в наибольшей степени зависит от растительности как источника их питания. Таким образом, почва представляет собой и причину и следствие формирования определенных типов лесных биогеоценозов.

Биогеоценотический подход к изучению связей типов леса с почвами основывается на достижениях докучаевского генетического почвоведения, учитывающего многообразные свойства почв.

Таковы некоторые вводные замечания к рассмотрению взаимоотношений лесной растительности и лесных почв.

ОТНОШЕНИЕ ГЛАВНЕЙШИХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД К ПОЧВАМ

Хотя эти вопросы относятся собственно к экологии древесных пород, мы здесь коснемся их в той степени, в какой они важны для биогеоценологии. В литературе таких данных собрано немало. Однако, они разбросаны в разных изданиях, подчас малоизвестных и малодоступных. Кроме того, не всегда исследователи дают точное видовое название древесной породы, над которой велись наблюдения. Между тем не только виды одного рода отличаются по своим экологическим свойствам, такие различия имеются и у их более мелких таксономических подразделений.

Свойства почв весьма многообразны и изменяются не только горизонтально, но и вертикально — в пределах той мощности, в которой распределяется корневая система древесных пород.

В природе чрезвычайно трудно вычленить влияние какого-нибудь одного свойства почвы на древесные породы. Поэтому рассмотрение таких вопросов имеет лишь подсобное значение, поскольку оно необходимо для понимания взаимоотношений между почвами и лесной растительностью в конкретных физико-географических условиях.

Попытаемся кратко рассмотреть отношение отдельных древесных пород к следующим свойствам почв: механическому и минеральному составу, физическим свойствам, влажности, кислотности, засоленности, солонцеватости, торфянистости, мерзлоте и газовому режиму.

Обычно принято считать, что с механическим составом почв в наибольшей степени связано плодородие почв. При песчаном составе — оно наименьшее, при глинистом — наибольшее. Промежуточное положение занимают почвы супесчаные и суглинистые. В равной мере при увеличении каменистости (накладывающейся на различный механический состав мелкоземистой части) также происходит снижение плодородия почв.

Однако такое представление верно лишь в самой общей форме и нуждается в серьезных уточнениях. Песчаные почвы различаются по своим лесорастительным свойствам, поскольку они имеют разный минералогический состав, в разной степени обогащены полевошпатовыми минералами, содержащими Ca, Mg, K, P, Al, Fe и другие элементы. Чем больше последних содержат пески и чем меньше в них SiO₂, тем лесорастительные свойства их лучше, и наоборот. По содержанию SiO₂ песчаные почвы, в первом приближении, могут быть подразделены на следующие три различные группы:

- I. SiO₂ < 80—85 %
- II. SiO₂ от 85 до 95 %
- III. SiO₂ > 95 %

Первая группа песчаных почв относится к относительно богатым, вторая — к средним, третья — к бедным.

Песчаные почвы первой группы могут эволюционировать в супесчаные, а второй и третьей групп — будут сохранять свой исходный механический состав, так как в них слишком мало минералогических резервов, чтобы они могли обогатиться более мелкими, особенно илстыми частицами.

Песчаные почвы содержат мало азота, с которым, при прочих равных условиях, и связаны различия в производительности древесных пород, произрастающих на них. Несмотря на бедность минерального состава песчаных почв, в процессе почвообразования в их толще на различных глубинах могут образовываться более оглиненные и ожелезненные ортзандовые или ортштейновые прослойки. При наличии первых и при слабой выраженности вторых лесорастительные свойства почв улучшаются по сравнению с почвами, не имеющими их. Это улучшение определяется аккумуляцией в них минеральных элементов питания, доступных древесным породам, а также и повышением влагообеспеченности растений в результате снижения оттока влаги и ослабления вымывания питательных веществ. Еще большее значение приобретает двучленность почв по механическому составу. Если поверхностная песчаная толща мощностью от 0,4—0,5 до 1,5—2,0 м подстилается более тяжелыми (суглинистыми или глинистыми) отложениями, то неблагоприятные свойства песков снижаются, что прежде всего отражается в произрастании на таких почвах более требовательных к питанию хвойных и лиственных древесных пород. При оценке других сочетаний толщ различного механического со-

става по профилю надо учитывать состав поверхностной толщи, характер чередования слоев и их мощности, а также гидрологические особенности почв.

Единого подхода к оценке лесорастительных свойств таких почв быть не может.

Лишь на однородных песчаных почвах мощностью более 2 м складывается однородный олиготрофный режим и здесь произрастает преимущественно сосна. Это определяется прежде всего относительно меньшей требовательностью сосны к питательным веществам и влаге, а также ее способностью развивать мощную глубокую корневую систему (часто с вторым максимумом всасывающих корней) в зависимости от изменения механического состава почв. Так, по неопубликованным данным Васильевой, в Серебряноборском лесничестве под Москвой, при наличии в песках ортзандово-суглинистой прослойки на глубине 150—200 см, количество всех корней (особенно меньше 1 мм) резко увеличивается, что видно из следующих данных по распределению корневой системы сосны 140 лет на мощных песчаных почвах (в кг/га):

Глубина, см . . .	0—50	50—100	110—150	160—200
Всего корней . . .	28 737	1026	432	1026
Корни < 1 мм . .	4 425	132	25	237

При мощности песчаной толщи до 60—100 см и богатстве ее минералами, содержащими Са, Mg, P, K и т. д., а также при подстилании моренными отложениями, как это наиболее ярко выражено на Северо-Германской низменности (район Эберсвальда), вполне успешно произрастают смешанные буково-сосновые леса. Здесь же к бедным кварцевым (перемытым) лескам приурочена лишь сосна не выше III—IV бонитета (Ehwald, Grunert, Schulz u. Vetterlein, 1964).

Почвы от супесчаного до глинистого механического состава, как правило, во всех условиях залегания обеспечивают потребности древесных пород в необходимых зольных элементах. Различия в росте и производительности древесных пород на них обуславливаются не механическим составом, а физическими и химическими свойствами почв. Поэтому механический состав почв в указанных интервалах не противопоставлен большинству лесобразующих пород.

Каменисто-хрящеватый механический состав почв горных и равнинных областей также не препятствует произрастанию различных древесных пород, он влияет на растительность в наибольшей мере через влагообеспеченность и химический состав горных пород. Известную роль при этом приобретает мощность верхней мелкоземистой и менее каменной толщи. Относительно слабее реагирует на каменность сосна. Все другие породы (ель, дуб, береза, лиственница европейская и др.) более чувствительны и при мощности мелкоземистой толщи почв меньше 10 см, как правило, резко притупляют рост и снижают производительность до IV—V бонитета. Особенно четко это наблюдается на каменных почвах, развитых на кристаллических породах; на осадочных, как менее плотных, такая зависимость выражена слабее.

Таким образом, прямая зависимость роста и производительности различных древесных пород от механического состава почв выражена лишь в самой общей форме и относительно отчетливо проявляется только на песках и на каменных субстратах. Во всех остальных случаях прямая связь между ростом и производительностью деревьев с механическим составом почв не отмечается. Влияние проявляется через другие свойства почвы.

Связи древесных пород с минеральным составом почв весьма многообразны. Наиболее ясно выявляются различия, связанные с типами

выветривания почвообразующих пород, в бореальном и тропическом биоклиматических поясах.

Почвообразующие породы и почвы, формирующиеся из них, в зависимости от их минерального состава, подразделяются на две основные группы: сиаллитные и аллитные. Первые свойственны холодному и умеренно теплomu, вторые — жарко-сухому и влажному тропическому поясам.

Почвы и почвообразующие породы сиаллитного типа характеризуются обогащенностью SiO_2 , CaO и MgO и относительно малым содержанием Al_2O_3 , Fe_2O_3 и др. В почвах и почвообразующих породах аллитного типа преобладают Al_2O_3 , Fe_2O_3 , при обедненности их SiO_2 , CaO , MgO и другими окислами (табл. 117).

Т а б л и ц а 117

Валовой химический состав почв и почвообразующих пород сиаллитного и аллитного типов выветривания

Тип выветривания	Глубина, см	SiO_2	Al_2O_3	Fe_2O_3	P_2O_5	MnO	CaO	MgO	SO_3
Сиаллитный	2—10	78,72	10,26	2,86	0,10	0,48	1,34	1,09	Не определено
	170—180	72,28	14,10	4,50	0,01	0,99	1,50	1,99	То же
Аллитный . .	0—10	25,48	41,74	16,98	0,18	Нет	0,09	0,07	0,10
	300—350	28,12	39,25	18,78	0,18	Следы	0,22	0,05	0,19

В соответствии с таким делением почв и подпочв можно разделить и древесные породы, произрастающие на них, на две группы. Породы, связанные с аллитными почвами, характеризуются относительно ббльшим потреблением Al_2O_3 , тогда как породы, приуроченные к сиаллитным почвам, поглощают больше CaO и меньше Al_2O_3 .

Такое различие обусловливается приспособлением древесных пород к особенностям химического состава минеральной части почв и пород и особенно ярко проявляется в зольном составе хвои и листьев. Примером может служить зольный состав хвои некоторых видов сосен, произрастающих на почвах сиаллитного и аллитного типов выветривания (табл. 118).

Т а б л и ц а 118

Зольный состав хвои видов рода *Pinus*, произрастающих на почвах сиаллитного и аллитного типов выветривания гранитов (в % от золы) по данным С. В. Зонна для *P. massoniana* (Китай) и Ю. Абатурова для *P. silvestris* (Южный Урал)

Почва, тип выветривания, вид сосны	Зольность	SiO_2	Fe_2O_3	Al_2O_3	CaO	MgO	SO_3	P_2O_5	K_2O	MnO
Красноцветная, аллитный, <i>P. massoniana</i> .	1,43	9,0	2,7	16,1	18,8	12,6	22,3	17,4	27,2	2,0
Дерновая, сиаллитный, <i>P. silvestris</i>	2,61	8,4	2,6	2,3	31,4	10,0	—	6,1	19,5	—

На породах и почвах сиаллитного типа в хвое накапливается значительно больше CaO и очень мало Al_2O_3 . На почвах аллитного типа потребление Al_2O_3 значительно больше.

Однако физиологическая роль этого окисла остается неясной.

В отдельных климатических поясах влияние минерального состава почвообразующих пород на растения сказывается достаточно отчетливо. Так, в таежной и лесостепной зонах это прослеживается по изменению зольного состава листьев и хвои (табл. 119).

Т а б л и ц а 119

Изменение зольного состава листьев и хвои некоторых древесных пород в зависимости от состава почвообразующих пород (в % от золь, С. В. Зонн)

Характер почвообразующих пород	Зольность, %	SiO ₂	Fe ₂ O ₃	Al ₂ O ₃	CaO	MgO	SO ₃	P ₂ O ₅	K ₂ O
<i>Сосна обыкновенная</i>									
Кристаллические	26,1	8,42	2,69	2,30	31,40	9,95	Неопр.	6,13	19,5
Известняки	1,33	2,76	0,89	—	24,34	9,35	»	16,12	Неопр.
Суглинки бескарбонатные	2,63	8,75	2,66	—	31,20	11,00	»	8,43	19,8
Суглинки карбонатные	2,19	20,20	0,91	9,13	29,63	12,30	9,60	6,85	11,4
<i>Ель обыкновенная</i>									
Кристаллические	4,74	19,40	5,48	26,4	25,7	11,6	4,46	6,96	—
Известняки	3,53	13,7	0,9	—	52,3	4,7	—	5,08	—
Суглинки бескарбонатные	4,72	31,2	7,0	5,92	40,0	3,38	3,60	2,54	3,39
Суглинки карбонатные	4,77	26,2	2,10	2,73	43,9	5,03	5,87	2,73	7,97
<i>Береза бородавчатая</i>									
Кристаллические	5,21	8,62	3,64	4,02	38,4	14,6	—	5,94	24,8
Суглинки бескарбонатные	3,99	11,52	4,77	4,52	42,12	13,52	5,76	5,52	12,27
Суглинки сильно карбонатные	6,11	1,31	0,16	5,07	31,9	18,2	3,76	3,76	20,45

Не все древесные породы одинаково реагируют на состав и свойства почвообразующих пород и почв, развивающихся из них. Сосна и береза относительно слабо реагируют на избыточность CaCO₃. Содержание CaO в листьях и хвое у них довольно стабильно и на почвах и породах с различной карбонатностью, развивающихся к тому же в различных климатических условиях (от таежных до сухостепных), колеблется для хвои сосны в пределах 24—31%, а для листьев березы от 32 до 42%. Можно полагать, что сосна и береза обладают определенно выраженной способностью регулировать поглощение Са, что позволяет им произрастать как на бескарбонатных, так и на предельно карбонатных породах и почвах, не снижая своей производительности.

Эти древесные породы на бескарбонатных почвах и породах показывают тенденцию к большему потреблению Са, чем на карбонатных.

Иначе ведет себя ель. При произрастании на известняках в ее хвое накапливается преимущественно СаО (до 52%), в то время как на бескарбонатных или карбонатно-силикатных (суглинки) породах содержание СаО падает до 25—44%.

Столь существенное колебание в накоплении СаО в хвое ели при произрастании ее на разных породах указывает на отсутствие у нее способности регулировать поглощение этого элемента. В результате — резкое притупление роста и снижение производительности ели на карбонатных почвах и породах. Физиологическое объяснение этому факту дал еще Л. А. Иванов (1936). Он показал, что с увеличением содержания

зольных элементов в листьях или хвое могут снижаться фотосинтез и текущий прирост органической массы.

На известняках все древесные породы выделяются малым потреблением SiO_2 , вследствие незначительности его содержания в них. На карбонатно-силикатных породах (суглинки карбонатные) потребление сосною SiO_2 возрастает, что наиболее вероятно связано с растворением ее корневыми выделениями сосны. Береза этой способностью обладает в меньшей мере. Обращает внимание повышенное потребление сосной P_2O_5 на известняках.

Рост ели ослабляется как при недостатке Са (на кристаллических породах), так и при избытке его (на известняках); в обоих случаях она не дает высокопроизводительных древостоев.

Приведенные примеры показывают, что исследования в этом направлении могут дать многое для более глубокого понимания биогеоценотических взаимосвязей, важных для оценки лесорастительных свойств почв. Однако следует учитывать, что такие зависимости подвержены существенным изменениям в различных почвенно-климатических условиях.

Наконец, нельзя не подчеркнуть, что рост и производительность отдельных видов может также изменяться в зависимости от колебаний химического состава почв и подстилающих пород. Так, на доломитизированных известняках (повышенное содержание Mg) рост ели несколько улучшается по сравнению с известняками с преобладанием Са. На мнаскитах (повышенное количество Mg), рост сосны может ухудшаться и т. д. Однако эти вопросы остаются почти не изученными и не находятся в поле зрения лесоводов.

К наиболее важным в экологическом отношении физическим свойствам почв относится объемный вес как показатель плотности почв. Объемный вес служит косвенным показателем и таких свойств почв, как порозность, водопроницаемость, влагоемкость и др. Однако прямых сопоставлений роста и производительности древесных пород с ними почти не производилось. Отношение к ним отдельных пород в наибольшей степени связывается с характером распределения корней в почвах.

Рыхлость, структурность, высокая водопроницаемость и оптимальная воздухопроницаемость — необходимые условия нормального роста и высокой производительности древесных пород. На неудовлетворительное сочетание этих свойств в естественных почвах или на их ухудшение в результате вмешательства человека древесные породы довольно быстро реагируют замедлением роста, снижением производительности, а при крайних степенях ухудшения — разрушением древостоев и сменой их травянистой растительностью.

Можно предполагать, что глубина проникновения корневых систем в почвы обусловлена в значительной степени приспособлением их к физическим свойствам почв. Это особенно отчетливо выявляется на примере ели европейской. Ее произрастание связано с подзолистыми почвами с ярко выраженным иллювиальным (более глинистым и плотным) горизонтом, располагающимся на глубине 30—60 см, или с плотными глинистыми отложениями, на некоторой глубине подстилаемыми более легкими по механическому составу, или с почвами с близким залеганием горных пород. На таких почвах ель развивает преимущественно поверхностную корневую систему, глубина распространения которой ограничивается указанными выше слоями. Этому способствует и частое переувлажнение верхних горизонтов вследствие подпора почвенных вод глинистыми и плотными слоями.

Выявленное в таких условиях поверхностное развитие корневой системы ели и принимается за закономерное свойство породы.

Однако на выщелоченных черноземах при рыхлости и структурности почвы и слабой выраженности иллювиального горизонта тот же вид

(культура) развивает стержневой и якорные корни, проникающие на глубину до 1 м и более.

Еще более разительно изменение строения корневой системы дуба. Обладая корневой системой, проникающей на рыхлых почвах до глубины 5—6 м (Велико-Анадоль), на почвах с плотными, слабо водопроницаемыми горизонтами он изменяет ее на поверхностную с горизонтальной протяженностью, во много раз превышающей таковую на рыхлых почвах. Такое изменение особенно ярко выражено на остаточном солонцовых почвах Теллермановского лесничества, как это было показано В. Н. Миной и И. Н. Елагиним (1953). Аналогичное явление отмечается и на почвах с близким залеганием коренных плотных горных пород.

Существуют и противоположные факты, когда, несмотря на рыхлость и достаточно высокую водопроницаемость почв, корневые системы многих древесных пород имеют резко выраженное поверхностное расположение (не глубже 40—60 см). Это наиболее ярко проявляется у многих тропических древесных пород и связано с другими причинами, прежде всего с особенностями водного и газового режимов почв.

Ряд пород (сосна, береза, осина, бук, граб и др.) обладает более пластичными корневыми системами. На почвах с крайне неблагоприятными физическими свойствами характер распределения последних изменяется. Так, бук, береза и осина даже на плотных глинистых почвах не только развивают мощную поверхностную корневую систему, но и проникают в более глубокие горизонты, а корни бука проникают по трещинам в плотные горные породы, улучшая почву и ускоряя выветривание горных пород. Бук к тому же хорошо произрастает на влажных, но достаточно аэрируемых почвах.

Некоторые из пород (например, белая акация) обладают резко выраженной поверхностной корневой системой, в малой степени реагирующей на изменение физических свойств почв.

Таким образом, влияние физических свойств почв на производительность древесных пород огромна. В одних случаях древесные породы приспособляются к изменению физических свойств почвы и не снижают производительность, в других (например, при развитии солонцового процесса) происходит резкое ее падение.

В общем можно считать, что с ухудшением физических свойств почв корневые системы развиваются менее интенсивно, а рост надземной части древесных пород снижается.

Несмотря на недостаточность данных по влиянию физических свойств почв на рост и производительность отдельных пород, все же имеющиеся материалы показывают тесную связь между ними, проявляющуюся различно в зависимости от типа почвообразования и физико-географических условий их формирования.

Почва — основной источник питания древесных пород влагой. Она аккумулирует в себе атмосферные осадки, через нее проходят, прежде чем попасть в растение, грунтовые воды и, наконец, почвы в той или иной степени взаимодействуют с водами рек, озер, временных разливов и болот. Почвенная влага в известной степени служит показателем плодородия почв, поскольку в ней содержатся наиболее усвояемые растениями питательные вещества.

Изучение влагообеспеченности древесных пород и установление норм оптимального снабжения их водой имеет важное значение. Благообеспеченность древесных пород тесно связана со свойствами почв и запасами в них влаги. Увлажнение почв и запаса влаги зависят от географии атмосферного увлажнения, от рельефа, перераспределяющего влагу, и от свойств почв, определяющих удержание и отдачу влаги. По запасам влаги почвы делятся на три большие группы: оптимального, избыточного и недостаточного увлажнения. В пределах каждой группы могут быть и более

дробные подразделения как по запасам влаги, так и по характеру увлажнения (атмосферное, грунтовое, проточное, застойное и т. д.).

Степень увлажнения почв всегда служила одним из главнейших показателей при разделении лесов на типы. Однако до сих пор для этого использовались преимущественно визуальные способы, субъективные и неточные вследствие больших изменений влажности почв в течение вегетации.

К настоящему времени накоплено достаточно материалов по водному режиму лесных почв и по расходу влаги древесными породами на транспирацию. Это позволяет количественно характеризовать как запасы влаги в почвах, так и расход ее древесными породами, типами леса или типами лесных насаждений.

По существу все древесные породы наиболее быстро растут и дают максимальную производительность только в условиях оптимального для них увлажнения.

При отходе от оптимальных условий снижаются расходы влаги, а в результате падают текущий прирост и производительность древесных пород. Однако темпы такого снижения у древесных пород умеренного пояса не одинаковы. Одни породы очень чувствительны к снижению запасов влаги, другие менее чувствительны. Еще более сложная картина наблюдается при избыточном увлажнении. Некоторые древесные породы (например, ель) чувствительны к недостатку в почве и в почвенных водах кислорода. Кроме того, избыточное увлажнение сказывается различно в зависимости от климатической обстановки.

Как известно, породы подразделяются на засухоустойчивые и влаголюбивые. В умеренном поясе наиболее производительные древостои формируются в лесостепной зоне, обладающей наилучшими условиями увлажнения и теплового режима, которые можно условно принять за оптимальные для главнейших древесных пород.

Здесь древостои I и Ia бонитетов в возрасте 60 лет произрастают при следующих запасах влаги (средняя за 2-3 года) и суммарном расходе их из толщи мощностью 3 м, в мм на выщелоченных черноземах Моховского лесничества, по данным Зонна и Кузьминой, 1960 (табл. 120).

Т а б л и ц а 120

Запасы и суммарный расход влаги (в мм) древостоями различных пород на выщелоченном черноземе

Порода	Запасы влаги		[Суммарный расход влаги
	общие	доступные	
Ель обыкновенная . .	710	338	255
Сосна обыкновенная . .	736	338	284
Лиственница сибирская	870	506	414
Дуб	824	458	439
Береза бородавчатая . .	855	489	493

Если исходить из этих данных, то лиственница, дуб и береза оказываются более влаголюбивыми, чем ель и сосна. Однако в действительности сосна, дуб, береза и отчасти лиственница значительно более засухоустойчивы, чем ель. Последняя, как известно, южнее севера лесостепной зоны не произрастает даже в культурах. Что касается лиственницы, то лиственница курильская произрастает на Камчатке при запасах влаги около 400 мм и общем расходе ее около 290 мм, что указывает на значительную

засуховыносливость вида. Особенно же выносливы к сухости почвы сосна, дуб и береза бородавчатая. Первая может произрастать при запасах влаги менее 250 мм и при общем расходе ее около 150—200 мм. Дуб растет при расходе влаги из почв, не превышающей 150—200 мм, а береза — при 315 мм (Степанец, 1962). Однако при этом происходит снижение роста, производительности и долговечности всех древесных пород. Даже такая засухоустойчивая порода, как вяз мелколистный, в условиях оптимального увлажнения показывает высокое потребление влаги. Если при оптимальных условиях увлажнения продолжительность жизни древесных пород измеряется в среднем 200—250 годами, то со снижением запасов влаги при близких водных свойствах почв (по данным Зонна, 1959) долговечность снижается:

при годовом	недостатке	влаги	80—100 мм	до	40—60 лет
»	»	»	200—280	»	» 25—40
»	»	»	280—300	»	» 20—30
»	»	»	>300	»	» 10—15

К сожалению, подобных данных для других пород (бук, граб, ясень, клен и др.) еще не накоплено. Нет их и по породам субтропического и тропического поясов. Можно лишь утверждать, что общая зависимость — снижение роста и производительности с уменьшением запасов влаги — сохраняется и в этих условиях. Однако она нуждается и в существенных поправках, обусловленных видовым составом древесных пород и другими условиями. Например, лиственница европейская весьма чувствительна как к недостатку, так и к избытку влаги, тогда как даурская наименее требовательна к влаге. Она произрастает и при относительно малой и при избыточной влагообеспеченности.

Ель тяньшаньская существенно отличается от ели обыкновенной и многих других видов крайней засуховыносливостью с минимальным годовым общим расходом влаги (судя по некоторым косвенным данным, не более 200 мм). Эти примеры подтверждают, что как влаголюбие древесных пород, так и интенсивность роста их в зависимости от увлажнения, определяемые визуальными способами, не отражают действительного расхода влаги ими из почв.

Запасы влаги, в свою очередь, определяются атмосферным увлажнением, свойствами генетических типов почв и видовыми различиями древесных пород.

Как указывалось выше, более сложны и менее изучены зависимости роста древесных пород от степени избыточного увлажнения. Понятие «избыточное увлажнение» по отношению к древесным породам также требует известного уточнения. Под ним следует понимать накопление запасов влаги в почвах сверх оптимальных величин, потребных для бесперебойного снабжения древесных пород влагой. На многие древесные породы отрицательно влияют не избыток влаги как таковой, а способ ее накопления, длительность сохранения избыточного увлажнения, степень застойности влаги и ее состав.

По способам накопления влаги избыточное увлажнение почв может быть: 1) застойным, 2) проточным и 3) периодическим. Такому подразделению соответствует и изменение роста древесных пород. Зстойное увлажнение наиболее опасно для большинства пород, так как оно приводит к недостатку кислорода в почвенных водах и к образованию токсических соединений, органических и органоминеральных (закисного железа, органических кислот и т. д.). Дольше других подобные условия выдерживает сосна, резко снижая, однако, при этом прирост и производительность. Проточное увлажнение на некоторые породы влияет положительно, что сказывается в улучшении роста и повышении производительности. Ранее в лесоводстве это объяснялось улучшением снабжения корней

кислородом. Однако исследования последних лет (Орлов, 1960б) показали, что основное влияние оказывает улучшение режима питания растений, происходящее за счет периодического притока питательных веществ с водами в верхнюю корнеобитаемую толщу почв, находящуюся к тому же часть времени вне затопления. Положительное влияние кратковременных периодов снижения уровня почвенно-грунтовых вод, обеспечивающего доступ в почвы кислорода воздуха, имеет второстепенное значение. Большое значение приобретает быстрота оттока вод, лишенных кислорода, чем обеспечивается проникновение в почвы атмосферной влаги, обогащенной кислородом.

Эти процессы находятся в тесной связи с механическим составом почв; при повышении глинистости и торфянистости почв они замедляются, в почвах более легкого супесчаного и суглинистого механического состава ускоряются. К избыточно проточному увлажнению положительно относятся ель, сосна, бук, береза, повышая при этом производительность. Дуб, липа, осина, ясень переносят его, но снижают производительность на 1—2 бонитета. Лиственница европейская и пихта при избытке влаги быстро гибнут.

К периодическому избыточному увлажнению относится затопление почв паводковыми водами по долинам рек, понижениям на равнинах и т. д. Древесные породы на такое увлажнение реагируют различно и в зависимости от длительности затопления. Некоторые виды тополей переносят наиболее длительное затопление; дуб, ясень, клены и другие более чувствительны, они переносят затопление не более, чем в течение 10—15 дней. Хвойные относятся к нему отрицательно.

Таким образом, даже самое краткое рассмотрение основных зависимостей роста и производительности различных древесных пород от увлажнения почв показывает их большую сложность, тем более что последнее зависит не только от механического состава, но и от всей суммы свойств почв данного генетического типа.

Отношение древесных пород к кислотности почв до сих пор не выявлено с достаточной четкостью. Некоторые авторы считают, что древесные породы предпочитают кислую реакцию почв, что основано главным образом на наблюдениях, относящихся к таежной зоне с ее кислыми подзолистыми почвами. Однако расширение исследований повлекло за собой накопление новых данных, иногда подтверждающих такую зависимость, а часто и противоречащих ей.

Реакция почв представляет собой свойство, возникающее в результате их взаимодействия с древесными породами, произрастающими в определенных климатических условиях, т. е. явление биоклиматическое. Имеющиеся массовые данные по приуроченности отдельных древесных пород к почвам с различной кислотностью позволяют установить следующие интервалы величин рН, при которых они произрастают:

Ель	3,5—7,0	Дуб	4,5—8,0
Сосна	3,0—7,5	Лиственница	4,0—5,5—6,0 (данных мало)
Береза	4,0—7,2	Бук	4,0—7,5

Как правило, оптимальные значения величин рН почв почти для всех пород лежат в пределах 6,0—6,5. При таком значении рН все породы в общем показывают наиболее высокий бонитет древостоев. Однако от этого правила очень часты и отклонения, особенно в таежной зоне, где максимальная производительность ели отмечается и при рН — 5,0—5,5. При дальнейшем повышении кислотности почв, как правило, бонитет снижался. Дуб и бук наиболее производительны при рН 5,5—6,5; ясени, клены и другие широколиственные породы лучше растут при рН 6,0—7,0.

Однако абсолютизировать зависимость роста древесных пород от рН нельзя.

Древесные породы тропического и субтропического поясов произрастают на почвах с более узким диапазоном колебаний рН. Однако и в этих условиях намечается известная дифференциация: древесные породы влажных субтропических и тропических лесов произрастают на почвах с рН от 3,8 до 5,8; муссонных — от 4,5 до 6,0; саванно-листопадных — от 5,0 до 7,5 и мангровых от 6,0 до 8,5. Данных же о связи производительности древесных пород этих поясов с величинами рН почв в литературе почти нет.

Разные виды одного и того же рода приурочены к почвам с различными значениями рН. Так, например, по нашим данным и данным Лю Ши-пуэ (1958), отдельные виды *Picea* приурочены к почвам со следующими значениями рН: *P. excelsa* 3,5—7,0, *P. likiangensis* 4,6—5,8, *P. jezoensis* 5,8—6,0, *P. schrenkiana* 6,4—7,0. Как видно, экологическая амплитуда разных видов ели, вообще довольно широкая, сужается для отдельных видов. Показательно, что *P. schrenkiana* характеризуется существенно отличной экологией и приурочена к нейтральным и даже щелочным почвам.

Quercus robur имеет среди видов дуба наиболее широкую амплитуду приспособленности к рН, колеблющуюся от 4,5 до 8,0, с оптимумом около 6,0—6,5; *Q. petraea* и *Q. cerris* — более узкую, колеблющуюся в пределах 6,0—7,0.

Сосны хотя и не столь реагируют на рН почв, но все же и у них могут быть отмечены следующие различия: *Pinus silvestris* от 3,0 до 7,5, *P. banksiana* от 6,0 до 7,0, *P. strobus* от 5,8 до 6,5, *P. nigra* от 5,0 до 7,0, *P. leicodermis* от 6,0 до 7,5 (приурочена к известнякам).

Существуют различия и у отдельных видов березы. Так, береза бородавчатая растет при рН от 4,0 до 7,2, а береза киргизская — при рН от 6,5 до 7,5—8,0.

Эти данные указывают на то, что наряду с породами, не реагирующими на рН почв, довольно четко выделяются отдельные виды их, приспособившиеся или к более кислым, или к нейтральным и даже к щелочным условиям. Без знания этого обстоятельства невозможно познание взаимодействия этих пород с почвами и создание устойчивых лесных насаждений.

Все древесные породы относятся к растениям, предпочитающим почвы, не содержащие токсичных растворимых солей. Существует лишь незначительная группа действительно *солеустойчивых пород*, произрастающих ответно в условиях повышенной концентрации солей в водах, заливающих их, и отчасти содержащихся в почвах. К ним относятся древесные породы мангров *Rhizophora*, *Avicennia* и другие, произрастающие на тропических иловато-болотных почвах и регулярно заливаемые морскими и океаническими водами во время ежедневных приливов. В пустынных условиях выделяются такие породы, как саксаул черный и белый, концентрирующие в себе значительные количества соды и поташа, тамарикс и другие кустарники.

Большинство древесных пород, образующих леса, не выносит даже самого незначительного засоления. Лишь некоторые из них приспособляются к относительно повышенному содержанию солей. При этом они снижают прирост и долговечность. К солеустойчивым могут быть отнесены сосна и береза, произрастающие в Наурузуме (северный Казахстан). Береза выделена здесь в отдельный вид или сорт под названием киргизской. Сосна обыкновенная в Наурузуме в возрасте 70—80 лет растет на почвах с содержанием Cl 0,106% и SO_4 0,6%; а береза нормально растет на почвах, содержащих Cl 0,072% и SO_4 0,36%.

Существуют и более общие указания, что содержание в почвах 0,5% солей губительно для всех древесных пород. Имеются данные, что при содержании солей в почве, равном 0,178%, сохранность однолетних дубков

достигает только 67%, а при 0,78% — всего лишь 4%. Белая акация менее чувствительна к солям и сохраняется при их содержании в почве до 0,840%. Тополь лавролистный выпадает при содержании в почвах Cl 0,04—0,07% и SO_4 0,16—0,44%; вяз мелколистный сильно угнетается при содержании Cl 0,15—0,49% и SO_4 0,07—0,31%.

Из этих далеко не полных данных видно, что на первом месте по солевыносливости стоит вяз мелколистный, затем белая акация, тополь лавролистный и дуб.

Однако зависимости роста древесных пород от засоления весьма сложны и многообразны, они определяются механическим составом почвы, характером распределения солей, их составом и многими другими причинами. Очень часто даже при значительном засолении почв на некоторой глубине от поверхности древесные породы произрастают здесь в силу того, что корневые системы их располагаются выше солевых горизонтов. Кроме того, влияние засоления не одинаково сказывается на различных породах. Засоление почв как фактор роста растений требует специального рассмотрения ввиду его большого значения для степного и пустынного лесоразведения.

Солонцеватость почвы — свойство, связанное с внедрением иона натрия в поглощающий комплекс почв. Присутствие обменного натрия сообщает почве щелочную реакцию, а в некоторых случаях ведет к образованию соды, токсично действующей на корни. В солонцеватых и солонцовых почвах возрастают плотность в сухом и вязкость во влажном состоянии горизонта, насыщенного Na , вследствие чего снижается водопроницаемость почвы и часть поступающей влаги теряется на поверхностный и внутрпочвенный сток. По степени солонцеватости почвы делятся на: слабосолонцеватые — с содержанием обменного Na от 5 до 10% от емкости обмена; среднесолонцеватые — от 10 до 15%; сильносолонцеватые — от 15 до 20%; солонцы — свыше 20%.

При слабой солонцеватости почв такие породы, как ясень и клен, начинают отставать в росте. Средняя солонцеватость влияет на все породы, за исключением клена татарского и груши дикой. При сильной солонцеватости отставание в росте проявляется в наиболее резкой степени. На солонцах почти все породы, за исключением некоторых кустарников, выпадают уже в первые годы жизни. При остаточной солонцеватости наибольшую устойчивость показывают дуб, груша и клен татарский.

От различных степеней солонцеватости зависит бонитет дубовых лесов; так, на слабосолонцеватых почвах развиваются леса III бонитета, на остаточных — осолодело-солонцеватых — IV бонитета, на осолоделом солонце — V и на солонцах — Va.

Существенны различия и в весе одного дерева дуба (в кг сухой массы) в возрасте 55 лет на несолонцеватых и осолоделых солонцах, произрастающих в одних и тех же климатических условиях (Теллермановское лесничество). На несолонцовых почвах общий вес дерева составляет 844 кг, в том числе на корни приходится 87 кг. На осолоделом солонце общий вес дерева 235 кг, вес корней 95 кг. Отношение веса надземной части к весу подземной в первом случае равно 9,3, а во втором 1,5.

Столь резкое снижение производительности дуба на солонцах обусловлено недостатком влаги и элементов зольного питания, а также токсичностью обменного натрия.

Вследствие малой изученности лесов, произрастающих на почвах с длительной сезонной или вечной мерзлотой, на этот фактор роста и производительности древесных пород до недавнего времени обращалось мало внимания. За последние годы, однако, как в почвоведении, так и в лесоводстве, накоплены известные материалы, показывающие чрезвычайно большое и специфическое влияние этих свойств на состав древесных пород, на обеспеченность их влагой и питательными веществами и т. д. Это

обусловливается прежде всего тем, что мерзлота представляет особый фактор почвообразования. Она определяет отличное от немерзлотных условий развитие почвенных процессов, в результате которых формируются почвы особого генетического типа — таежно-мерзлотные. Они отличаются отсутствием процесса оподзоливания и другими свойствами.

Мерзлотные слои представляют собой сезонный или постоянный водупор, ограничивающий выщелачивание и сокращающий мощность толщ почвы, осваиваемой древесными породами.

Наличие мерзлоты в условиях недостаточного атмосферного увлажнения улучшает влагообеспеченность древесных пород, так как влага, аккумулярованная в мерзлотных горизонтах в твердом состоянии, по мере оттаивания переходит в жидкое состояние и усваивается растениями.

Газовая фаза почв до недавнего времени не была в сфере внимания исследователей. А между тем она в некоторых условиях также приобретает важное значение как фактор, могущий влиять на рост и производительность древесных пород. Особенно важно при этом соотношение в почвенном воздухе O_2 и CO_2 и накопление CO_2 в почвах. Установлено, что при содержании CO_2 в почвенном воздухе свыше 9—10% она может отравляюще влиять на корни древесных пород. Накопление такого количества CO_2 наблюдается в тропических почвах на глубинах ниже 50—60 см (Зонн, Ли Чен-квей, 1960), где соответственно снижается количество O_2 . Возможно, что одной из причин неглубокого проникновения в почвы корней тропических древесных пород является и повышенное содержание CO_2 в них.

В умеренных условиях, при периодически избыточном увлажнении и близком стоянии грунтовых вод, иногда также отмечается повышение содержания CO_2 до 8—9% (Ремезов, 1952), что может в какой-то степени влиять на рост древесных пород. Накопление CO_2 в почвах зависит от многих причин, среди которых наиболее важными являются темпы выделения CO_2 корнями и подстилкой при ее разложении, а также характер и интенсивность диффузии CO_2 как в приземный слой воздуха, так и в почву. Все эти вопросы требуют дальнейшего исследования, поскольку имеющиеся данные (Мацкевич, 1953; Зонн, 1954; Мина, 1954, 1957) показывают зависимость продуцирования CO_2 от состава древесных пород, от условий разложения подстилок, от увлажнения почвы и многих других факторов.

Изучение отношения древесных пород к отдельным свойствам почв представляет необходимую основу для установления взаимосвязей лесной растительности с почвами. Однако проследить в природе влияние какого-либо отдельного свойства почв на древесные породы почти невозможно, так как все они взаимосвязаны друг с другом и степень их проявления зависит от того или иного сочетания со всеми остальными.

Остановимся еще на некоторых особенностях древесных пород, зависящих в первую очередь от почвы, а именно на зольном составе надземных частей (прежде всего листьев и хвои), на количестве и составе опада, на строении, количестве и зольном составе корней, на потреблении влаги и др. Хвоя и листья древесных пород — основные аккумуляторы зольных веществ и азота. Их зольный состав в известной мере отражает содержание и подвижность потребляемых соединений в почвах. Однако такая зависимость может быть выявлена в полной мере только при соблюдении унифицированных способов сбора для анализов хвои и листьев, так как их зольный состав существенно изменяется в течение вегетационного периода, с возрастом хвои, в зависимости от расположения в кроне и т. д. Хотя данные анализов хвои и листьев, собранных по единой методике, отсутствуют, тем не менее имеющиеся анализы хвои и листьев пород, растущих на контрастирующих по свойствам почвах, позволяют выявить некоторые важные закономерности.

При сравнительно малом колебании общей зольности хвои ели обыкновенной, растущей на различных почвах (в пределах 3,53—4,77), отмечаются существенные сдвиги в накоплении отдельных окислов (табл. 121).

Т а б л и ц а 121

Изменение зольного состава хвои ели обыкновенной в зависимости от почвенных условий
(в % от золы)

Почва	Зольность, %	SiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	CaO	MgO	P ₂ O ₅	MnO	K ₂ O	SO ₃	Общий азот, %	Бонитет
Гумусово-железистый подзол (Кольский полуостров)	3,64	39,9	5,0	0,4	33,8	4,8	3,2	2,9	0,6	3,2	0,60	Va
Среднеподзолистая (Кадниковское лесничество, Вологодской обл.)	4,72	31,1	6,0	7,0	40,0	3,3	2,5	2,9	3,3	3,6	1,22	IV
Дерново-подзолистая (Московская обл.)	3,65	23,0	8,5	0,4	29,0	4,6	8,5	3,2	18,0	7,6	1,15	III
Темпоцветная выщелоченная (Болгария)	4,74	19,4	26,3	5,4	25,7	11,6	6,9	—	—	4,4	0,72	III
Торфянисто-перегнойная сильно оглеенная песчаная (Вологодская обл.)	4,92	40,2	1,2	0,2	28,4	4,8	8,1	3,2	18,3	5,2	1,06	IV
Торфянисто-перегнойная суглинистая (Вологодская обл.)	4,37	17,6	5,7	5,9	54,9	3,8	3,4	1,3	2,7	4,3	1,52	IV
Выщелоченный чернозем (Моховое, Орловская обл.)	4,77	26,4	3,5	2,10	43,8	5,0	2,5	—	6,9	5,8	1,13	Ia
Перегнойно-карбонатная (альварная) (Эстония)	3,53	13,7	Не определено	0,9	52,3	4,7	5,1	0,9	Не определено			Va

В целях выяснения различий, определяемых почвенными особенностями, условно за оптимальное принято содержание отдельных окислов в хвое ели, произрастающей на выщелоченном черноземе, поскольку бонитет ее здесь наиболее высокий (Ia), а на всех остальных почвах он снижается. Можно допустить, что при этом известное значение имеет избыток или недостаток тех или иных окислов по сравнению с их содержанием в выщелоченных черноземах¹.

Крайне неблагоприятные условия произрастания ели (со снижением бонитета до V и Va) на гумусово-железистом подзоле (Кольский полуостров) отражаются в недостатке накопления в хвое Fe, Ca и особенно K и N, а на перегнойно-карбонатной почве (Эстония) в недостатке SiO₂, Fe, а также, вероятно, Al. При этом на первой почве отмечается избыток Si, Al, а на второй — Ca и P. Такое различие согласуется с обогащенностью или недостатком этих окислов и в почвах.

Аналогичная картина отмечается и в зольности хвои на торфянисто-перегнойных почвах: При их песчаном составе и оглеенности повышается удельный вес Si и резко снижается содержание Al, Fe, Ca, а при суглинистом, с обломками известняков, резко возрастает удельный вес Ca, Al, Fe и снижается Si. Следует подчеркнуть, что если IV бонитет ели на

¹ Рост и производительность ели зависят от всего комплекса свойств почв и условий произрастания, тем не менее такой сравнительный подход и сопоставление, основанные на биогеоценотическом понимании взаимосвязей, заслуживает внимания.

песчаной торфянисто-перегнойной почве может быть связан с недостатком зельных веществ, то суглинистая почва содержит их в достаточном количестве. Причина низкой производительности здесь заключается в избытке увлажнения.

Отсутствует лишь связь зольности хвои с характером почв подзолистого типа (среднеподзолистые и дерново-подзолистые), где резко варьирует содержание Fe, Ca, P, K, N. Однако на дерново-подзолистой почве хвоя содержит значительно больше P, K и меньше Fe. Поэтому ель на ней характеризуется III бонитетом, а на среднеподзолистой — IV бонитетом. Однако подобная зависимость нуждается в дальнейшей проверке.

Обращает внимание резкое отличие состава золы ели на темноцветных почвах Болгарии. При близости ельников чернично-зеленомошных Болгарии по составу растительности с таежными в золе хвои резко возрастает содержание Al и снижается содержание Ca и Si. Такое различие объясняется тем, что болгарские темноцветные почвы развиваются в предсубтропических, очень влажных условиях, при очень теплой зиме, вследствие чего в них накапливаются каолиновые продукты выветривания и увеличивается поглощение высокоподвижного Al. Этому способствует и обедненность местных почвообразующих кристаллических пород кальцием. Так выявляется одно из существенных биогеоценологических отличий ельников Болгарии от таежных, несмотря на их внешнее сходство.

В общем же рассмотренные данные позволяют отметить, что зольный состав хвои ели отражает характерные черты содержания и подвижности элементов минерального питания в почвах и может быть одним из биогеоценологических показателей, характеризующих взаимосвязь ели с почвами различного генезиса.

Аналогичные зависимости наблюдаются при изучении зольного состава листьев бука (табл. 122).

Т а б л и ц а 122

Изменение зольного состава листьев бука в зависимости от почвенных условий и высот произрастания
(в % от золы)

Почва	Зольность, %	SiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	CaO	MgO
Бурая лесная, на суглинках (г. Машук, Сев. Кавказ)	8,48	25,4	4,5	1,6	28,6	8,03
Бурая лесная, на элювии эффузивных пород (г. Железная, Сев. Кавказ)	7,80	27,4	3,6	1,2	14,6	6,6
Бурая лесная, оподзоленная, на суглинке (Сев. Осетия)	9,15	28,1	5,1	3,4	20,1	6,3
Бурая лесная, на элювии кристаллических пород (Болгария)	5,64	44,6	21,4	3,1	10,6	9,4
Горнолесная, бурая, высота 700 м, слабоподзоленная (Болгария)	8,93	32,4	7,8	0,3	33,5	7,2
Горнолесная, бурая, высота 1550—1800 м (Болгария)	7,54	25,3	2,9	0,4	36,4	8,3
Горная лугово-лесная, высота 1800—2000 м (Болгария)	6,05	27,2	10,0	0,3	40,3	7,7

Так, на бурых лесных почвах, развитых на продуктах выветривания осадочных пород, листья бука относительно обогащены Ca и содержат близкие количества Si, Al, Fe, Mg. На них производительность бука более высокая (II—III бонитет), чем на бурых лесных почвах, развитых

на элювии эффузивных пород (г. Железная). Листья бука на подобных почвах содержат меньше Ca, Al и Fe, чем на первых. Бонитет снижается до IV—V. Наиболее выделяются листья бука на бурых лесных почвах, развитых на суглинистом элювии кристаллических пород. В них повышено содержание Si и особенно Al, при резко сниженном содержании Ca, а бонитет равен III—IV.

Обращает внимание общность зольного состава листьев бука и хвой ели Болгарии (повышенное содержание Al_2O_3), что следует признать характерной особенностью для данного региона, связанной с особенностями биоклиматических условий.

Наконец, зольность листьев бука резко снижается с повышением высоты его произрастания за счет уменьшения содержания всех окислов. Отмечены различия зольности листьев в зависимости от экспозиции склонов. На восточном склоне она ниже, чем на западном, что, вероятно, связано с различиями во влагообеспеченности (Джафаров, 1960).

В целом же зольный состав листьев бука, так же как и хвой ели, с достаточной наглядностью отражает различия почв одного и того же генезиса, но различного состава.

В листьях березы (см. табл. 119) на подзолистых почвах (суглинки, бескарбонатные) накапливается относительно больше SiO_2 и CaO, чем на буроземновидных почвах, развитых на кристаллических породах, и особенно на темно-каштановых почвах (сильно карбонатные суглинки). На последних отмечается минимальное содержание в золе SiO_2 , F_2O_3 и K_2O_2 , что также характеризует связи березы с почвами, и прежде всего с увлажненностью и степенью подвижности потребляемых элементов.

Не менее ярки различия зольного состава листьев дуба (табл. 123) в зависимости от почвенных условий.

Т а б л и ц а 123

Зольный состав листьев дуба в зависимости от почвенных условий
(в % от веса золы)

Почва	Зольность, %	SiO_2	Fe_2O_3	Al_2O_3	MnO	CaO	MgO	P_2O_5
Выщелоченный чернозем (Моховое, Орловская обл.)	5,28	11,3	0,2	3,6	Не определено	35,6	8,1	4,7
Темно-серая (Теллермановское лесничество, Воронежская обл.) .	5,05	10,1	0,37	1,2	1,4	41,2	6,9	4,2
Серая лесная оподзоленная (Тульские засеки, Тульская обл.) . . .	4,57	15,7	0,4	Не определено		30,4	9,8	9,6
Темно-серо-бурые супесчаные (Воронежский заповедник, Воронежская обл.) . . .	4,90	20,0	0,4	1,6	1,0	32,4	7,1	2,8
Остаточный солонец (Теллермановское лесничество, Воронежская обл.)	4,12	15,0	0,52	0,7	3,1	35,6	18,0	4,5

Приведенные анализы ясно показывают снижение зольности листьев от выщелоченных черноземов, через темно-серые лесные почвы к серым лесным оподзоленным. Оптимум зольности, соответствующий наиболее высокому бонитету, приурочен к темно-серым почвам Теллермановского лесничества. Отклонения от него зольности и состава золы на выщелоченном черноземе незначительны, и бонитеты дуба на этих почвах близки

друг к другу. Более существенны отличия на серых оподзоленных почвах; на них в золе листьев снижается содержание CaO и увеличивается содержание SiO₂, что соответствует некоторой обедненности этих почв первым и повышением подвижности второго. Бонитет дуба на таких почвах ниже.

При произрастании дуба в одних и тех же климатических условиях, но на различных по генезису и свойствам почвах, например на темно-серых почвах и на остаточных солонцах (Теллермановское лесничество) происходит резкое изменение состава золы листьев. На солонцах снижается содержание CaO и повышается вес MgO, MnO, SiO₂, что вполне соответствует подвижности их в этих почвах. Бонитет дуба снижается до V^a. На темно-серо-бурых супесчаных почвах также отмечается повышение содержания SiO₂ и снижение содержания CaO, в соответствии с содержанием и подвижностью их в почве.

Зольный состав корней древесных пород также может служить одним из биогеоценологических показателей взаимосвязи их с почвами. Некоторые данные, подтверждающие это положение, приведены в табл. 124.

Т а б л и ц а 124

*Изменение зольного состава корней некоторых древесных пород, в зависимости от почвенных условий
(в % от золы)*

Почва	Зольность, %	SiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	CaO	MgO	K ₂ O	P ₂ O ₅	SO ₃	N
<i>Корни ели</i>										
Выщелоченный чернозем (Моховое, Орловская обл.)	6,68	3,43	12,5	6,5	26,5	2,5	3,8	5,7	7,5	1,18
Дерново-подзолистая (Нелидово, Калининская обл.)	2,63	4,1	11,4	1,1	32,3	4,9	24,7	9,5	8,7	0,75
Подзол (там же)	2,90	4,5	14,4	4,1	29,0	3,1	17,2	10,0	5,9	0,35
Торфянисто-перегнойная глеевая (Мордовский заповедник) .	2,53	4,4	13,4	4,3	33,9	10,2	14,9	8,7	9,8	0,65
<i>Корни дуба</i>										
Выщелоченный чернозем (Моховое, Орловская обл.)	6,40	21,5	13,4	3,2	21,0	10,3	8,0	9,2	5,1	0,95
Серо-бурая, темная, супесчаная (Воронежский заповедник) . .	4,41	4,0	6,0	0,3	43,0	6,0	9,6	4,6	5,0	1,62
Дерново-подзолистая (Нелидово, Калининская обл.)	2,20	4,1	23,6	0,9	36,8	5,0	20,0	10,9	11,6	0,54
Подзол (там же)	2,42	5,3	19,8	11,9	28,5	3,3	16,1	9,9	9,0	0,53

Концентрация зольных элементов в корнях ели существенно изменяется в зависимости от содержания тех же элементов в почвах. Чем богаче почва (выщелоченный чернозем), тем больше в корнях накапливается SiO₂ и Fe₂O₃ и меньше CaO, K₂O и P₂O₅. При относительной обедненности почв (дерново-подзолистая и подзол) значительно меньше SiO₂ и Fe₂O₃, но больше CaO, K₂O, P₂O₅. Близок к последним и зольный состав корней на торфянисто-перегнойной глеевой почве. Следовательно, при богатстве почв и избытке содержания Ca (выщелоченные черноземы), корни

накапливают меньше всего зольных элементов, за исключением SiO_2 . При бедности почв, наоборот, накопление идет сильнее, причем можно полагать, что на дерново-подзолистых почвах зольных элементов достаточно, а на подзолах недостаточно. Содержание общего азота в корнях снижается от черноземов к подзолам и лишь несколько возрастает (по сравнению с последними) на торфянисто-перегнойной почве. Близкое к описанному содержание зольных веществ наблюдается и в корнях дуба. Некоторое отличие сводится к тому, что на выщелоченных черноземах в корнях повышается содержание не только SiO_2 и Fe_2O_3 , но и Al_2O_3 и P_2O_5 по сравнению с более бедной серо-бурой супесчаной почвой; на последней корни содержат значительно больше CaO и K_2O . Содержание азота также резко убывает в корнях от первой ко второй почве.

В корнях березы отмечается иная закономерность — увеличение содержания SiO_2 , Al_2O_3 , Fe_2O_3 , K_2O и P_2O_5 и снижение CaO в почвах подзолистого типа (по сравнению с темно-каштановыми почвами), что хорошо коррелируется с увеличением степени подвижности этих соединений в почвах первого типа и недостатком в них Ca .

Таким образом, зольный состав как листьев, так и корней древесных пород достаточно отчетливо отражает влияние генетически различных почв. Установление подобных зависимостей, во-первых, позволяет по этим показателям уточнять бонитировку лесных почв, а во-вторых, они со всей очевидностью подчеркивают наличие более глубоких взаимосвязей, имеющих значение для понимания взаимодействий растительности с почвами и определяющих особенности круговорота веществ и энергии.

Диагностика биогеоценологических взаимосвязей древостоев с почвами, осуществляемая по зольному составу, представляется перспективной, особенно для выявления элементов питания, находящихся в минимуме. Однако подобный подход у нас не получил еще признания и применения, в то время как в западноевропейских странах ему уделяется все большее внимание. Этим путем представляется возможным выявить ранее неизвестные изменения свойств древесных пород в зависимости от почвенных условий.

Количество ежегодного опада характеризует жизнедеятельность древесных пород, выражающуюся в различном ежегодном накоплении хвои и листьев, с которыми связаны текущий прирост и производительность древесных пород. Однако с этой стороны характеристика древесных пород крайне затруднена, так как отсутствует достаточное количество данных, относящихся к сравнимым по возрасту древостоям. Поэтому мы приведем лишь некоторые, более или менее достоверные величины опада как одного из показателей изменения условий произрастания древесных пород в зависимости от почвенно-климатических условий.

Так, опад у ели (*P. excelsa*) в зависимости от условий характеризуется следующими цифрами (табл. 125).

Приведенные данные имеют лишь относительное значение, но они показывают, что чем богаче почвы питательными веществами и чем благоприятней их физические свойства, тем больше производится зеленой массы, а следовательно и больше масса опада (выщелоченные черноземы). На наиболее бедных подзолах эти величины наименьшие, а на дерново-подзолистых и торфянисто-перегнойных почвах ельник по количеству опада занимает промежуточное место.

Можно полагать, что увеличение опада хвои у ели на выщелоченном черноземе в значительной степени определяется тем, что запасы хвои здесь за годичных приростах существенно выше, чем на подзоле.

На всех других почвах хвоя у ели сохраняется до 7 лет и более, что может замедлять физиологические процессы.

Известная зависимость количества опада от почвенных условий выявляется и у дуба. Так, в одних и тех же климатических условиях (Теллер-

Изменение количества опада ели в зависимости от почвенных условий

Тип леса, местонахождение	Возраст ели, лет	Почва	Количество опада, кг	Автор
Ельник зеленомошный кисличный (Центральный заповедник, Калининская обл.)	38	Подзол	2020	Ремезов и др., 1959
Культуры ели (Моховое, Орловской обл.)	25	Выщелоченные черноземы	7553	Розанова, 1960
Ельник папоротниково-дубравный (Мордовский заповедник, Мордовской АССР)	55	Дерново-подзолистая	3211	Ремезов и др., 1959
Культуры ели (Моховое, Орловской обл.)	60	Выщелоченный чернозем	7900	Розанова, 1960
Ельник травяно-зеленомошный (Харовский лесхоз, Вологодской обл.)	45	Торфянисто-перегнойная глеевая	3155	Паршевников, 1958

ман) дубовый лес 50—60-летнего возраста дает следующее количество опада: на темно-серых почвах 3288 кг/га, а на остаточном оподзоленно-осолоделом солонце 2246 кг/га. Эти различия обусловлены тем, что на остаточных солонцах, в силу неблагоприятности почвенных условий для дуба, происходит резкое уменьшение листовой массы.

В возрасте до 15 лет культуры дуба на тех же почвах не показывают существенных различий в количестве опада: на темно-серых почвах он составляет 1109 кг/га, а на остаточных оподзоленно-осолоделых солонцах 1174 кг/га. Это объясняется тем, что в таком возрасте потребности дуба во влаге и питательных веществах покрываются легче, чем в возрасте 50—60 лет. Количество опада у дуба в 25-летнем возрасте следующее: на выщелоченных черноземах (Моховое) 3784 кг/га, на черноземах обыкновенных (Деркул) 2706 кг/га.

Как видно, с уменьшением увлажнения на черноземах обыкновенных, по сравнению с выщелоченным черноземом, также уменьшается масса опада, а тем самым и производительность. В возрасте 50—60 лет зависимость изменения количества опада от различий в почвах видна из следующих цифр: на выщелоченных черноземах (Моховое) он достигает 3700 кг/га, на темно-серых почвах (Теллерман) 3288 кг/га, а на серо-бурых супесчаных почвах (Воронежская обл.) всего 2072 кг/га. Во всех этих условиях недостатка влаги дуб не испытывает. Уменьшение количества опада от выщелоченных черноземов к серо-бурым почвам связано главным образом с запасами питательных веществ в почвах, в свою очередь, связанных с их механическим составом и степенью выщелоченности, обусловленной степенью увлажнения.

Приведенные примеры показывают существование прямой зависимости между облиственением или охвоением крон, количеством опада и свойствами почв.

В прошлом на подобную зависимость или не обращалось внимания, или считалось, что выявить ее невозможно. Последовательное же применение биогеоценотического подхода, направленного на вскрытие взаимосвязей между почвами и древесными породами, позволило (пока, правда, на ограниченных примерах) установить указанную зависимость.

Подобные взаимосвязи могут быть прослежены и по другим породам и почвам.

Не менее важным показателем изменений особенностей древесных пород на различных почвах может служить корневая система, ее строение и масса. Развиваясь непосредственно в почвах, корни древесных пород наиболее чувствительны к изменениям их свойств. Из последних, как отмечалось и ранее, наибольшее значение приобретают богатство питательными веществами, степень увлажнения в вегетационный период и наличие плотных горизонтов различного генезиса. Отношение корней к этим свойствам оценивается по общему запасу их, по характеру распределения и протяженности и, наконец, по количеству наиболее деятельной части их (меньше 0,6 мм в диаметре и сосущие окончания).

В принципе, именно сочетание всех этих показателей с наибольшей полнотой демонстрирует изменения подземной части древесных пород. Однако сколько-нибудь полных данных такого рода по отдельным древесным породам еще не накоплено. Следует отметить, что общая масса корней существенно зависит от энергии роста древесных пород — особенно в молодом возрасте, что следует учитывать при подобных исследованиях и при обобщении фактов.

В наиболее благоприятных условиях роста — на выщелоченных черноземах (Моховое) — в возрасте 25 лет подземная и корневая масса на одно дерево изменяется следующим образом (табл. 126).

Т а б л и ц а 126

Изменение запасов надземной и подземной частей древесных пород в возрасте 25 лет на выщелоченном черноземе
(Розанова, 1960)

Древесная порода	Вес одного дерева, кг абс. сухой массы	
	надземная часть	корни
Дуб	2223	465
Ель	5813	1859
Лиственница сибирская	10574	2582

Лишь после 30—40 лет масса корней достигает наибольшей величины, свойственной для каждой породы.

При наличии в почвах иллювиальных или иного рода уплотненных горизонтов уменьшается рост корней в глубину и увеличивается их горизонтальная протяженность. Так, запас корней дуба в возрасте 55 лет в 1 дм² в толще 0—50 см темно-серой почве равен 200,7 г, а протяженность корней диаметром меньше 1 мм в той же толще 1695 м. На оподзоленно-осолодедом солонце соответственные цифры составляют 38,5 г и 4093 м (Теллермановское лесничество, по данным В. Н. Мина и И. Н. Елагина, 1953).

В темно-серой почве основная масса корней прослеживается до глубины 120—150 см, суммарный вес их в этой толще равен 2472 г, а протяженность — 3256 м; на солонце глубже 50 см их практически нет. Глубина залегания иллювиального горизонта и степень его уплотнения и избыточность увлажнения лежащих под ним горизонтов в подзолистых почвах еще более резко сказываются на количестве и характере распределения корней ели диаметром меньше 0,6 мм, что можно видеть из табл. 127.

На дерново-подзолистой почве с относительно менее выраженным иллювиальным горизонтом и при отсутствии избыточного увлажнения максимум корней диаметром меньше 0,6 мм достигает глубины 20 см. Ниже количество их резко падает и на глубине 40—50 см они единичны.

Накопление корней под ельниками на различных почвах
(Харовский лесхоз, Вологодской обл., Паршевников, 1958)

Почва	Глубина, см	Количество корней, кг/га
<i>Ельник кислично-папоротниковый</i>		
Дерново-слабоподзо- листая	3—10	1780
	10—20	2700
	20—30	720
	30—40	47
	40—50	14
	3—50	5261
<i>Ельник черничник</i>		
Сильнопodzолистая	2—8	4180
	8—10	1380
	10—20	300
	20—30	01
	30—40	0
	40—50	0
	2—50	5861
<i>Ельник хвощево-сфагновый</i>		
Торфянисто-подзо- листо-глеевая	0—4	140
	4—11	0
	11—16	0
	16—20	0
	0—20	140

На сильноподзолистой почве с временным избыточным увлажнением максимум корней приходится на глубину 2—8 см, ниже количество их резко падает, а на глубине 20 см они вообще не обнаруживаются. И, наконец, на торфянисто-подзолисто-глеевой почве корни того же диаметра в незначительном количестве приурочены к подстилке (0—4 см). На этих почвах ель сохраняется в виде единичных экземпляров.

Таким образом, глубина проникновения корней ели диаметром меньше 0,6 см и их количество находятся в зависимости как от степени оподзоленности, так и от увлажненности. С повышением этих показателей резко сокращается глубина проникновения, насыщенность почв корнями приближается к поверхности. Наибольшее количество корней на сильноподзолистой почве может быть связано с меньшим содержанием в ней питательных веществ по сравнению с дерново-слабоподзолистой почвой. Следовательно, и в естественном ареале ели развитие ее корневой системы зависит от почвенных условий.

При снижении увлажнения от темно-серых к светло-каштановым почвам глубина проникновения основной массы корней дуба и других широколиственных пород изменяется следующим образом (Зонн, 1959): темно-серые почвы (Теллерман) — 120—150 см; черноземы (Велико-Анадоль) — 250—300 см; южные черноземы (Белые пруды) — 170—180 см; черноземы (Деркул) — 120—170 см; светло-каштановые почвы (Завет-

ное) — 100—120 см. Как видно, она относительно невелика при наибольшей обеспеченности почв влагой, т. е. на темно-серых почвах. При недостаточном увлажнении и при отсутствии капиллярной каймы средняя глубина проникновения корней наименьшая. Определяется она средней глубиной весеннего промачивания почв (черноземы Деркула и светло-каштановые почвы Заветного).

К сожалению, сравнимых данных о распределении и общем количестве корней дуба на этих почвах почти нет. Мы приведем их только для черноземов Деркула и южных черноземов Белых прудов (табл. 128).

Т а б л и ц а 128

Запасы корней на черноземах по горизонтам (в г/м²)

Мощность, см и горизонты	Чернозем (Деркул)	Южный чернозем (Белые пруды)
0—50 (А)	1012	3068
50—80 (В)	352	362
80—120 (С)	247	545

Хотя эти данные и относятся к насаждениям разного возраста, но они интересны тем, что показывают максимальное накопление корней в гумусовом горизонте А и снижение их в горизонтах В и С.

По сравнению с подзолистыми почвами на черноземах глубина проникновения корней во много раз большая, что связано с недостатком в них влаги.

Не менее важное значение в жизни биогеоценозов имеют потребность древесных пород во влаге и степень обеспеченности ею при произрастании их на различных типах почв. На этом вопросе мы останавливались выше. Поэтому здесь подчеркнем лишь следующее: потребность древесных пород во влаге не определяется какой-либо постоянной величиной на всех почвах. Древесные породы расходуют значительно больше влаги, чем требуется для нормального протекания фотосинтетической деятельности их.

В расходе влаги древесными породами большое значение имеют климатические условия, в которых они произрастают. Чем суше и жарче, тем (при прочих равных условиях) древесные породы больше расходуют влаги. Это достаточно убедительно показано опытами в засушливых условиях, где при орошении затраты воды на транспирацию во много раз больше, чем без него. Поэтому большинство пород до известной степени приспособляется к недостатку влаги. Но это приспособление влечет за собой снижение энергии роста надземной части растений и увеличение подземной, а также сокращение долговечности насаждений при увеличении дефицита почвенной влаги. В равной мере противопоказан и избыток влаги; древесные породы реагируют на него снижением прироста как надземной, так и подземной частей их.

Однако избыток влаги в почвах может быть легко устранен соответствующими лесомелиоративными приемами, а недостаток ее не может быть полностью снят даже при орошении, так как атмосферная засуха при этом не умеряется. Дополнительное увлажнение лишь частично, а не пропорционально улучшает рост и производительность древесных пород.

Недостаточное увлажнение начинает резко проявляться на южных черноземах, оно возрастает к светло-каштановым и бурым полупустынным почвам. Избыток увлажнения отрицательно сказывается на подзолистых и близких к ним почвах, на серых лесных почвах и черноземах

он проявляется спорадически, так как в более теплых условиях увеличивается эвапотранспирационный расход влаги.

В общем же запасы влаги в почвах, занятых древесными насаждениями, служат, как это было установлено нами (Зонн, 1959), одним из важных показателей почвенных условий, к которым приспособляются древесные породы.

Таковы основные зависимости изменения некоторых свойств древесных пород от состава и свойств главнейших типов почв.

Установленные выше общие зависимости роста и производительности древесных пород от почвенных условий не могут быть рассматриваемы как стабильные или постоянно действующие. Они изменяются под влиянием непрерывных или прерываемых на некоторое время человеком (рубки) воздействий лесной растительности на почвы.

В биогеоценологическом отношении наиболее важное значение имеет познание этих сложных и многогранных взаимодействий лесной растительности с почвами. Именно ими в наибольшей степени определяется эволюция биогеоценозов.

С почвами и растительностью связана жизнедеятельность других живых компонентов — позвоночных и беспозвоночных животных, а также микроорганизмов. Растительность и почвы являются для них и местом жизни и источником питания. Животное население и микроорганизмы не только разрушают и преобразуют продукты жизнедеятельности растительности, но и, участвуя в качестве одного из звеньев круговорота веществ в системе — растительность — почвы, способствуют удержанию в биогеоценологической толще наиболее подвижных соединений. Наконец, они являются во многих случаях активными участниками аккумуляции некоторых элементов из атмосферы — азота, серы и др. В тех биогеоценозах, где жизнедеятельность животных и различных микроорганизмов в той или иной степени ослаблена и где они по тем или иным причинам не могут обеспечить полную переработку продуктов жизнедеятельности растительности, может происходить деградация (в широком понимании) лесных биогеоценозов. Примером такой деградации может быть заболачивание лесных биогеоценозов с накоплением торфянистых продуктов разложения растительности, приводящее в конечном счете к образованию торфяного болота.

Прогрессивное развитие лесных биогеоценозов, выражающееся в усложнении состава и строения живых его компонентов (биоценозов), помимо усиления аккумуляции органико-минеральных соединений, сопровождается ослаблением их выщелачивания и улучшением физического состояния почв. С этими качественными изменениями взаимодействия растительности с почвами, сопровождаемыми более интенсивным круговоротом веществ и энергии, связано развитие почвообразовательного процесса от примитивных стадий формирования почв к полноразвитым, с ярко выраженным определенным типом почвообразования.

Естественно, что ведущая роль в развитии биогеоценозов, а следовательно и почв, принадлежит растительности. Однако последняя не может рассматриваться изолированно от всех остальных компонентов. Деятельность животных и микроорганизмов, влияние почвообразующих пород и фитолимата не могут подавляться растительностью. Наоборот, деятельность растительности может существенно видоизменяться под влиянием изменений климата, животного населения, почвообразующих пород или почв, в результате чего в биогеоценозах будут складываться качественно и количественно отличные процессы обмена веществ и энергии, и вследствие этого под лесной растительностью одного и того же или близкого состава формироваться генетически различные типы почв.

Кроме того, биогеоценологическую роль лесной растительности необходимо рассматривать дифференцированно. Не всегда и не во всех случаях

решающее значение в направлении и характере изменения биогеоэцотических процессов принадлежит древесным породам. Существенные и важные сдвиги в них могут определяться входящими в состав лесных биогеоэценозов кустарниками, травами и мхами при относительно небольшом диапазоне изменчивости состава древесных пород.

Это положение особенно важно для понимания роли и значения в жизни лесных биогеоэценозов растений-эдификаторов, поскольку они отражают изменения свойств почв.

Но при этом не следует забывать и значения в биогеоэцотических процессах почвообразующих пород. Наибольшее влияние имеет их химический состав (первичный и вторичный), обусловленный процессами

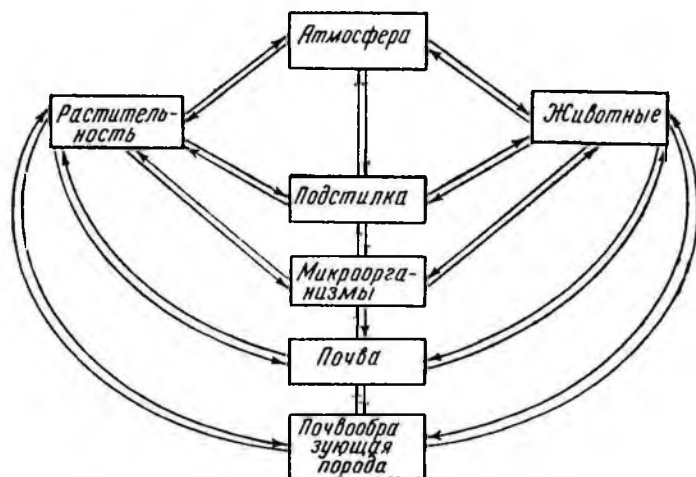


Рис. 68. Схема взаимодействий почв с другими компонентами лесных биогеоэценозов

выветривания, плотностью и водоудерживающей способностью почв. С этими свойствами связаны не только качественные, но и количественные изменения круговорота веществ и энергии.

Отсюда вытекает то основное биогеоэцотическое положение, что взаимодействие лесной растительности и отдельных древесных пород с почвами как в естественных, так и в искусственно созданных биогеоэценозах не однозначно. Причинами этого являются не только изменения состава лесной растительности, но и разнообразие климатических условий, в которых происходят взаимодействия ее с почвами. Взаимодействия отдельных компонентов лесных биогеоэценозов, определяющих развитие почв, могут быть представлены следующей схемой (рис. 68).

Выделение подстилки в особый биогеоэцотический компонент обосновывается тем, что она, во-первых, образуется из отмирающих органических остатков и представляет собой один из результатов жизнедеятельности организмов, а не продукт почвообразовательного процесса в целом.

Во-вторых, подстилка, обладая значительно большими запасами тепловой энергии, чем почва, и концентрируя в себе зольные вещества в виде комплексных органо-минеральных соединений, активно воздействует на почву и изменяет не только процессы, происходящие в ней, но и свойства их.

В-третьих, подстилка, высвобождая при разложении и минерализации тепловую энергию и зольные вещества, регулирует элювиальный вынос подвижных соединений и даже способствует их аккумуляции в почвах посредством образования более сложных комплексных органо-минеральных соединений и коагуляции.

В-четвертых, подстилка является горизонтом наиболее активной биогеоценотической деятельности не только растительности, но и животного населения, вследствие особо высокой концентрации в ней необходимых элементов питания. Как известно, удаление подстилки из лесных биогеоценозов приводит к деградации их. С подстилкой неразрывно связано удержание на уровне, необходимом растениям и животным, физического состояния почв (аэрация, водоснабжение).

Наконец, лесная подстилка — основной источник гумусообразования для почв лесных биогеоценозов, поскольку органическое вещество корней древесных пород имеет подчиненное значение в этом процессе.

В почвах же под травяной растительностью, наоборот, гумусообразование и накопление питательных веществ связаны с ежегодно отмирающими корневыми системами. Поэтому в травяных биогеоценозах отчуждение надземной массы не приводит к столь интенсивной потере плодородия и к ухудшению физического состояния почв, как в почвах лесных биогеоценозов.

Подстилка как компонент лесных биогеоценозов играет особую роль в их жизни вообще, в особенности же во взаимодействиях с почвой. Такое выделение подстилки не ново. На ее отличия от почвы указывал В. С. Шумаков (1958) и др. В настоящее время выделение ее в качестве самостоятельного и в то же время связанного с почвой горизонта предлагается почвоведом США (Smith, 1960), ГДР (Kundler, 1961) и др. Они обозначают ее индексом «О», в отличие от аккумулятивного почвенного горизонта, выделяемого как горизонт «А».

Таким образом, биогеоценотическое понимание подстилки как особого горизонта не расходится с намечающимися тенденциями в генетическом почвоведении.

Естественно, что представленная на рис. 68 схема взаимодействий отдельных компонентов лесных биогеоценозов с почвой имеет лишь общее, принципиальное значение. Роль отдельных компонентов в ней может усиливаться или ослабляться, в равной мере должно дифференцироваться и влияние самой растительности (особенно лесной), показанное в этой схеме обобщенно.

Возможна и перемена местами отдельных компонентов по их биогеоценотической роли в целом и во взаимодействиях с почвами. Одним из таких примеров могут быть биогеоценозы, развивающиеся на коренных почвообразующих породах при их близком залегании к поверхности, когда минеральная часть почв непосредственно отражает особенности горных пород.

В таких биогеоценозах, развивающихся в одних и тех же климатических условиях с биогеоценозами на мощных почвах, усиливается биогеоценотическая роль почвообразующей породы (например, известняков, залегающих на глубине не более 50—60 см от поверхности). При этом роль климата как бы поглощается или затушевывается свойствами горной породы и ее влияние сказывается на видовом и зольном составе растительности, ее производительности и как следствие на свойствах и типовой принадлежности почв.

Все это позволяет утверждать, что представление об однотипном воздействии древесных пород на почвы, без анализа сложившихся биогеоценологических взаимодействий в конкретных условиях формирования биогеоценозов (прежде всего климатических), не соответствует природе этих взаимодействий. Это особенно важно подчеркнуть в связи с тем, что некоторые из лесоводов (Нестеров В. Г., 1954, 1961) до сих пор считают, что подзолистые почвы якобы являются и причиной и следствием специфического влияния лесной растительности на почвы. Такое представление, берущее начало из неправильных взглядов на лесную растительность В. Р. Вильямса, по существу исключает возможность активного и целе-

направленного изменения взаимодействий ее с почвами изменением состава древесных пород и другими способами.

При этом лесной растительности совершенно необоснованно приписывается только потребляющая и обедняющая почвы деятельность и не учитываются особенности биологического круговорота веществ и энергии в лесных биогеоценозах.

Эти особенности — прежде всего в аккумуляции и удержании в телах живых организмов значительной части азота и зольных элементов, в своем большинстве возвращающихся в почву в виде подвижных органо-минеральных соединений и фитолитарий. Лишь небольшая доля их отчуждается из лесных биогеоценозов один раз в течение 100—200 лет (с вырубаемой древесиной). Пополнение этой убыли происходит как за счет потребления зольных веществ из более глубоких горизонтов почвы, так и мобилизацией их из резервов первичных неразложившихся минералов и обломков горных пород, содержащихся в почвах.

Вместе с этим происходит обогащение почвы большими количествами органического вещества и азота, которые в процессах разложения вновь расходуются на развитие растительности.

Поступление в почву продуктов жизнедеятельности биоценозов многообразно, причем многие стороны его остаются еще мало изученными. Можно лишь утверждать, что оно осуществляется непрерывно и различными путями. Поступление происходит, например, через смывание и выщелачивание части зольных элементов, азота и водорастворимых органических веществ с их зеленых частей и из коры растений — при омывании их влагой осадков, через принос различных веществ осадками и ветром из атмосферы, в результате фиксации их из последней как надземными, так и особенно подземными частями растений (азот), через выделения корней и животных и другими путями.

Однако главный путь накопления вещества и энергии в почве — это ежегодное отмирание надземных и подземных частей растений и животных. С ним связано образование подстилки и возникновение всех особенностей почвенных процессов, характерных для лесных биогеоценозов.

В почвы лесных биогеоценозов ежегодно поступает в среднем от 3 до 5 т/га органического опада, содержащего зольные вещества и азот. Зольные вещества полностью поступают в почвы, что же касается органического вещества, то часть его в виде конечного продукта разложения CO_2 поступает в атмосферу и в почву, а часть превращается в гумусовые вещества.

Можно полагать, что аккумуляция в лесных биогеоценозах сопровождается не только перераспределением во всей биогеоценотической толще зольных веществ и азота, но и постепенным нарастанием ее сверху за счет поступления гумусовых веществ и других продуктов разложения. Само собой разумеется, что темпы такого накопления различны. Они зависят от многих факторов, что подтверждается имеющимися данными о поступлении и разложении продуктов жизнедеятельности в лесных биогеоценозах.

Противоположным аккумуляции является процесс выноса за пределы данного биогеоценоза зольных и минеральных веществ, азота и водорастворимых органических соединений в виде истинных или коллоидальных растворов. Эти процессы всецело связаны с круговоротом влаги в биогеоценозах. При избыточном поступлении влаги сверх расходуемой на транспирацию и испарение, она, просачиваясь через почвенную толщу (как в отдельные сезоны года, так, возможно, и в течение всего годового цикла), выносит из сферы действия биогеоценозов то или иное количество различных соединений.

Этот отток влаги в глубинные горизонты почвы зависит, во-первых, от общего количества осадков и от их расхода на эвапотранспирацию, а во-

вторых, от физических и физико-химических свойств отдельных горизонтов почв. Общее правило сводится к тому, что чем больше атмосферное увлажнение и чем меньше эвапотранспирационный расход влаги лесными биогеоценозами, тем больше отток ее за пределы биогеоценотической толщи, и наоборот. По экспериментальным данным (Васильев И. С., 1950; Роде, 1952; Зонн, 1954, 1959), отток влаги из лесных биогеоценозов в различных зональных условиях колеблется от 5 до 25% от количества влаги, поступающей с атмосферными осадками.

Увеличение оттока нарастает с юга на север, от лесных биогеоценозов полупустыни к лесотундровым. При этом происходит дифференциация вымываемых веществ, сопровождающаяся закономерным формированием различной мощности биогеоценотических горизонтов почв. В наиболее засушливых (полупустынных) условиях биогеоценотическая толща почв увеличивается за счет вымывания преимущественно наиболее растворимых хлоридов и сульфатов. Менее подвижные карбонаты подвергаются лишь незначительному выщелачиванию.

В почвах лесных биогеоценозов степи хлориды и сульфаты выносятся еще глубже, а карбонаты опускаются на большую глубину, чем в первых.

В почвах лесных биогеоценозов лесостепи хлориды и сульфаты отсутствуют, а карбонаты почти полностью выщелачиваются из всей мощности их биогеоценотической толщи (за исключением почв, развитых на известняках). Некоторую подвижность приобретают также железо и алюминий, а также органические соединения.

В таежной зоне почвы лесных биогеоценозов, как правило, лишены карбонатов во всей своей толще. Передвижению подвержены все минеральные и воднорастворимые органические соединения (в особенности Са, Mg, Fe, Al и др.). Частично они вымываются в нижнюю часть биогеоценотической толщи почв, где, закрепляясь, способствуют образованию иллювиально-аккумулятивных горизонтов, а частично выбывают из пределов данного биогеоценоза, поступая в грунтовые воды, а с ними в реки и моря.

И, наконец, почвы лесных биогеоценозов в лесотундре оказываются несколько менее выщелоченными, вследствие уменьшения мощности биогеоценотической толщи почв и менее интенсивного круговорота веществ. Для них более характерно изменение качественного состава минеральных соединений в результате избытка влаги (переход их из окисных в закисные соединения) и накопление слабо разложившегося органического вещества.

В соответствии с таким характером химического состава почвенной толщи изменяются характер и мощность отдельных горизонтов, отражающих направление биогеоценотических процессов. Выделенные по этим показателям толщи почв отражают различную напряженность биогеоценотических процессов, в свою очередь, определяемых интенсивностью аккумуляции продуктов жизнедеятельности биоценозов, их превращения в почвах и степенью выноса наиболее подвижных соединений.

В почвах лесных биогеоценозов выделяются следующие горизонты: АА — активной аккумуляции сырого энергетического материала в виде подстилки.

А — аккумуляции гумусовых веществ (соответствует мощности гумусовых горизонтов почв).

ИТ — интенсивного транзита гумусовых и наиболее подвижных минеральных соединений и относительно наибольшего обеднения ими (связан с малой активностью биогеоценотических процессов и слабой насыщенностью корнями).

ВА — вторичной аккумуляции (иллювиирования) органо-минеральных соединений с изменением их физического состояния.

ГТ — глубинного транзита или накопления выбывающих из биогеоценотического круговорота органических и минеральных соединений.

Предлагаемое разделение основано на генетических особенностях отдельных почвенных горизонтов, так и, главным образом, на характере миграции продуктов, образующихся в результате биогенотических процессов. Характер и мощность этих горизонтов изменяется в соответствии с зональным положением биогенотических. В схеме их зональное сочетание сопряжено со степенью выщелоченности почв, что наглядно представлено на рис. 69.

Мощность горизонтов активной биогенотической аккумуляции (горизонты АА и А) наименьшая в биогенотических лесотундры и тайги; она

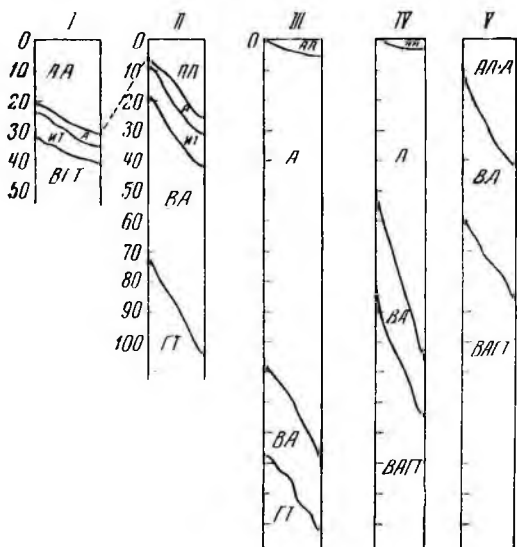


Рис. 69. Схема строения и мощности горизонтов почв в различных зональных лесных биогенотических (минимальная мощность горизонтов — слева, максимальная — справа)

I — лесотундра; II — тайга; III — лесостепь;
IV — степь; V — пустыня

резко увеличивается в лесостепи и вновь снижается в степи и полупустыне. Это коррелирует со степенью выщелоченности почв от наиболее коагулирующих продукты обмена солей Ca, Na и других, связанных с анионами CO₃, Cl, SO₄. Лишь в условиях лесотундры сокращение мощности выщелачиваемой толщи связано с глубиной стояния грунтовых вод или с вечной мерзлотой, ограничивающих вынос подвижных соединений вследствие физических, а не биогенотических причин.

Наконец, общая мощность биогенотических резко снижается в полупустыне и лесотундре, что связано преимущественно с неблагоприятными физическими свойствами почв, ограничивающими возможность более глубокого проникновения корней (температура, переувлажнение, плотность). Резкое же увеличение биогенотической мощности почв в лесных биогенотических степной и полупустынных зон связано преимущественно с недостаточностью увлажнения.

Соответственно изменяется как общее строение почв, так и биогенотическая интерпретация мощностей их горизонтов, что показано на рис. 69.

Взаимодействия растительности с почвами в лесных биогенотических вытекают из того, что почва является источником водного и минерального питания растений и аккумулятором всех жизненных процессов, происходящих в биогенотических. Поэтому как общие запасы биомассы, так и отдельные ее части или элементы, поступающие в почвы, зависят от характера и направления взаимодействий лесной растительности с почвами. Этот вопрос нуждается в более детальном рассмотрении.

ЗАПАСЫ БИОМАССЫ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ КАК СУММАРНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ПОЧВ

Общий запас биомассы, производимой фитоценозами¹, представляет один из важных показателей, характеризующих различия в процессах создания органического вещества и связанного с ними обмена веществ в различных лесных биогеоценозах.

Различия в общих запасах биомассы, отражают, во-первых, общую мощность развития растительности, во-вторых, различия во внешних условиях формирования лесных биогеоценозов, особенно климатических и, в-третьих, различия в напряженности взаимодействующих компонентов в них. Зная их суммарное и дифференцированное выражение, представляется возможным глубже вникнуть в сущность взаимодействий всех компонентов биогеоценозов, и прежде всего взаимодействий фитоценозов с почвами.

Однако на этом пути возникают большие трудности, обусловленные типовым и возрастным разнообразием лесных биогеоценозов и изменчивостью отдельных их компонентов. Осложняет дело и большая трудоемкость работ, обеспечивающих к тому же лишь приближенный количественный учет биомассы.

Этими причинами и определяется крайняя недостаточность сведений о количестве общей биомассы, продуцируемой лесными биогеоценозами.

Подобные данные накоплены преимущественно в СССР, в литературе же западноевропейских стран и США их значительно меньше (лишь учет биомассы в некоторых сосновых и березовых лесах Англии и в тропических лесах).

Имеющиеся цифры дают возможность сформулировать некоторые общие закономерности накопления биомассы в лесных биогеоценозах в зависимости от зонального их положения и состава пород.

В ельниках интенсивность накопления биомассы возрастает от лесов, произрастающих на гумусово-железистых подзолах, через подзолы к дерново-подзолистым почвам (табл. 129). На гумусово-железистых подзолах запас биомассы в ельниках 200-летнего возраста равен всего 137,3 т/га, а на сильноподзолистых почвах запас биомассы уже в возрасте 93 лет достигает 315 т/га. Можно полагать, что к 200 годам он увеличится не менее чем в 2 раза и дойдет до 500—600 т/га. Следовательно, интенсивность накопления биомассы на сильноподзолистых почвах по сравнению с таковой на гумусово-железистом подзоле возрастает в 3,6—4,3 раза, а по сравнению с подзолом — в 1,5—2 раза. Еще большее производство биомассы наблюдается в сложных ельниках, на дерново-подзолистых почвах. Запас ее здесь в возрасте 115 лет достигает 383 т/га, т. е. больше, чем на всех остальных почвах в возрасте до 200 лет. Наконец, наибольшая биомасса продуцируется в приручейниковых типах леса на торфянисто-перегнойных почвах (подзона смешанных лесов); здесь запас биомассы в 45-летнем возрасте достигает 341 т/га, т. е. он такой же, как в 200 лет на подзоле северной подзоны тайги.

Резко снижены запасы биомассы, накапливающиеся в лесотундровых условиях. По данным К. Н. Манакова (1962), для Кольского полуострова они могут падать до 51 т/га, что определяется как почвенными, так и климатическими условиями формирования биогеоценозов — недостатком тепла, неглубокой сезонной, а иногда и вечной мерзлотой.

¹ По сравнению с ней в лесных биогеоценозах зоомасса очень невелика.

Общие запасы биомассы различных типов лесных биогеоценозов (в т/га)

Тип леса, почва и местонахождение	Возраст, лет	Хвоя или листва	Травяно-моховой покров	Надежная древесная часть	Вся надземная часть	Корни	Общая масса	Авторы
<i>Ельник</i>								
Мшистый, Гумусово-железистый подзол. Лесотундра (Архангельская обл.)	200	2,0	5,2	99,2	108,1	29,2	137,3	А. И. Марченко, Е. М. Карлов (1962)
Зеленомошно-кисличный. Сильноподзолистая. Южная тайга (Нелидово, Калининская обл.)	93	10,0	1,0	239,5	250,5	65,4	315,9	Н. П. Ремезов, Л. Н. Быкова, К. М. Смирнова (1959)
Папоротниково-дубравный. Дерново-подзолистая (там же)	115	15,8	0,6	289,6	306,0	78,8	384,3	Н. П. Ремезов, Л. Н. Быкова, К. М. Смирнова (1959)
Приручейниковый. Торфянисто-перегнойная, песчаная; подзона широколиственных лесов (Мордовский заповедник)	45	15,7	Не определялось	223,7	238,7	102,4	341,1	Они же
<i>Сосняки</i>								
Брусничник. Дерново-подзолистая, песчаная почва (там же)	95	3,9	Не определялось	181,8	185,7	62,8	248,5	»
Липняковый. Бурая лесная слабоподзоленная (там же)	57	10,4	»	196,1	206,5	248,7	455,2	»
<i>Дубняки</i>								
Осоково-снытевый. Темно-серо-бурая, супесчаная (Воронежский заповедник)	130	3,3	0,6	227,9	231,8	110,3	342,1	Н. П. Ремезов, Л. Н. Быкова, К. М. Смирнова (1954)
То же	48	3,0	Не определялось	184,6	187,6	62,2	249,8	Они же
Осоково-снытевый. Темно-серая, тяжелосуглинистая (Теллерман, Воронежская обл.)	55	3,5	0,4	149,1	153,0	85,1	238,1	В. Н. Мина (1955)
<i>Тропический лес</i>								
Первичный лес (Гана)	50	—	—	262,4	Данных нет	25,2	287,6	D. J. Greenland, M. L. Kowal (1960)
Вторичный лес (там же)	18	5,6	—	Данных нет	135,6	31,8	174,0	

Природа взаимодействий растительности с почвами выражается не только в снижении производимой биомассы, но и в участии отдельных химических элементов в круговороте веществ и энергии.

Данные по двум типам сосновых биогеоценозов показывают, что сосняк липняковый производит почти в 2 раза большую биомассу по сравнению с сосняком брусничником при одном и том же механическом составе почв, но при разном уровне их плодородия. Участие липы в этом случае определяет количественные различия обмена веществ и энергии, и как следствие большее накопление органо-минеральных соединений, что сказывается в ослаблении оподзоленности почв.

Для аналогичного сосняка черничника Архангельской области (Обозерская) близкие данные сообщаются Молчановым (1961). В этом сосняке запасы растущей массы в возрасте 100 лет равны 262,5 т/га, из них на долю брусники и мохового покрова приходится 14,5 т/га. В возрасте 60 лет соответственные цифры равны 154,1 и 13,1 т/га. В том же возрасте сосняк липняковый продуцирует в 3 раза большую биомассу.

Общая продуктивность того же биогеоценоза, с включением всего отпада хвой, древостоя и травяно-кустарникового яруса¹, в возрасте 60 лет оказалась равной 284,0 т/га, в 100 лет — 542,0 т/га и в 240 лет — 1147,0 т/га.

Продуцирование биомассы дубняками в Теллермане и в Воронежском заповеднике в возрасте 48—55 лет весьма сходно, несмотря на различия почв по механическому составу (табл. 129).

Однако вес биомассы модельных деревьев дуба различен, как это видно из

Вес одного дерева в кг

	Возраст, лет	Ствол и ветви	Листья	Вся надземная часть	Корни	Общий вес
На сучесях . . .	45	300,5	4,3	304,8	80,5	385,2
На тяжелых суглинках	55	789,3	17,6	806,9	87,0	893,9

следующих данных. На тяжелых суглинках он в 2 с лишним раза выше, чем на сучесях, что подтверждает не только различия в плодородии почв и в круговороте веществ и энергии, но и глубокие качественные отличия этих биогеоценозов. Близость же запасов общей биомассы обуславливается различиями в числе деревьев на 1 га. В Теллермане их 1436 шт. на 1 га, а в Воронежском заповеднике — 1775 шт. Следовательно, различия в производительности почв в данных условиях как бы выравниваются общей массой органического вещества, продуцируемого растительностью.

Наконец, данные о производстве биомассы двумя типами тропических лесов позволяют отметить более благоприятную здесь по сравнению с лесами умеренного пояса общую совокупность условий существования растительности в молодом возрасте и сходство с дубовыми лесами в возрасте 50 лет.

Не меньшее биогеоценотическое значение представляют и сравнительные данные о воспроизводстве биомассы различными древесными породами, при однородности почвенных условий. В качестве примера приведем данные по запасам всей биомассы чистых древостоев дуба, ели и лиственницы в возрасте 25 лет на выщелоченных черноземах в Орловской области (Розанова, 1960).

Биомасса в дубовых древостоях составляет 131,0, в еловых 169,3, а в лиственничных 176,7 кг/га. Такие различия в накоплении биомассы этими породами в сходных условиях среды показывают, какое влияние оказывают природные особенности древесных пород на взаимодействия их с почвой.

¹ Нарастающим итогом.

Иначе идет накопление биомассы дубовыми древостоями различного бонитета на песчаных почвах, различной мощности (табл. 130).

Т а б л и ц а 130

Вес массы древостоев дуба различных классов бонитета
(в т/га сухого вещества)
(Ремезов, 1961)

Класс бонитета	Возраст	Ствол	Ветви	Листья	Вся надземная часть	Корни	Общий вес
I	55	167,0	26,6	3,3	196,9	87,5	284,4
II	52	166,1	23,5	3,9	193,5	50,8	244,3
III	55	97,6	19,7	2,3	119,6	29,8	149,4
IV	47	53,9	15,0	2,6	71,5	39,1	110,6

Древостой I и II бонитета приурочены к песчаным почвам, подстилаемым на глубине 2 м суглинками; древостой III и IV бонитетов — к мощным песчаным почвам. Такое различие всецело связано с недостатком питательных веществ для дуба, в то время как предшествовавшие ему сосновые леса имели более высокую (I—II бонитет) производительность. При смене их дубом, произошли сдвиги в почвообразовании — дерново-подзолистые почвы эволюционизировали в серые лесные почвы.

Заканчивая на этом рассмотрение данных о производстве лесными биогеоценозами биомассы, еще раз подчеркнем, что они служат суммарным количественным показателем не только жизнедеятельности биогеоценозов за определенный отрезок времени, но и напряженности последней. Вместе с тем они позволяют судить и о различиях в ежегодном поступлении в почву опадающей части органической массы.

ОПАД И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ В ЖИЗНИ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Ежегодный опад органических остатков древесных пород на поверхность почв представляет одно из главнейших и отличительных свойств лесных биогеоценозов. Их долголетие и уровень производительности находятся в определенной зависимости от количества ежегодно поступающих на поверхность почвы отмирающих органических остатков, содержащих необходимые элементы зольного и азотного питания древесных пород.

Опад является основным источником питания большинства почвенных животных и микроорганизмов лесных биогеоценозов. При этом последние синтезируют различные метаболитические ростовые и токсические вещества, благодаря которым может улучшаться рост одних видов и ухудшаться, вплоть до выпадения, рост других (Рунов и Еникеева, 1955; Егорова, 1962, и др.).

Наконец, гумусовые вещества, образующиеся под воздействием животных и микроорганизмов, имеют важнейшее значение в изменении минеральной части почв, в усилении подвижности питательных веществ, в образовании новых органо-минеральных соединений, их накоплении и выносе за пределы биогеосферы.

С опадом возвращается в почву значительная часть потребленных растениями минеральных веществ и азота, причем в соединениях, качественно отличных от находившихся в почве. Опад представляет собой энергетический материал, способствующий развитию почвообразования и других биогеоценологических процессов.

Поэтому весьма важно знать общее количество, состав и свойства, а также ритм поступления опада как исходного материала, обладающего различными запасами лучистой энергии и влияющего на развитие и эволюцию биогеоценозов.

Количество опада, ежегодно поступающего на почву, весьма различно. Оно зависит в первую очередь от состава и возраста древесного яруса, дающего основную массу его, от степени развитости остальных ярусов растительности, от климатических условий, в которых происходит развитие лесных биогеоценозов, и ряда других причин.

Средние величины опада, поступающего на почву в лесных биогеоценозах Европейской части СССР, таковы: в лиственных лесах — 2,7, в дубовых — 3,9, в сосновых — 4,1 и в еловых — 5,0 т/га (Зонн, 1954 а). Зависимость от состава пород, образующих лесные биогеоценозы, проявляется весьма ясно и четко, она обуславливается свойствами пород, и прежде всего их облиственностью или охвоенностью¹.

Подобная зависимость сохраняется и при произрастании тех же самых пород в одинаковых условиях, при одном и том же возрасте и близких полнотах насаждений, что видно из данных, полученных И. М. Розановой (1960) в Моховом Орловской области на выщелоченном черноземе (культуры): в дубовом насаждении, (25 лет, полнота 1,3) опад составляет 3,7, в лиственном (26 лет, полнота 1,0) — 4,4 в сосновом (6 лет, полнота 0,9) — 6,2, в еловом (27 лет, полнота 1,0) — 7,2 т/га.

С увеличением возраста древостоя в лесных биогеоценозах количество опада колеблется в небольших пределах, поскольку компенсировано изменяются полнота насаждений и запасы хвои или листвы деревьев. В табл. 131 отмечены изменения количества опада с увеличением возраста.

Т а б л и ц а 131

Изменение количества опада с увеличением возраста древостоев в различных типах лесных биогеоценозов (в т/га)

Ельник зеленомошно-кисличный (Ремезов, 1959)		Сосняк брусничник (Ремезов, 1959)		Дубняк осоково-снытевый (Ремезов, 1959)		Дубняк снытево-осоковый (Миша, 1955)		Дубняк солонцовый (Миша, 1955)	
возраст, лет	количество опада	возраст, лет	количество опада	возраст, лет	количество опада	возраст, лет	количество опада	возраст, лет	количество опада
24	3,2	14	2,5	12—16	3,8	25	3,2	10—15	1,87
38	2,0	33	2,3	48—52	3,9	43	3,7	30—40	2,50
60	1,9	45	1,9	93—97	3,7	55	3,5	50—60	2,77
72	1,9	71	2,0	130—140	4,3	220	3,6	60—70	1,72
93	1,9*	95	1,3					160—200	1,40

* Цифры, возможно, занижены, так как в том же типе и в том же возрасте, по Абрамовой (1957), количество опада достигало 4,2—4,5 т/га.

В ельниках и сосняках снижение опада с увеличением возраста выражено вполне отчетливо. В дубняках резкое снижение массы опада происходит только при неудовлетворительном для дуба водном режиме почвы (в дубняке солонцовом). Эта зависимость присуща и другим биогеоценозам, в которых происходит ослабление компонентных взаимодействий вследствие неблагоприятности одного или нескольких из них.

¹ Максимальное количество ежегодного опада поступает в биогеоценозах влажных тропических лесов. По данным С. В. Зонна и Ли Чен-квэя (1962), в герониеро-вом лесном биогеоценозе влажных тропических лесов Китая годовое количество опада достигает 11,6 т/га. Опад поступает в течение всего года, со следующей сезонной ритмикой: сезон туманный (ноябрь-февраль) — 2—3 т/га; сухой (март-май) — 4,7 т/га; влажный (июнь-октябрь) — 4,6 т/га.

Следует отметить, что приведенные данные характеризуют только опад с древостоев. Общая же его величина, с учетом отмирающего травяного покрова, будет на 200—500 *кг/га* больше. Еще более характерны изменения количества опада по ельнику зеленомошно-кисличному, произрастающему в различных зональных условиях (в возрасте 100—200 лет): в лесах лесотундры¹ около 6,0, в северной тайге около 5,0, в южной тайге около 4,3, в смешанных лесах около 3,6—5,7 *т/га*.

На первый взгляд приведенные величины могут казаться парадоксальными, так как показывают увеличение опада при продвижении с юга на север. Однако это происходит вследствие увеличения в том же направлении удельного веса опада мхов и кустарничков, а в подзоне смешанных лесов травяного покрова.

В Кольской лесотундре, по данным В. И. Левиной (1960), общее количество сухой надземной массы мохово-кустарничкового покрова достигает: в сосняке лишайниковом 40,7, зеленомошниковом 43,5 *ц/га*. Количество опада в тех же условиях, по К. Н. Монакову (1962), равно: в ельнике черничнике IV класса возраста, V^a бонитета 15 *ц/га*, в сосняке голубичнике V класса возраста, V бонитета 23 *ц/га*.

Столь существенные различия в величинах опада обуславливаются развитием типов биогеоценозов в целом, полнотой их древостоев, а также зональными и провинциальными условиями их формирования.

Количество опада существенно варьирует в лесах, произрастающих в различных климатических условиях. Так, сосняк брусничник в Брянской области дает до 3,2 *т/га* опада, сосняк с дубом в Московской области 3,0 *т/га*, а в Воронежской — 1,3 *т/га*, то же с кленом соответственно 3,6 и 2,0 *т/га* (Зонн, 1954а).

В ельниках (черничных и кисличных) количество опада в Калининской области составляет 3,7—4,2 *т/га* (Абрамова, 1947), в Московской области — 6,2—6,9 (Нестеров, 1954), а в Брянской — 4,9 (Зонн, 1954а). Как видим, колебания здесь еще более значительные, чем в сосновых лесах.

Несмотря на незначительность накопленных до сих пор данных по количеству ежегодного опада в лесах, совершенно очевидно, что оно в наибольшей степени зависит от состава лесных фитоценозов и взаимодействий их с остальными компонентами. Следовательно, количество годового опада отражает определенную интенсивность взаимодействий всех компонентов лесных биогеоценозов. Вместе с тем зависимость количества опада от состава лесных фитоценозов позволяет регулировать его так, чтобы усиливать интенсивность взаимодействий фитоценозов с почвами, что особенно важно в условиях, неблагоприятных для жизнедеятельности лесных биогеоценозов.

Качество опада зависит от количества аккумулированной в нем тепловой энергии, от содержания зольных веществ и азота, от состава органического вещества.

Данными, характеризующими опад в отношении аккумулированной в нем тепловой энергии, мы до сих пор не располагаем. Лишь Молчанов (1961б) определяет теплотворную способность опада сосняка черничника величиной 4700—5300 *кал/г*.

Более изучена аккумуляция в опаде зольных веществ и азота. Однако и этих данных накоплено еще далеко не достаточно, несмотря на их важное значение в познании взаимодействий растительности с почвами и в выявлении условий, обеспечивающих наиболее полное использование почвенного плодородия для воспроизводства органической массы лесными фитоценозами. Сводка существующих материалов по этому вопросу показывает, что аккумуляция азота и зольных веществ в опаде лесных биогеоценозов

¹ По Архангельской области (Марченко, Карлов, 1962).

закономерно возрастает от северной тайги к лесостепи, достигая максимальных величин во влажнотропических лесах (табл. 132).

Еще более высокие величины, характеризующие вовлечение в круговорот некоторых элементов в тропических лесах, приводятся И. А. Денисовым (1962). Так, по четырем фитоценозам: *Brachystegia* sp., *Macrolobium* sp., *Mustanga smithii* и смешанному лесу они колеблются в следующих пределах: для азота 140—224, для калия 48—104, для кальция 84—124 и для фосфора 4—9 кг/га.

В тропических саваннах напряженность вовлечения химических элементов в круговорот еще большая. Она достигает по азоту 74—83, по калию 87—970, по кальцию — 15—186 и по фосфору — 3—85 кг/га.

Следовательно, и в тропических условиях наблюдаются значительные колебания в круговороте веществ и энергии, обусловленные различными причинами.

Эти колебания, прежде всего связаны с количеством опада, а затем с содержанием и подвижностью тех же элементов в почвах.

Отклонения в массе опада в пределах зональных фитоценозов обуславливаются изменениями других компонентов, участвующих в формировании биогеоценозов. Так, увеличение возврата с опадом зольных веществ и азота в северотаежных условиях от ельника черничника к сосняку голубичнику определяется принадлежностью их к различным группам лесных биогеоценозов — первого к элювиальной и второго к транзитной. Поэтому в сосняке голубичнике почвы и грунтовые воды аккумулируют значительную часть зольных веществ и азота, вымываемых из почв ельника черничника.

Кроме того, приведенные данные показывают, что гумусово-железистый подзол, являющийся компонентом ельника черничника в северной тайге, содержит наименьшее количество подвижных минеральных веществ и азота, что отражается и на опаде.

В южнотаежных условиях увеличение аккумуляции зольных веществ и азота в опаде всецело связано с усложнением флористического состава биогеоценозов. Резкое уменьшение их в опаде сосняка брусничника обуславливается бедностью минеральными ресурсами песчаной дерново-подзолистой почвы.

Аналогичную закономерность (увеличение зольности и содержания азота в опаде всецело связано с усложнением флористического состава анализы опада по подзоне смешанных лесов.

Весьма показательны данные по лесостепи. Они подтверждают, во-первых, зависимость возврата зольных элементов и азота от состава древесных пород в искусственно созданных биогеоценозах (анализы № 10, 11 и 12). При однородности почв максимальный возврат их происходит в еловом биогеоценозе и относительно меньший в дубовом. Лиственница, занимающая промежуточное место, выделяется относительно наибольшим возвратом азота.

Во-вторых, в природных биогеоценозах (анализы № 13 и 14) использование почвенных запасов минеральных веществ и азота далеко не совершенно и не полно по сравнению с искусственно созданным еловым биогеоценозом. Следовательно, имеются неограниченные возможности усиления круговорота и производства органической массы посредством подбора пород и увеличения полноты древостоев.

В-третьих, различие почвенных условий (анализы № 13, 14 и 15) существенно сказывается на потреблении и возврате зольных элементов и азота. Наибольшее значение при этом приобретают механический состав и генетические свойства почв. Так, на одном и том же типе почв (темно-серые) при песчаном механическом составе возврат зольных элементов и азота с опадом (анализ № 13) значительно снижается по сравнению с тяжелосуглинистыми почвами (анализ № 14). Еще более резко снижается

Содержание зольных веществ и азота в опаде лесных биогеоценозов (в кг/га)

Характер леса и местонахождение	Чистая зола	Зольные элементы									
		SiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	P ₂ O ₅	CaO	MgO	MnO	K ₂ O	SO ₃	N
<i>Северная тайга</i>											
1. Ельник черничник, Кольский полуостров	39,39	9,14	1,88	0,49	1,90	13,33	2,69	1,46	3,29	2,60	11,78
2. Сосняк голубичник, там же	71,71	7,66	2,82	1,43	3,74	28,51	5,01	2,07	10,76	5,09	17,70
<i>Южная тайга</i>											
3. Ельник зеленомошно- кисличный, Нелидово Калининск. обл.	66,7	19,6	5,00	0,90	4,9	21,4	3,8	3,00	4,9	3,2	18,6
4. Ельник сложный, там же	71,06	25,1	4,80	0,56	4,7	25,7	2,0	2,80	3,8	1,6	20,1
5. Сосняк брусничник, Мордовский заповед- ник	36,96	4,7	2,5	0,56	2,1	15,4	3,2	2,10	2,9	3,5	9,9
6. Сосняк липняковый, там же	88,17	12,4	6,1	1,36	6,7	36,6	6,5	1,71	10,5	6,3	26,3
<i>Подзона смешанных лесов</i>											
7. Ельник липинно-кис- личный, Подушкино, Московск. обл.	168,4	52,0	7,7	4,6	4,9	52,3	6,2	9,2	Не оп- реде- лялось	Ед.	
8. Дубняк волосистоосо- ковый, Московск. обл.	267,8	42,9	8,9	5,6	13,5	92,8	10,7	12,6	»	»	
9. Липо-дубняк волосис- тоосоковый, Московск. обл.	326,1	35,3	10,1	3,2	18,7	98,1	15,5	9,0	»	»	
<i>Лесостепь</i>											
10. Ельник (культура) Моховое, Орловск. обл.	607,9	253,3	60,3	7,4	9,6	210,6	19,9	Нет	21,10	28,7	92,8
11. Лиственничник (культура), там же	224,0	22,1	30,7	7,6	5,4	52,9	24,3	»	27,5	53,5	95,6
12. Дубняк (культура), там же	171,3	32,4	33,9	1,8	6,2	36,7	14,3	»	Не оп- реде- лялось	24,9	35,1
13. Дубняк осоково-сны- тевый, Теллерман, Во- ронезжской обл.	231,2	38,0	9,7	1,4	19,0	110,1	15,4	»	21,5	16,1	40,0
14. Дубняк снытевый, там же	360,0	139,2	30,2	5,0	3,1	119,2	18,9	2,5	69,6	Не оп- реде- лялось	52,5
15. Дубняк солонцовый, там же	56,0	19,7	4,5	0,7	0,5	17,9	5,6	1,1		То же	
<i>Тропический пояс</i>											
16. Влажнотропический героньеровый лес, Китай	2030,3	1420,2	213,1	15,0	18,2	126,5	61,5	7,4	27,3	41,1	158,5
17. Влажнотропическая заросль бамбука, там же	2070,8	1316,3	407,2	32,4	13,9	78,1	46,4	2,2	36,9	43,4	110,4

количество тех же веществ на солонцах по сравнению с темно-серой почвой (анализы № 14 и 15). Резкое снижение количества CaO, вовлекаемого в круговорот на солонцах и гумусово-железистых подзолах, не может обеспечить аккумуляции остальных веществ в них, что приводит к преобладанию элювиального выноса их из почв. Различия в содержании отдельных зольных элементов в опаде определяют интенсивность их биологического накопления в почвах.

В-четвертых, данные о зольном составе и содержании азота в тропических биогеоценозах показывают, что, помимо принципиально отличного характера возврата элементов (с преобладанием в нем SiO_2 , Al_2O_3 , Fe_2O_3 и N), здесь наиболее полно используются почвенные ресурсы. Это в известной мере связано с предельным усложнением состава фитоценозов и с круглогодичным потреблением азота и зольных веществ.

В целом же, вовлечение в круговорот зольных элементов и азота достигает в лесных биогеоценозах весьма значительных величин, особенно если учесть, что подобный возврат осуществляется ежегодно. Если принять за средний возраст жизни биогеоценозов 100 лет, то за период с 20 до 100 лет все величины увеличатся в 80 раз.

К сожалению, систематических данных по составу органического вещества опада до сих пор нет. По имеющимся же разрозненным анализам выявить биогеоценозические закономерности его изменений не представляется возможным.

ЛЕСНАЯ ПОДСТИЛКА И ЕЕ РОЛЬ В БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКОМ ПРОЦЕССЕ В ЛЕСУ

Подстилка представляет собой специфически лесное органогенное образование, покрывающее поверхность почв слоем различной мощности и подчиненное определенным закономерностям, связанным как с живым населением подстилки (микроорганизмы и животные), так и с атмосферными (фитоклиматическими) условиями.

Подстилка образуется из лесного опада, а именно из той его части, которая не успевает разложиться в течение вегетационного периода. В отличие от опада, состоящего из отмерших частей растений, сохраняющих свою первоначальную форму, подстилка состоит из органического вещества, в различной степени разложившегося, и обладает определенными сложением и свойствами. В ней аккумулируются также зольные вещества, возвращаемые в почву с опадом.

Лесная подстилка обладает наиболее высоким содержанием азота и необходимых для растений питательных веществ — особенно P, K, Ca, Mg и др. Поэтому в ней распределяется основная масса мелких корней и она является одним из главнейших источников питания древесных пород.

Представляя одну из стадий превращения опада в гумусовые вещества, подстилка характеризуется сходным с гумусом почв составом органических соединений.

Существуют два типа превращения опада в гумусовые вещества: 1) опад — подстилка — гумус и 2) опад — гумус. Первый характерен для лесов умеренно холодных и умеренно теплых областей, второй — для теплых сухих и жарких влажных областей.

Накопление подстилки — процесс биогеоценозический, зависящий не только от количества опада, но и от взаимодействий с микро- и зооценозами. Поэтому ее накопление более постоянно, чем поступление опада. Количество последнего, как известно, сильно варьирует по годам.

Интенсивность накопления подстилки связана с интенсивностью ряда процессов и явлений, протекающих в биогеоценозах. Так, например, накопление подстилки и ее оторфовывание может служить известным

Запасы подстилок и содержание в них зольных элементов, по типам лесных биогеоценозов

Тип биогеоценоза и местонахождение	Запас подстилки т/га	Содержание зольных элементов, кг/га										
		Зола	SiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	MnO	CaO	MgO	K ₂ O	P ₂ O ₅	SO ₃	N
<i>Северная редкостная тайга</i>												
Сосняк лишайниковый на железистом подзоле (Кольский полуостров)	34,5	694,8	206,5	118,9	58,0	6,7	142,6	26,9	Не определялось	45,7	28,2	Не определялось
Ельник зеленомошник, гумусовый подзол (там же)	57,5	1627,3	587,7	251,4	189,5	36,1	207,8	61,2	—	112,86	60,7	»
<i>Средняя тайга</i>												
Ельник черничник на среднеподзолистой суглинистой почве (Харовский лесхоз, Вологодской обл.)	51,0	2986,0	1284,0	295,0	127,0	117,0	694,0	97,0	122,0	112,0	138,0	862,0
Ельник травяно-зеленомошный на торфянисто-перегнойной глеевой почве (Харовский лесхоз, Вологодской обл.)	69,0	3623,0	1168,0	262,0	172,0	41,0	1160,0	234,0	166,0	186,0	234,0	1118
<i>Лесостепь</i>												
Дубрава снытевая на темно-серых почвах (Теллерман, Воронежской обл.)	13,3—19,3	3002	Данных нет									
Дубрава солонцовая (там же)	10,1—12,2	755	Данных нет									
Ельник на выщелоченном черноземе, культуры (Моховое, Орловской обл.)	15,2	1016,6	439,0	103,5	22,3	Не определялось	425,3	27,3	21,3	28,8	48,6	206,0
Лиственничник (там же)	12,3	566,9	116,8	89,7	27,1	»	204,2	50,4	30,7	12,3	35,7	150,0
Дубняк (там же)	5,3	221,3	84,8	33,2	8,9	»	122,8	11,6	32,1	5,8	22,1	77,5
<i>Ельники горные</i>												
Ельник зеленомошно-черничный, на темноцветной почве (Болгария)	8,5	1412,4	827,9	258,1	33,1	Не определялось	136,8	65,4	Не определялось	17,8	73,1	79,0
Ельник можжевельниковый (там же)	6,6	995,3	609,8	172,3	53,5	»	66,0	32,3	»	21,9	39,6	66,3

доказателем изменения всей совокупности биогеоценологических процессов, обусловленных ослаблением поступления лучистой энергии, снижением деятельности животных и микроорганизмов в условиях существенного превышения прихода влаги над ее испарением.

В равной мере, при избытке поступления тепла и недостатке влаги происходит усиленная минерализация органического вещества. При этом весьма полезная для жизни биогеоценозов подстилка не образуется. И если в почвах травяных биогеоценозов насыщенность их живым населением связана с распределением корней, как указывает Афанасьева (1952), то в лесных биогеоценозах умеренного пояса эта насыщенность в первую очередь связана с подстилкой. В ней жизнь во много раз более интенсивна, чем в почве, что обеспечивает удержание органогенных элементов в поверхностных горизонтах последней.

Несмотря на огромную роль подстилки в жизнедеятельности и эволюции лесных биогеоценозов, степень изученности количества подстилки и содержания в ней зольных и гумусовых веществ крайне недостаточна.

Несколько больше накоплено данных по запасам подстилки в различных типах лесных биогеоценозов (табл. 133). Они показывают, что наибольшее количество подстилки накапливается в лесных биогеоценозах северной и средней тайги, достигая 57—69 *т/га*. Особенно большие величины отмечаются в сосняках северотаежной зоны: в черничнике — до 90 *т/га*, в долгомошнике — до 105 *т/га*. В аналогичных сосняках Московской области (подзона смешанных лесов) запасы подстилки несколько снижаются и соответственные величины равны 72 и 103 *т/га*, а в черничниках Брянской области — только 39 *т/га*.

Столь высокое накопление подстилки свидетельствует об ослабленности биогеоценологических взаимодействий, обусловленных неблагоприятным фитоценологическим режимом, подавляющим жизнедеятельность фитоценоза и «работу» микроорганизмов и животных.

В то же время накопление подстилки в зеленомошно-черничном и можжевельниковом ельниках южной Болгарии (Зонн, 1960) при аналогичном составе фитоценозов с фитоценозами средней тайги снижается в 8—10 раз и равно 6,6—8,5 *т/га*. И эти данные подчеркивают роль типов лесных биогеоценозов в величинах накопления подстилки. Роль последних сказывается и на запасах подстилки в подзоне смешанных лесов при близких климатических условиях. Так, в Беловежской пуще (Утенкова, 1961) ее запасы таковы: в дубняке грабовом 8,2—10,0 *т/га*, в дубняке елово-черничном 11,0—12,8, в ельнике с дубом 17,9—19,7 и в ельнике черничнике 34,0—52,6 *т/га*. В Подмоскowie (Подушкинское лесничество) разница в накоплении подстилки в различных типах биогеоценозов еще более значительная: в ельнике лещинно-кисличном с дубом накапливается 23,0 *т/га*, в дубняке волосистоосоковом 6,3, а в липо-дубняке волосистоосоковом 2,7 *т/га*.

Аналогичная зависимость четко выражена и в данных о количестве подстилки, накапливающейся в лесостепных биогеоценозах (см. табл. 133). Запасы подстилки резко снижаются от ельника, через лиственничник к дубняку. В лесостепных условиях накопление подстилки минимальное по сравнению с другими зонами, что характеризует высокую интенсивность взаимодействий всех компонентов биогеоценозов. В искусственных степных биогеоценозах количество подстилки может возрастать, как это показывают данные по Деркульской станции (Луганская область), где запас ее в дубово-ясеновой полосе (60 лет) колебался от 36 до 40 *т/га*, а в лесном массиве (15—16 лет) — 15—18 *т/га*. Это обусловлено замедлением разложения подстилки вследствие сухости и затухания деятельности животных и микроорганизмов при недостаточном увлажнении, а также обогащения ее минеральными частицами в результате жизнедеятельности почвенных животных и приноса их ветром.

Таковы некоторые данные об изменениях в характере накопления подстилок, обусловленных различиями во взаимодействиях в системе: подстилка → растения → почва → микро- и мезоорганизмы → атмосфера → подстилка. Различия в этих взаимодействиях сказываются на количестве зольных элементов и азота (см. табл. 133). В подстилках по сравнению с опадом их количество резко вырастает за счет уменьшения запасов органического вещества. Однако изменения происходят с различной интенсивностью, что сопряжено с зональным изменением взаимодействий компонентов биогеоценозов.

Общая зольность и содержание главных зольных элементов в подстилках повышаются от северной тайги к лесостепи, что связано как с различиями в потреблении этих веществ растениями, так и особенно с ослаблением выщелачивания их из подстилок в почвы. Так, в северо- и средне-таежных типах биогеоценозов накапливаются только Fe, Al и Si; все остальные элементы: Mn, Mg, K, P, Ca, с различной степенью интенсивности выносятся не только из подстилок, но и из верхней части почвенной толщи биогеоценозов. В лесостепных биогеоценозах накапливаются Mg, Ca, S, Al, Fe, в незначительной степени выносятся в верхний горизонт почв K, P и Si.

Еловые биогеоценозы Болгарии резко отличаются по характеру накопления зольных элементов от таежных; здесь преобладает накопление SiO_2 , Al_2O_3 и Fe_2O_3 при сильном снижении CaO и MgO. По круговороту веществ, следовательно, эти биогеоценозы ближе стоят к субтропическим, чем к таежным. Аналогично накопление зольных элементов осуществляется и в высокогорных ельниках Восточного Тибета (Зонн, 1964).

Таким образом, лесные биогеоценозы, обладая способностью в наибольшей степени аккумулировать на поверхности земли органическое вещество с содержащимися в нем зольными элементами и азотом в виде лесной подстилки, создают не только резервы питания для растений и животных, но и энергетические ресурсы, под влиянием которых изменяются как отдельные компоненты биогеоценозов, так и биогеоценозы в целом. Эти изменения происходят в результате постепенного накопления почвами новых признаков и свойств.

При недостаточно слаженном взаимодействии отдельных компонентов, чем определяется, например, преобладание накопления подстилки над ее разложением, вследствие недостатка тепла и избытка влаги, нарушается действие и других компонентов. При этом изменения происходят более быстро и обычно в направлении регрессивного развития лесного биогеоценоза. Это особенно характерно для лесотундр и северной тайги, где почвы лесных биогеоценозов находятся в неустойчивом состоянии и часто деградируют в сторону заболачивания. Подобный процесс происходит вследствие преобладания консервации энергетического материала и вымывания из него зольных веществ.

В южной тайге и в подзоне смешанных лесов подобные явления выражены в меньшей степени. Здесь процесс биологической аккумуляции веществ и энергии происходит не только в подстилке, но и в большей по мощности толще почв (рис. 70). Он сопровождается более интенсивным синтезом новых органических и органо-минеральных веществ.

И, наконец, в степных условиях под лесными насаждениями процесс почвообразования имеет сезонно-затухающее выражение, что обуславливается ослаблением жизнедеятельности биогеоценозов в засушливые годы. Но в целом и здесь происходит активная биогенная аккумуляция, сопровождающаяся качественными изменениями почв.

Несмотря на то, что в лесных подстилках преобладает органическое вещество, его роль в биогеоценологических процессах остается недостаточно изученной, особенно слабо исследовано значение состава подстилок в жизни фито- и зооценозов и их роль в изменении почвенных процессов.

Широко известное разделение лесных подстилок по степени и характеру разложения на торфянистые (rothumus), грубогумусные (moder) и мягкогумусные (mull) не основывается на объективных качественных показателях, что затрудняет пользование им.

Систематическое изучение состава гумусовых веществ подстилок в различных типах лесных биогеоценозов (по методике И. В. Тюрина) позволило выявить некоторые закономерности их формирования. Однако и при этом полностью не вскрывается природа взаимодействий отдельных групп гумусовых соединений с почвами. Представление о оподаоливающем действии фульвокислот, особенно развиваемое В. В. Пономаревой (1962), не является общепризнанным. Состав и свойства фульвокислот различны и находятся в зависимости не столько от состава растительного опада, сколько от изменений взаимодействий с другими компонентами биогеоценозов, особенно с атмосферой, микроорганизмами и животными.

Общие закономерности изменений группового состава гумусовых веществ подстилок в различных типах биогеоценозов (табл. 134) сводятся к следующему.

Содержание общего углерода убывает от южнотаежной к степной зоне, что соответствует усилению в этом же направлении минерализации органических остатков сравнительно с их разложением. С этим основным процессом сопряжено повышение содержания углерода, связанного с кальцием, и гуминовых кислот, а также снижение содержания фульвокислот и отчасти углерода в неразложившейся части подстилок.

Содержание углерода легкогидролизуемых соединений повышается от биогеоценозов средней тайги к биогеоценозам подзоны смешанных лесов и вновь снижается в биогеоценозах лесостепи и степи, что связано с наиболее благоприятными условиями разложения подстилок, существующих в лесостепных биогеоценозах.

Некоторые отклонения от этих правил (в частности, снижение содержания общего углерода в условиях средней и северной тайги) связаны с наиболее интенсивным здесь выщелачиванием водорастворимых его соединений. Это сказывается и на снижении отношения C_T к C_F до 0,2. В южнотаежных типах биогеоценозов оно повышается до 0,5. При этом выявляется зависимость состава гумусовых веществ от состава древостоев (елового и соснового), а в пределах одного и того же состава — от степени

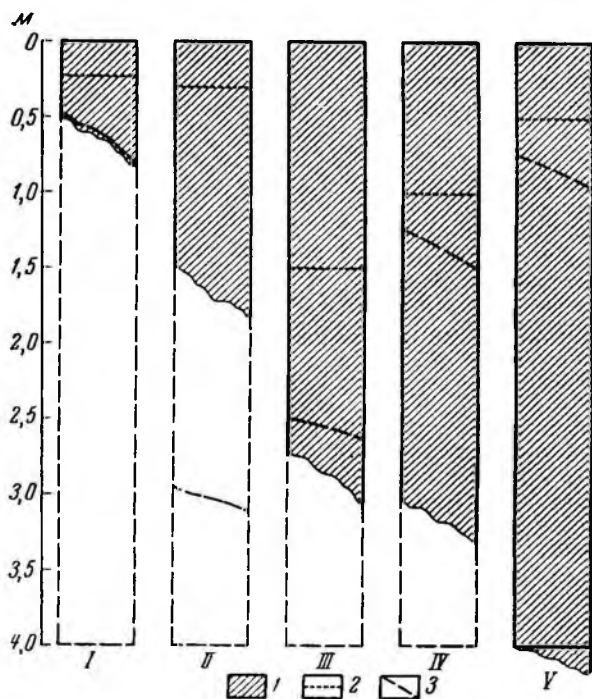


Рис. 70. Изменение некоторых показателей почв в лесных биогеоценозах различных зон

1 — общая мощность почвы; 2 — границы активной аккумуляции гумусовых веществ; 3 — граница активной выщелачивания минеральных и органо-минеральных соединений; I — лесотундра; II — тайга; III — лесостепь; IV — степь; V — полупустыня

Состав органического вещества подстилок

Тип биогеоценозов и местонахождение	Содержание углерода, %	Углерод, % от общего углерода, принятого за 100						C _T : C _F	C : N
		воско- смоли	декаль- цината	гумино- вых кис- лот	фульво- кислот	легкоид- ролизуе- мый	неразло- жив. остатки		
<i>Средняя тайга</i>									
Ельник черничник. Подзол (Вологодская обл.)	38,18	9,7	1,6	6,7	22,5	3,1	47,6	0,19	Не опре- делялось
<i>Южная тайга</i>									
Ельник черничник, Ма- ломощный подзол (Яро- славская обл.) . . .	49,43	11,0	2,0	6,7	22,1	3,9	54,3	0,30	27,2
Ельник кислично-папо- ротниковый. Дерново- слабоподзолистая поч- ва (там же)	52,69	9,9	2,2	5,2	22,5	3,0	57,2	0,23	25,7
Ельник сфагновый. Тор- фянистый подзол, гле- евый (там же)	48,64	7,9	1,1	5,3	22,0	3,3	60,4	0,24	26,4
Сосняк лишайниковый. Подзол, среднемощный (там же)	46,12	15,4	1,1	5,1	22,1	3,8	52,5	0,23	42,0
Сосняк черничник. Сильноподзолистая почва (там же)	48,61	14,0	1,1	6,6	18,2	3,3	56,7	0,36	33,5
Сосняк долгомошник. Мощный подзол, гле- евый (там же)	42,32	9,1	1,5	10,5	22,6	2,9	53,4	0,46	30,5
<i>Смешанные хвойно-широколиственные леса</i>									
Ельник кислично-зеле- номошный. Дерново- сильноподзолистая почва (Московская обл.)	35,82	10,5	1,7	9,2	17,0	21,9	39,7	0,54	Не опре- делялось
Дубняк осоковый. Дер- ново-среднеподзоли- стая (там же)	42,08	11,6	2,5	6,0	11,6	17,5	50,8	0,52	»
<i>Лесостепь</i>									
Дубняк осоково-сныте- вый. Серая лесная почва (Рязанская обл.)	39,98	19,2	4,6	5,6	16,6	5,6	50,0	0,27	Не опре- делялось
Дубняк ясенево-сныте- вый. Темно-серая поч- ва (Воронежская обл.)	33,66	8,8	4,4	10,1	13,7	3,5	59,5	0,74	»
Дубняк солонцовый (там же)	31,01	7,6	2,6	12,1	15,1	3,6	59,0	0,80	»
<i>Степь</i>									
Дубняк ясенево-ильмо- вый. Чернозем (Луган- ская обл.)	30,65	8,2	5,7	13,2	15,0	4,2	53,7	0,87	»
<i>Горные леса</i>									
Ельник черничник. Тем- ноцветная почва (Бол- гария)	38,19	7,9	1,3	14,6	21,1	—	55,5	0,59	»
Сосняк брусничник (там же)	34,12	12,2	2,1	15,3	24,6	—	45,1	0,62	»

участия в формировании подстилок мхов и лишайников. В сосновых биогеоценозах содержание общего азота более высокое, чем в еловых, что связано с большей подвижностью азотистых соединений в ельниках и их более интенсивным вымыванием.

В биогеоценозах смешанных лесов отношение C_r к C_f повышается до 0,5—0,7, а в лесостепных до 0,8, что свидетельствует об увеличении накопления менее подвижных гумусовых веществ как в подстилках, так и в почвах.

Наконец, приведенные данные показывают, что каждому типу лесного биогеоценоза соответствует свой состав гумусовых соединений подстилок, отражающий зональные условия их формирования. В каждой подзоне типы биогеоценозов выделяются своими особенностями разложения подстилок и составом гумусовых соединений.

Наиболее показательны различия по составу органического вещества подстилки между болгарскими биогеоценозами (ельник черничник и сосняк брусничник) и биогеоценозами средней и южной тайги СССР. По характеру и степени разложения подстилки лесные биогеоценозы Болгарии стоят ближе к лесостепным биогеоценозам. Поэтому их нельзя считать аналогичными биогеоценозам тайги.

На основании различия подстилок по содержанию отдельных групп гумусовых соединений можно предложить группировку их. Эта группировка базируется на отношении гуминовых кислот к фульвокислотам ($C_r : C_f$), поскольку эти кислоты имеют наиболее важное значение в гумусообразовании и в воздействии на минеральную часть почвы, отражают характер и мощность подстилок и определяют типы круговорота веществ и энергии в почвах лесных биогеоценозов. Группировка лесных подстилок по соотношению $C_r : C_f$ следующая:

Группа	Колебания C_r к C_f	Гумусонакопление в горизонте А почв	Действие на минеральную часть почв
1. Фульватная	$<0,2$	Почти отсутствует	Наиболее агрессивное
2. Гуматно-фульватная	0,2— —0,5	Слабое	Агрессивное
3. Фульватно-гуматная	0,5— —0,7	Среднее	Слабоагрессивное
4. Гуматная	$>0,7$	Интенсивное	Аккумулятивное

Под агрессивным действием понимается разрушающее воздействие фульвокислот на минеральную часть почв, сопровождающееся вымыванием продуктов разрушения и относительным накоплением в почвах кремнезема, а под аккумулятивным — накопление гумусовых веществ, сопровождаемое преобразованием минеральной части при относительно слабом перемещении по профилю илстой фракции.

Фульватное разложение подстилок свойственно лесотундровым и северотаяжным типам лесных биогеоценозов, гуматно-фульватное — южнотаяжным, фульватно-гуматное — хвойно-широколиственным и гуматное — лесостепным и степным. Естественно, что в пределах каждой из этих групп могут быть и отклонения, обусловленные местными изменениями взаимодействий в лесных биогеоценозах.

Предлагаемая схема должна уточняться и углубляться по мере накопления материалов.

В биогеоценозическом аспекте особенно показательны величины общих запасов в подстилках углерода и азота и запасов отдельных групп гумусовых соединений, полученные С. П. Кошельковым (табл. 135). Они характеризуют резервы подстилок в отношении важных для растений соединений и возможную интенсивность воздействия их на почвы.

Запасы углерода (общего и по группам) и содержание азота в подстилке южной тайги Ярославской обл. (в кг/га)

(С. П. Кошельков, 1961)

Тип биогеоценоза и подстилки	Общий С	Общий N	Углерод					остатка
			воско-смола	декаль-цината	гумино-вых кислот	фуль-вокислот	гидро-лизую-мый	
Ельник кислично-папоротниковый, слабогумусная	12 600	490	1240	280	650	2830	380	7 200
Ельник черничник, грубогумусная	24 400	860	2270	370	1570	5270	720	13 200
Ельник сфагновый, торфяная	36 000	1360	2840	400	1910	7900	1180	21 770
Сосняк липайниковый, грубогумусная	5 950	142	920	60	300	1320	230	3 120
Сосняк черничник, сухоторфянистая	18 500	550	2570	200	1240	3360	630	10 500
Сосняк долгомошник, торфяная	28 700	910	2530	420	2920	6280	810	14 840

Кроме того, на их основе можно построить новую группировку подстилок, учитывая биогеоценозические и лесоводственные свойства последних. Предлагаемое Кошельковым (1962) выделение таких типов подстилок, как слабогумусные, грубогумусные, сухоторфянистые и торфянистые, и основывается на качественных и количественных показателях продуцируемых ими гумусовых соединений. Хотя подобное разделение подстилок пока дано только для еловых и сосновых биогеоценозов, есть основания полагать, что и по другим типам биогеоценозов будут выявлены не менее существенные различия.

Такая классификация подстилок позволяет более глубоко и всесторонне осветить их биогеоценозическую роль. Значение подстилки в жизнедеятельности биогеоценоза более многогранно, чем представлялось до сих пор. Она не только влияет на почвы и служит непосредственным источником питания для растений, микроорганизмов и животных, но и воздействует на физиологические процессы, происходящие в растениях, особенно на фотосинтетическую деятельность, зависящую от выделения подстилками CO_2 в атмосферу.

Разложение и минерализация органического вещества лесных подстилок сопровождается выделением газообразных продуктов, среди которых наибольшее значение имеют CO_2 , O_2 и NH_3 . Их выделение зависит от многих факторов, прежде всего от деятельности живых организмов подстилок, ускоряющих их разложение и обогащающих в результате дыхания фитоценозотическую атмосферу и почвенный воздух CO_2 . Велика в выделении CO_2 и роль дыхания корней. Меньшее значение имеют химические реакции, сопровождающиеся выделением CO_2 и других газов. По данным В. Н. Мины (1960), в лесостепных условиях соотношение продуцирования CO_2 подстилкой и корнями диаметром меньше 0,5 мм за 24 часа под различными древостоями было следующим. Под еловым древостоем с подстилки продуцируется 119 кг, а дыханием корней 40 кг; под дубовым древостоем соответствующие цифры равны 169 и 61, а под березовым — 137 и 46.

Эти данные подтверждают, что основным продуцентом CO_2 является подстилка. Количество CO_2 , выделяемой при дыхании корней, не превы-

шает 33—36% общего количества CO_2 , выделяемой подстилками в наиболее благоприятных условиях жизнедеятельности биогеоценозов. При их ухудшении (тайга, лесотундра), можно полагать, что отношение будет еще меньшим, вследствие ухудшения почвенных условий для дыхания корней.



Рис. 71. Выделение CO_2 с поверхности подстилок (1) и почв (2)

Большая часть CO_2 , выделяющейся при разложении подстилок, поступает в фитоценоотическую толщу атмосферы, а меньшая, как показали исследования И. А. Тюрлюна (1958), может диффундировать в почву. Однако этот путь накопления CO_2 в почвах отвергается некоторыми исследователями, считающими, что это происходит за счет выделения CO_2 корнями. Углекислота, диффундирующая в приземную толщу атмосферы, как показали наши с Алешиной исследования, поглощается кронами растений в процессе фотосинтеза.

По данным В. Н. Смирнова (1955), производительность древесины в различных биогеоценозах находится в прямом соотношении с выделением CO_2 (табл. 136).

Выделение CO_2 подстилками зависит и от зональных условий их формирования.

CO_2 выделяется с поверхности подстилок в значительно большем количестве, чем с поверхности почвы, лишенной ее (рис. 71). Деятельность жи-

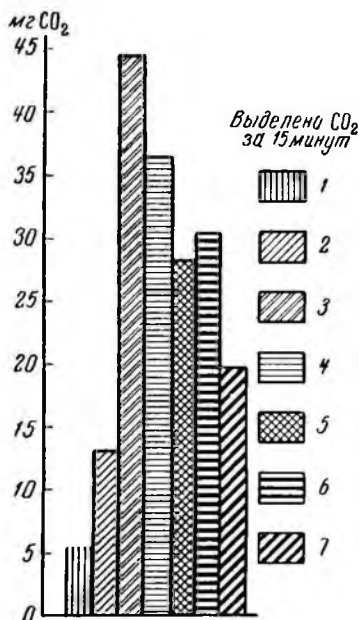


Рис. 72. Влияние кивсяков на выделение CO_2 из почвы, из почвы с листьями и из одних листьев (по Соколову)

1 — почвой; 2 — почвой с кивсяками; 3 — почвой с листьями дуба и кивсяками; 4 — почвой с листьями дуба и акации желтой; 5 — листьями дуба и кивсяками; 6 — листьями дуба и акации желтой; 7 — листьями дуба

Т а б л и ц а 136

Зависимость между типом леса и выделением CO_2

Тип леса и класс возраста	Бонитет	Запас древесины, м ³ /га	CO_2 , кг/га в час
Сосняк лишайниково-мшистый, II класса	III	51	0,86
Сосняк брусничник, II класса . .	II	98	1,25
Сосняк долгомошник, II класса .	III	81	1,10
Сосняк сфагновый, II класса . . .	V	20	0,65
Ельник сложный, 60—80 лет . . .	I	—	до 3,68
Ельник зеленомошник. 40—60 лет	II—III	—	до 2,27

вотных усиливает выделение CO_2 , ускоряя разложение подстилок (рис. 72). В свою очередь, эта деятельность зависит от состава древесных пород, опад которых образует подстилку. Это особенно четко выявляется в чистых искусственных биогеоценозах. Выделение CO_2 с поверхности подстилок в разные сроки вегетационного периода в древостоях разных пород (в кг/га) видно из следующих данных (Мина, 1957):

	Сроки		
	11—18.VI	12—18.VII	29—30.IX
Ельник	119	124	104
Лиственничник . .	188	137	59
Дубняк	169	119	51
Березняк	137	128	54

Приведенные данные указывают не только на зависимость выделения CO_2 от состава подстилок, но и на динамичность этого процесса, обусловленную погодными и другими условиями.

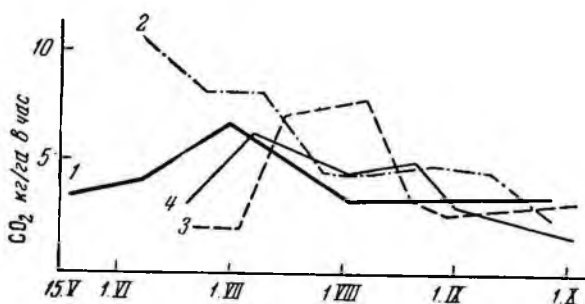


Рис. 73. Биологическая активность различных почв
 1 — маломощный чернозем (Деркульская станция); 2 — выщелоченный чернозем (лесостепь, Моховское лесничество); 3 — торфянисто-перегнойная почва (средняя тайга); 4 — маломощный подзол (средняя тайга)

Влияние зональных условий на выделение CO_2 из подстилок показано на рис. 73. Как видно, выделение CO_2 достигает максимальных величин в биогеоценозах лесостепи и снижается как к северу от лесостепей, так и к югу. Севернее лесостепей интенсивность выделения CO_2 тормозится недостатком тепла, избытком влаги и слабой населенностью подстилки живыми организмами. К югу этот процесс тормозится избытком тепла и недостатком влаги, вызывающими периодичность «работы» организмов.

В лесных биогеоценозах степи в периоды, благоприятные для разложения, выделение CO_2 с поверхности почв достигает следующих максимумов (Зонн, 1954а): в дубово-ясеневой полосе (50 лет) 17,3, в дубово-ясенево-акациевом насаждении 10,5 и в чистом дубовом 3,9 кг/га в час.

Наконец, на выделение CO_2 существенно влияет и высотное положение биогеоценозов. По Б. А. Джафарову (1960, рис. 74), от букняка разнотравного («а», высота 700 м) к букняку овсяницевому («б», высота 1550 м) и далее к букняку субальпийскому («в», высота 2000 м) выделение CO_2 увеличивается, особенно в теплый период. Это объясняется снижением полноты насаждений с высотой, а также различиями в качестве световой и в количестве тепловой энергии, поступающей на поверхность подстилок.

Распределение CO_2 в почвенном воздухе подчинено общей закономерности: ее содержание увеличивается с глубиной в теплый период и несколько снижается в холодный. Концентрация CO_2 (в объемных процентах) на глубине ниже 1 м в среднем изменяется так: в южнотаежных

биогеоценозах она равна около 1,5—1,7, в лесостепных поднимается до 2,5, в степных — до 3,7—4,0, а в тропических превышает 10,0.

Углекислота в почвах выполняет двойную роль. Во-первых, способствует растворению, а следовательно, и миграции минеральных веществ. Таким образом, CO_2 является и прямым и косвенным участником круговорота веществ и энергии в системе растительность → животные → почвы.

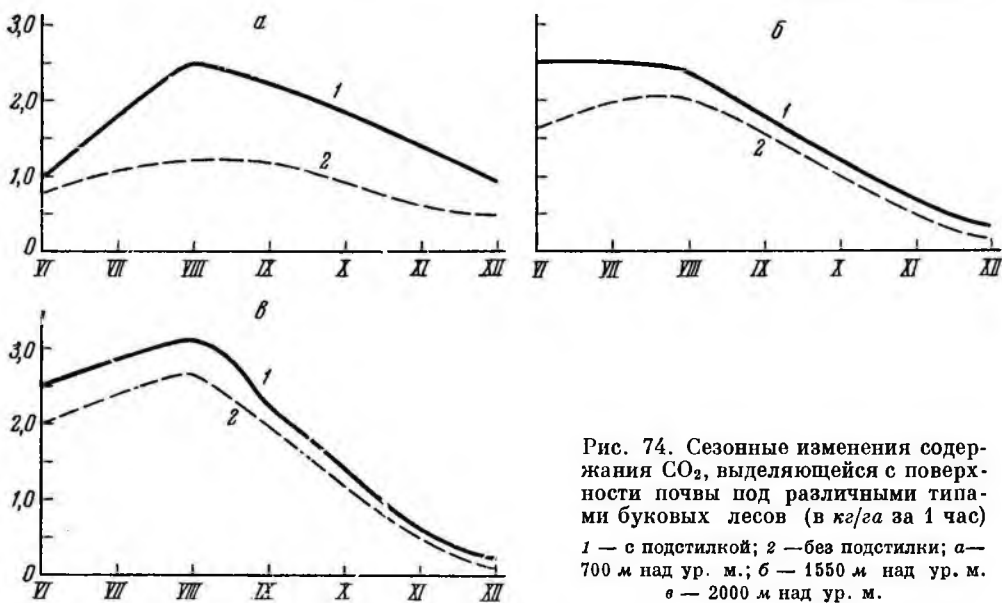


Рис. 74. Сезонные изменения содержания CO_2 , выделяющейся с поверхности почвы под различными типами буковых лесов (в кг/га за 1 час)
1 — с подстилкой; 2 — без подстилки; а — 700 м над ур. м.; б — 1550 м над ур. м.
в — 2000 м над ур. м.

Во-вторых, она может выступать и как фактор, тормозящий жизнедеятельность организмов биогеоценозов. Известно, что при концентрации CO_2 выше 10—12%, происходит отмирание корней. Такое накопление может происходить в торфянистых горизонтах, продуцирующих большое количество CO_2 . При избытке атмосферного увлажнения в почвах могут накапливаться высокие концентрации CO_2 вследствие слабой ее диффузии в атмосферу.

ВЫЩЕЛАЧИВАНИЕ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ ИЗ РАСТЕНИЙ И РОЛЬ ЕГО В БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКОМ ПРОЦЕССЕ

До недавнего времени считалось, что вещества и энергия поступают в почвы двумя основными путями: при отмирании отживших надземных частей растений, преимущественно в виде древесины, коры, корней, хвоя и листьев, и в виде корневых выделений.

Исследования ряда авторов (Arens, 1934; Tamm, 1951; Lausberg, 1953; Will, 1955) показали, что вещества и энергия поступают в почву и в результате омывания атмосферными осадками хвои, листьев, ветвей и стволов растений. Подобный вид поступления зольных веществ из хвои и листьев Arens предложил называть кутикулярной экскрецией («Kuticuläre Excretion»). Несмотря на то, что количественных данных, характеризующих подобный путь поступления веществ и энергии в почвы еще очень мало, его значение в жизни биогеоценозов нельзя игнорировать.

Известно, что в лесных биогеоценозах поступление осадков в жидком виде на почвенную поверхность активно регулируется совокупностью всех растений фитоценоза. Часть осадков, задерживаясь ими, расходуется на испарение и выбывает из круговорота в системе почва → растения → животные → почва. Другая часть, стекающая по надземным частям растений,

обогащается в той или иной степени водорастворимыми органическими и зольными веществами и в таком измененном состоянии поступает на поверхность подстилок, а затем и в почву. Следовательно, атмосферные осадки, войдя в соприкосновение с растениями фитоценозов, приобретают новые свойства, связанные со свойствами и строением фитоценозов.

Эта зависимость многогранна, она определяется составом, полнотой и строением лесных фитоценозов, а также архитектурой растений, образующих фитоценоз (расположением ветвей, хвои и листьев, характером стволов, особенно строением их коры и т. п.).

Не меньшее значение приобретают мощность, состав и строение лесной подстилки, поскольку она является первым приемником стекающих растворов и способна не только обогащать почвы веществами, находящимися в ней, но и поглощать часть их, поступающую подобным путем.

Таким образом, влага осадков, последовательно взаимодействуя с надземными частями биогеоценозов и подстилкой, непрерывно преобразовывается, прежде чем войдет во взаимодействие с почвой. Подобные изменения в составе осадков зависят и от условий внешней среды. К последним относится главным образом интенсивность поступления тепла и влаги на верхнюю поверхность биогеоценологической толщи.

Поэтому а priori можно считать, что при увеличении атмосферного увлажнения и при понижении поступления лучистой энергии выщелачивание веществ из фитоценозов будет повышаться, а при понижении увлажнения и при повышении поступления тепла понижаться.

Нет возможности обобщить все имеющиеся данные по этому виду поступления в лесные биогеоценозы веществ и энергии, поскольку они получены с применением различной методики и не могут достоверно сравниваться друг с другом для установления их значения в общем круговороте веществ и энергии. Приведем поэтому лишь наиболее полные данные (не опубликованы), полученные В. Н. Миной.

Так, в еловых лесах южнотаежной подзоны (Ярославская обл.) осадки, прошедшие через кроны различных древесных пород, характеризуются следующими величинами рН. На открытом месте они равны 5,4—6,1, под кронами ели 4,6—6,0, под березой 4,5—5,9 и под сосной — 3,7—5,5.

В подзоне смешанных лесов (Московская область) рН на открытом месте составляет 5,7—6,1, под кронами сосны 4,7—5,3, под липой 5,4—5,9 и под рябиной 5,3—5,9.

Во всех условиях реакция осадков, прошедших сквозь кроны деревьев, смещается по сравнению с осадками, поступившими непосредственно на поверхность почвы, в сторону подкисления, что обусловлено повышением концентрации растворимых органических веществ. В наибольшей степени такое подкисление характерно для сосны, затем для березы, ели, рябины и липы.

Осадки, стекающие по стволам, еще резче меняют свой химический состав (табл. 137).

Сильное подкисление вод стволового стока также связано с наличием растворимых органических соединений. Подкисление тем больше, чем ребристей и шероховатей кора стволов. Наиболее подкисляют сток ель, сосна и липа, значительно меньше береза и рябина. По данным Эвальда и других (Ehwald a. oth., 1959), ствол бука также менее подкисляет растворы, чем сосна.

Характерно, что в средней части таежной зоны вода, стекающая по стволам, извлекает значительно больше Са, Mg, К и аммиачного азота, чем в южной ее части.

Отмеченное явление объясняет большую оподзоленность почв в пристволовых частях сосны и ели, куда поступают осадки с более высокой кислотностью и с большим содержанием органических соединений, агрессивных по отношению к минеральной части почв. С подобным стоком поступает

Химический состав осадков, стекающих со стволов, с 13.VI по 12.IX
(на 1 дерево в мг на л)

Порода	Количество отк-шей во-ды, л	Колеба-ния рН	Содержание					N амми-ачный	Окисляе-мость, мг O ₂
			H	Ca	Mg	K			
<i>Южная тайга (Ярославская область)</i>									
Ель . . .	4,5—6,5	2,6—3,5	22—32	733—1085	54—65	229—299	50—84	Не опре-делялось	
Сосна . . .	22	3,3—4,7	20	528	86	165	66	»	
Береза . . .	14—16	3,7—5,0	5—6	42—48	6—17	18	10—14	»	
<i>Смешанные леса (Московская область)</i>									
Сосна . . .	—	2,8—3,5	—	37	6	9	15	437	
Липа . . .	—	3,3—3,6	—	58	10	36	19	406	
Береза . . .	—	4,6	—	4	1	1	2	112	
Рябина . . .	—	4,5—4,9	—	10	2	4	3	113	

и некоторое количество зольных веществ и азота, выщелачиваемых из коры деревьев.

Данные, относящиеся к разным типам биогеоценозов (табл. 138), показывают, что выщелачивание из крон древесного яруса зольных элементов и азота зависит не только от количества прошедших осадков, но и от состава древостоев.

Т а б л и ц а 138

Выщелачивание зольных элементов и азота из крон древесного яруса и из подстилок в различных типах лесных биогеоценозов с 13.VI по 12.IX (в кг/га)

Тип биогеоценозов	Древесный ярус					Подстилка				
	Проникло осадков, мм	Выщелочено				Проникло осадков, мм	Выщелочено			
		Ca''	Mg''	K'	N		Ca''	Mg''	K'	N
Ельник кислично-папоротниковый	188	3,0	1,1	8,3	1,8	111	22,4	3,9	1,0	1,7
Ельник черничный	153	6,5	2,4	9,5	0,9	95	1,3	-0,5	2,5	2,9
Ельник сфагновый	196	5,3	0,8	3,0	0,1	—	—	—	—	—
Березняк разнотравный	217	3,1	0,5	1,3	1,0	103	3,7	0,9	3,9	0,2
Березняк черничный . . .	175	6,4	1,0	2,3	1,4	94	2,1	0,1	0,9	-0,1
Сосняк черничный	177	8,4	1,6	7,0	3,3	109	2,4	1,3	1,0	-0,8
Открытый участок	273	6,6	1,6	5,1	1,0	—	—	—	—	—
Сосняк лециново-чернично-разнотравный . . .	154	5,5	1,5	3,2	1,9	115	3,7	0,4	2,6	0,2

Особенно ощутимо выщелачивание Ca и K, в меньшей степени выщелачиваются Mg и N. Ясно прослеживается зависимость степени выщелачивания от типов еловых биогеоценозов. Чем более разнообразен флористический состав леса, тем выщелачивание сильнее. По другим типам биогеоценозов эта закономерность затухает.

При просачивании вод через подстилки в большинстве случаев происходит обеднение их минеральными элементами в результате поглощения части солей и кислот в различной степени разложившейся органической массой. Лишь в некоторых типах биогеоценозов увеличивается содержание

минеральных веществ, что связано с вымыванием их из подстилок и сопряжено с мощностью и богатством последних этими элементами. Так, из подстилки ельника кислично-папоротникового за вегетационный период вымываются Ca, Mg и N, а K, наоборот, поглощается ею. Подстилка ельника черничного поглощает все элементы, за исключением N, выщелачиваемого из нее.

В различной степени эти явления выражены и в других типах лесных биогеоценозов.

По данным Эвальда и других (1961), выявляется более четкая зависимость выщелачивания азота и зольных элементов от количества осадков (табл. 139).

Т а б л и ц а 39

Зависимость выщелачивания азота и зольных элементов от количества осадков

Тип биогеоценоза	Год	Осадки, мм	Выщелачивание			
			N	Ca	K	P
Открытый участок . . .	1957	489	6,5	8,6	1,9	0,4
	1958	613	11,2	12,8	4,7	0,6
Сосново-буковый лес . .	1957	293	85	23,2	10,5	0,7
	1958	387	12,0	24,0	19,0	0,6
Сосновый лес	1957	324	9,4	9,4	11,7	0,9
	1958	410	12,0	12,0	12,4	0,3

Рассмотренные данные, хотя и не характеризуют позональное изменение этого вида поступления зольных элементов и азота в почвы, все же показывают, что оно приобретает известную значимость как один из элементов, определяющих особенности взаимодействия растительности с почвами в лесных биогеоценозах.

Следует полагать, что при нарастании засушливости вегетационного периода количество органико-минеральных соединений, поступающих в почвы с осадками, будет снижаться. Но в этих условиях, равно как и вблизи крупных промышленных и населенных пунктов, оно возмещается аэральным поступлением тех же элементов, а также и других, нередко вредных для жизнедеятельности лесных биогеоценозов (газы, радиоактивные соединения, вещества органического происхождения и др.). Однако изучению этих явлений и их влиянию на развитие лесных биогеоценозов еще не уделяется должного внимания.

Таким образом, осадки, поступающие в почвы лесных биогеоценозов, обогащаются зольными веществами и азотом за счет выщелачивания из надземных частей фитоценозов и частичного вымывания из подстилок. Поэтому атмосферные осадки не могут рассматриваться только как фактор, обогащающий почвы влагой и способствующий выносу из них питательных веществ. В той или иной степени они усиливают аккумуляцию биогенных элементов, чем тормозится, а иногда и снимается их вымывающая роль.

В задачу дальнейших исследований входит установление количественных показателей поступления этим путем зольных веществ и азота и его значения в круговороте веществ и энергии в лесных биогеоценозах.

РОЛЬ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ И РАДИОИЗОТОПОВ В КРУГОВОРОТЕ ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ В ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

На микроэлементы в лесных почвах до сих пор обращалось весьма мало внимания. Поэтому так плохо изучены вопросы о содержании в этих почвах микроэлементов, об их значении в жизни древесной растительности

и о роли их в круговороте веществ и энергии. Известная недооценка микроэлементов, возможно, определяется тем, что лесное хозяйство не сталкивалось с их положительным или отрицательным влиянием в природных условиях. Однако известно, что многие микроэлементы не только являются стимуляторами роста и повышения производительности растений, но и входят в состав многих метаболитов животных и микроорганизмов, выделяемых ими при жизни или образующихся после разложения их отмерших остатков. Лесные почвы с подстилочным горизонтом (A_0) и достаточно гумусированными верхними почвенными горизонтами обладают большими запасами микроэлементов, чем пахотные почвы. Это объясняется тем, что основным источником микроэлементов служат почвообразующие породы. Лесная же растительность возвращает микроэлементы с опадом, в результате чего большая часть их аккумулируется в подстилках и в верхних горизонтах почв.

Большую роль в их накоплении играют и почвенно-грунтовые воды, содержащие многие микроэлементы в растворимом состоянии и при застое способствующие их концентрации как в почвах, так и в древесных породах (табл. 140).

Т а б л и ц а 140

Содержание и распределение микроэлементов в перегнойно-глеевых почвах с близкими грунтовыми водами под ольшатниками (в мг/кг на прокаленную навеску)
(Винник, 1961; Быкова, 1961)

Горизонт	Глубина, см	V	Cr	Ni	Co	Mo	Cu	Li	Sr	Mn	J
A ₁	0—10	210	93	120	40	8	120	800	< 5	3500	27 776
B ₂	39—49	110	52	41	13	7	74	500		830	8 475
C	87—97	110	48	17	7	5	33	100		200	751

Все микроэлементы концентрируются в горизонте A, что характерно и для других почв. Еще большие количества йода аккумулируются в подстилках, что видно из данных от его содержания в горизонтах A_0 и A_1 (Быкова, 1961), (в мг/кг сухой почвы):

	Глубина, см	
Темно-серая песчаная под листовым насаждением	A_0	0—5 1046
	A_1	11—21 753
Дерново-сильнопodzolistая песчаная под березняком	A_0	0—6 788
	A_1	8—18 265

Вместе с тем, как видно, содержание йода зависит и от степени гумусированности горизонта A_1 . В темно-серой почве его больше, чем в дерново-подzolistой. Аналогичная зависимость отмечена в этих же почвах и в отношении Cr, Ni, Co, Cu, V и др.

Что касается потребления микроэлементов древесными породами, то данных об этом почти нет. Лишь М. А. Глазовская и другие (1961) приводят величины содержания микроэлементов в листьях, ветвях и корнях березы. В некоторых случаях они констатируют более высокое содержание Cu в листьях (до 0,128% от золы), чем в почве (до 0,040%); что касается Ni, Co, Pb, Au, то различий в их содержании между почвой и отдельными частями березы не выявлено. По существу этим пока и исчерпываются сведения о содержании микроэлементов в лесных почвах и древесных породах.

Роль радиоизотопов в почвах лесных биогеоценозов может быть как положительной, так и отрицательной.

При поступлении радиоизотопов в лесные биогеоценозы в относительно больших количествах они могут вызывать непоправимые отрицательные последствия. Не касаясь всех возможных последствий радиоактивного загрязнения биосферы, остановимся лишь на влияниях, могущих отразиться на жизни и развитии лесных биогеоценозов.

Радиоактивное загрязнение лесных биогеоценозов из атмосферы может происходить двумя путями: 1) поглощение радиоизотопов непосредственно зелеными частями растений, 2) их последующее поступление в почвы с опадом и с корневыми выделениями, а также на поверхность почв под пологом леса.

По имеющимся данным (Алексахин, 1963), лесная подстилка, покрывающая почвы лесных биогеоценозов, в наибольшей степени аккумулирует в себе радиоизотопы, поступающие с атмосферными осадками. Они могут существенно влиять на деятельность животных и микроорганизмов (вплоть до их отравления), что, в свою очередь, может изменить не только почвенные процессы, но и круговорот веществ между ними и растительностью.

Поступление радиоизотопов в растения как непосредственно, так и через почвы может, как показали некоторые исследования (Алексахин, 1963), привести к значительным патологическим изменениям у растений (хлороз, дефолиация, отмирание верхушек и т. д.), приводящим к их гибели. Подобные воздействия при концентрированном выпадении радиоактивных веществ могут создавать такие лучевые поражения, борьба с которыми может затянуться на очень многие годы. Таким образом, отрицательное влияние радиоизотопов может проявляться в самых различных формах и степенях и по-разному изменять нормальную жизнедеятельность лесных биогеоценозов. Познание этих процессов необходимо с целью предупреждения их и разработки эффективных мер борьбы.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ЖИВОТНЫХ И МИКРООРГАНИЗМОВ С ПОЧВАМИ

Микроорганизмы и животные составляют неотъемлемую часть всех лесных биогеоценозов, но жизнедеятельность их существенно дифференцирована. Одни выполняют свои функции преимущественно в наземном ярусе биогеоценоза, другие — в подземном (почвенном) ярусе, где представлены видами как специализированными, так и общими для обоих ярусов (особенно бактериями, грибами).

Птицы обитают преимущественно в надземном ярусе, и лишь некоторые из них гнездятся в почвах (щуры и др.), но все они выполняют те же функции почвообразователей, участвуя в обмене веществ между растениями и почвами. Но это участие весьма ограничено и пока не поддается количественному учету.

Роль других позвоночных животных в процессе обмена веществ и энергии более значительна, но из-за их подвижности и известной рассеянности местообитаний ее также не представляется возможным точно оценить.

Можно лишь полагать, что в условиях умереннотеплого климата животные (вследствие малой массы органического вещества, продуцируемого ими) не могут изменить характера и типа круговорота веществ, определяемого растительностью. Может быть, в тропиках роль их в отдельных типах лесных биогеоценозов более велика, но данных для такой оценки животных до сих пор не накоплено. Мы не располагаем и данными о составе органических остатков животных и об их отличии от растительных.

А между тем в некоторых случаях, особенно при инвазиях тех или иных насекомых или других животных, их роль в круговороте веществ и энергии должна быть весьма значительной, а иногда и определяющей.

Можно также полагать, что деятельность животных проявляется не только в прямом изменении состава органических остатков (их переработка), но и в косвенном (биохимическом) воздействии выделений, например мочевины, ряда специфических веществ типа энзимов и др. При этом может происходить как обогащение почв различными соединениями (азотистыми и др.), так и ускорение ряда биохимических процессов разложения органических веществ и синтеза гумусовых и других соединений. Кроме того, почва, прошедшая через пищеварительный тракт насекомых, червей, кивсяков и других животных, обогащается микроорганизмами и приобретает некоторые новые качества, обусловленные взаимодействием ее с пищеварительными выделениями.

Не менее велика роль отдельных групп и видов животных в перераспределении на поверхности почв органического вещества (например, муравейники и связанное с ним локальное накопление куч органического вещества). Роющие животные способствуют увеличению некапиллярной пористости своими ходами, а выбрасывая на поверхность почвенную массу из более глубоких слоев, — обогащению подстилки и верхних горизонтов почв некоторыми минеральными соединениями (карбонаты, железистые соединения, растворимые соли и др.).

В результате не только осложняется круговорот веществ, но и создаются отдельные структурные элементы или парцеллы (по Н. В. Дылису), с отличными почвенными условиями и обменом веществ между растительностью и почвами.

Присходящие при этом изменения в микрорельефе сами по себе создают предпосылки для перераспределения веществ и энергии в биогеоценозах. Все это приводит к возникновению различной мезо- и микрокомплексности почвенного покрова в лесных биогеоценозах. Дальнейшее углубление исследований не только позволит установить роль и значение этих влияний, но, возможно, и стать на путь более дробного подразделения лесных биогеоценозов для разрешения ряда научных и практических вопросов лесного хозяйства.

Исходя из сказанного, на данном этапе роль животных в почвообразовании может рассматриваться преимущественно в следующих аспектах: обогащение почв микроорганизмами; ускорение преобразования растительных остатков в гумусовые вещества; изменение физических и химических свойств почв; усиление и усложнение круговорота веществ и энергии; перераспределение веществ в связи с изменениями мезо- и микрорельефа; перевод некоторых питательных веществ (N, P, K и др.) в более подвижные соединения; известное удержание органо-минеральных веществ в своем составе.

Деятельность животных (как и растений) активизирует круговорот веществ и энергии и обогащает поверхностные горизонты почвы питательными веществами. Почвенные микроорганизмы и животные приспособлены к взаимосвязанному существованию. Это показали Секера и Франц (1955) и другие авторы, считающие, что фауна является «естественным резервуаром» микрофлоры, которая обитает в кишечнике животных. Секера доказал, что искусственное выключение почвенной фауны из процессов разложения органических остатков почти исключает образование гумусовых веществ. Он утверждает, что только при совместной деятельности грибов, бактерий и почвенной фауны часть органических остатков превращается в гумус и используется растениями по мере его дальнейшего разложения.

По мнению других исследователей, главными агентами разложения подстилочного органического вещества и образования гумусовых веществ являются микроорганизмы и плесневые грибы (Кононова, 1951; Пушкинская, 1954, и др.). В. Я. Частухин (1962) считает, что основными возбудителями разложения, и особенно распада, сложных лигно-целлюлозных

соединений в лесных подстилках служат базидиальные грибы, объединяемые в группу подстилочных сапротрофов. Частухин отмечает известное несовершенство бактериологических методов исследования, направленных якобы на изучение ограниченной группы споровых микроорганизмов, на основании предположения, что состав последних характеризует тип почвообразования. Наконец, А. А. Козловская (1959), признавая тесную связь жизнедеятельности почвенной фауны с микрофлорой, в то же время отдает предпочтение мезофауне. Она считает, что определенные группы микроорганизмов не могут доводить процесс деструкции опада до образования мягкого гумуса, т. е. до определенного качества гумусовых веществ.

Нельзя не отметить, что в настоящее время развивается и новое направление, согласно которому микроорганизмы являются косвенными участниками процесса питания высших растений (Красильников, 1958). Речь идет при этом не только о действии метаболитов на органо-минеральную часть почв, но и о выделении микроорганизмами различных витаминных, ростовых и подобных им соединений, усиливающих процессы обмена веществ.

Из этого краткого обзора видно, что нет единства в оценке биогеоэкологической роли животных и микроорганизмов. Может быть, имеется некоторая переоценка «работы» последних, несмотря на недостаточную изученность их роли в процессах разложения и превращения вещества и энергии.

Особенно плохо выяснены соотношения деятельности отдельных групп животных и микроорганизмов, их взаимосвязи и взаимозависимости.

Имеющиеся экспериментальные данные позволяют полагать, что роль мезофауны и высших грибов не может сводиться только к механической подготовке органического материала для последующей его переработки и для синтеза из него гумусовых веществ микроорганизмами. Мезофауна и высшие грибы, судя по исследованиям Козловской, Частухина и других, способны перерабатывать органическое вещество опада и подстилок до гумусовых веществ, характерных для так называемого мягкого гумуса.

Возникает вопрос о роли микроорганизмов в таком преобразовании. Учитывая, что большинство из них специализировано на пище, более подвижной или подвергшейся предварительной переработке другими организмами, можно предположить, что их участие во всех процессах превращений органо-минеральной части почв неразрывно связано с мезофауной, а возможно, и с макрофауной. В частности, заражение подстилки и почв микроорганизмами происходит при посредстве фауны. Судя по тем же данным, мезофауна и высшие грибы в большей степени приспособлены к независимым от микроорганизмов существованию и деятельности. Это подтверждается данными К. А. Гаврилова (1950), М. С. Гилярова (1953) и особенно Л. С. Козловской (1959), установивших довольно четкое соответствие специфических комплексов почвенной мезофауны определенным типам лесных биогеоценозов.

Особенно четкую позицию в этом вопросе занимает Козловская. Она считает, что в разложении органических остатков следует четко различать качественную и количественную стороны процесса. Так, по ее представлениям, с которыми нельзя не согласиться, качество разложения, или та стадия, до которой доходит процесс изменения опада и подстилки, зависит не только от общего состава животных, но и от свойств доминирующих среди них групп. Так, олигохеты доводят органические остатки до стадии мягкого гумуса, а дождевые черви обогащают последний кальцием (Пономарева С. М., 1948). К числу гумусообразователей Козловская причисляет аптеригот, нематод, клещей. Механическое же размельчение опада производят главным образом многоножки, высшие насекомые и их личинки.

Роль насекомых особенно ясно показана А. П. Травлевым (1964). Его данные относятся к численности личинок садовой мошки (*Bibio hortulanus* L.) в подстилках степных насаждений на темно-каштановых почвах. В дубовом насаждении количество их достигает 12 000 шт. на 1 м², переработать они могут до 2 т/га подстилки. В белоакациевом насаждении при том же количестве личинок на 1 га они перерабатывают до 5,6 т/га подстилки, а в гледичиевом (при численности 9600 шт. на 1 м²) перерабатывают только 1,6 т/га. В другом опыте те же личинки переработали опад ясеня (при влажности, равной полевой влагоемкости) на 93—96%, опад дуба на 63%, гледичии — на 33% и белой акации — на 93%. Было обнаружено, что в экскрементах личинок содержалось до 20,5% гумусовых веществ.

Еще большее значение в степных насаждениях на черноземах принадлежит кивсякам (из многоножек). По Д. Ф. Соколову (1957), количество их колеблется по годам от 210 до 2110 тыс. шт. на 1 га, а вес — от 56 до 560 кг/га. Количество же выбрасываемых продуктов жизнедеятельности за сутки может достигать 30—50 кг/га¹. Кивсяки питаются неразложившимся органическим веществом, а продукты их жизнедеятельности содержат значительное количество соединений, по составу близких к гумусовым. Образование их, как указывают И. В. Тюрин и М. М. Кононова (1962), связано с ферментами типа фенолоксидаз и другими, выделяемыми эпителием кишечника.

Сочетание в почвах двух групп мезофауны — гумусообразующих и механически перерабатывающих — оказывается наиболее эффективным. Вместе с тем количество перерабатываемого фауной органического вещества, как справедливо указывает Козловская, зависит не только от обилия животных, но и от веса их биомассы как показателя интенсивности питания. Число особей может быть и большим, но вес их биомассы будет мал — в тех случаях, когда фауна представлена преимущественно очень мелкими животными (например, колемболами).

Наконец, немалое значение приобретает и интенсивность жизнедеятельности животных, зависящая от экологических условий их существования. Так, при одном и том же количестве особей какой-либо одной группы животных она в более благоприятных условиях перерабатывает большую массу органических веществ, а в неблагоприятных — меньшую.

Качественная и количественная дифференциация мезофауны в ряду типов лесных биогеоценозов, распределенных по степени увлажнения, иллюстрируется рис. 75 (Козловская, 1959). Если в некоторых типах (сосняк кустарничково-сфагновый, ельники сфагновый, травяно-зеленомошный и черничный) почвенная фауна представлена в основном энхетридами, колемболами и клещами, то в ельнике болотно-травяном развиваются наиболее влаголюбивые комплексы мезофауны — личинки Diptera, водные олигохеты, водные личинки Diptera и др.

Количество мезофауны возрастает от сосняка сфагнового через ельник сфагновый к ельникам травяно-зеленомошному и черничному, что соответствует изменению качества питания и водно-воздушного режима почв. Наиболее бедны мезофауной почвы сосняка кустарничково-сфагнового и ельника болотно-травяного. В почвах последнего при общем обеднении происходит и расширение фаунистических комплексов за счет влаголюбивых групп.

В этом же ряду типов лесных биогеоценозов Козловская устанавливала четкую зависимость между биомассой важнейших гумусообразователей и степенью разложения торфа.

Таким образом, многие новейшие исследования и наблюдения указывают на более важную роль животных и высших грибов, чем им придавалось ранее.

¹ Если принять период активной их деятельности равным 90 дням, то они могут переработать 1800—4500 кг/га, или весь годичный опад.

Особенно показательны в этом отношении данные Частухина (1962) о роли высших грибов в разложении опадающих листьев дуба. Их целесообразно сопоставить с материалами о разложении аналогичного опада микроорганизмами, полученными Е. В. Руновым и Д. Ф. Соколовым (1956).

Эти лабораторные опыты были проведены так, что исключалось или почти исключалось влияние других организмов. В течение почти года потери веса при разложении листьев дуба культурами подстилочных сапрофитов достигли следующих величин: *Collybia dryophila* — до 82%, *Leptota procera* — до 76%, *Phallus impudicus* — до 73%, *Trichotoma album* — до 69%, *Clitocybe inversa* — до 62%, *Cl. nebularis* — до 53% и *Mycena mucor* — до 48%.

Максимальные величины потерь органического вещества при бактериальном разложении в оптимальных (термостатных) условиях достигали: для дубовых листьев в районе Дуркульской лесной опытной станции (Луганская область) — 43%, для дубовых и кленовых листьев того же района — 45%, для дубовых и кленовых листьев в Теллермановском опытном лесничестве (Воронежская область) — 41% и для тех же листьев, но лишенных средних жидков, — 48%.

Как видно, сапрофитные грибы оказывают более энергичное разлагающее действие, чем бактерии. Кроме того, эти данные позволяют считать, что существующие тенденции придавать преимущественное значение в разложении органических остатков бактериальной флоре нуждаются скорее не в уточнении, а в пересмотре. Нам представляется, что процесс разложения и преобразования органических остатков в гумусовые вещества почв складывается из ряда стадий, определяемых деятельностью различных групп живых организмов и изменением соотношений между ними. Вряд ли можно отдавать предпочтение какой-либо одной из них, так как все они взаимосвязаны друг с другом, и изменения в их деятельности определяются не только качеством пищи, но и степенью ее подготовленности к восприятию организмами той или иной группы. При этом трудно предположить, чтобы бактерии могли питаться непосредственно опадом — листовым, и особенно хвойным. Нуждаясь в более усвояемой пище или, вернее, в подготовлен-

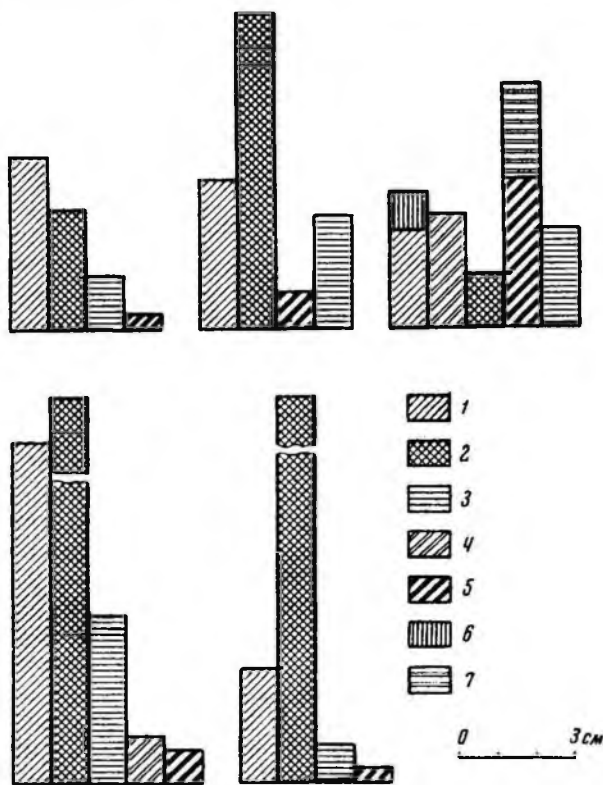


Рис. 75. Комплексы почвенной фауны различных типов леса

1 — энхитреиды; 2 — коллемболы; 3 — нематоды; 4 — клещи; 5 — личинки дiptера; 6 — водные олигохеты; 7 — водные личинки дiptера. Вертикальный масштаб: в 1 см 1000 экз. Разорванный столбик слева — 7635 экз., справа — 1182 экз.

чем бактерии. Кроме того, эти данные позволяют считать, что существующие тенденции придавать преимущественное значение в разложении органических остатков бактериальной флоре нуждаются скорее не в уточнении, а в пересмотре. Нам представляется, что процесс разложения и преобразования органических остатков в гумусовые вещества почв складывается из ряда стадий, определяемых деятельностью различных групп живых организмов и изменением соотношений между ними. Вряд ли можно отдавать предпочтение какой-либо одной из них, так как все они взаимосвязаны друг с другом, и изменения в их деятельности определяются не только качеством пищи, но и степенью ее подготовленности к восприятию организмами той или иной группы. При этом трудно предположить, чтобы бактерии могли питаться непосредственно опадом — листовым, и особенно хвойным. Нуждаясь в более усвояемой пище или, вернее, в подготовлен-

ной к известной степени другими организмами, они не только тесно взаимосвязаны с мезофауной, но и, весьма вероятно, определяются последней, поскольку заражение ими происходит в телах насекомых и других животных.

Интенсивность их жизнедеятельности в не меньшей мере связана также с сапрофитной растительностью, поскольку последняя способна превращать свежее органическое вещество в соединения, более подвижные и поэтому легче используемые микроорганизмами.

Микроорганизмам, как нам представляется, присущи, с одной стороны, способность синтезировать специфические гумусовые вещества из продуктов разложения органических остатков, произведенных мезофауной и сапрофитными растениями, а с другой — способность разрушать их в тех случаях, когда в почвах недостаточно интенсивна «работа» сапрофитов, а органические остатки минерализуются под воздействием физико-химических и тепловых процессов. Такое явление наиболее характерно для каштановых, сероземных и тропических саваннных и безлесных почв.

В северных условиях, в почвах под хвойными лесами, как известно, также, несмотря на обилие органического вещества, крайне слабо выражены гумусообразование и накопление гумуса. Это, по-видимому, связано с недостаточным развитием и жизнедеятельностью микроорганизмов вследствие неблагоприятности условий для их существования. При преобладании в подстилках сапрофитной флоры образуемые ими кислые продукты разложения вымываются из почв более энергично, чем аккумулируются микроорганизмами и преобразуются в менее подвижные гумусовые соединения.

Подобное явление, по всей вероятности, характерно и для почв тропических лесов, где, в отличие от северных, энергично протекают и процессы минерализации.

Особенно велика роль сапрофитов в лесных почвах не только как возбудителей разложения органического вещества, но и в качестве регуляторов жизнедеятельности микроорганизмов. Как известно, за последнее время значительное внимание обращено на изучение токсических соединений, находящихся в органическом веществе (Рунов и Еникеева, 1955; Егорова, 1962, и др.) или выделяемых микроорганизмами.

Эти исследования показали, что опад древесных пород содержит подвижные вещества, в различной степени угнетающие актиномицеты и бактериальную флору. Поэтому сложилось представление о возможной утомляемости почв под лесными насаждениями при длительном произрастании их (особенно ели). Однако подобные данные, полученные в лабораторных «чистых» опытах, не подтверждаются наблюдениями в природных условиях.

В. Я. Частухин и М. А. Николаевская (1962) считают, что базидиальные грибы (из группы подстилочных сапрофитов) способны уменьшать токсичность вытяжек из дубового опада, что благоприятно действует на бактериальную флору. Наряду с этим отмечены и явления взаимного антагонизма, особенно в совместных культурах, микроскопических грибов и целлюлозоразрушающих бактерий.

Таким образом, известная взаимопомощь между сапрофитами и бактериями оказывает благоприятное воздействие не только на развитие последних, но и на процесс гумусообразования. Этот последний, как нам представляется, состоит из трех стадий: 1) переработка животными и сапрофитными растениями с образованием подвижных азотистых и углеродистых соединений; 2) развитие бактериальной флоры, ассимилирующей подвижные соединения и вырабатывающей различные метаболические продукты — гумусового и ростового характера; 3) разложение бактериями гумусовых соединений при недостатке подвижных соединений. Эти стадии могут протекать как одновременно, так и последовательно, что зависит от

состава органического опада и от фитоклиматических условий его разложения.

В одних и тех же атмосферных условиях, но при разных фитоклиматических режимах под пологом насаждений различного состава скорость разложения органического опада далеко не одинакова. Это, помимо указанных причин, определяется и свойствами опада, что подтверждается следующими данными Е. В. Рунова и И. Е. Мишустинной (1960):

Насаждение	Общее количество микроорганизмов, тыс. на 1 г сухого вещества	Насаждение	Общее количество микроорганизмов, тыс. на 1 г сухого вещества
Сосновое	35 351	Лиственничное	185 944
Еловое	45 414	Березовое	240 764
Дубовое	84 388		

Несмотря на большой запас подстилок в еловых и сосновых насаждениях, в них значительно меньше микроорганизмов, чем под лиственничными и березовыми насаждениями. Дубовая подстилка занимает промежуточное положение. Подобное распределение бактерий в подстилках отражается и на почвах (табл. 141).

Т а б л и ц а 141

*Количество микроорганизмов в почвах под лесными насаждениями (в тыс. на 1 т сухой почвы) **

Насаждение	Бактерии		Насаждение	Бактерии	
	на мясо-пептонном агаре	на крахмало-аммиачной среде		на мясо-пептонном агаре	на крахмало-аммиачной среде
Сосновое	1700	3100	Лиственничное	2950	6400
Еловое	1550	4300	Березовое	3680	5700
Дубовое	2880	7400			

* Моховое, Московская область.

Сопоставление этих данных (как и многих других) позволяет утверждать, что количество и состав бактериальной флоры в наибольшей степени зависят от качества опада и от фитоклиматических условий его разложения.

Многочисленные данные показывают, что одни и те же виды бактерий встречаются в почвах и таежных, и лесостепных типов лесных биогеоценозов, а количество их варьирует лишь в небольших пределах.

Кроме того, учет бактериальной флоры по общему количеству и по соотношению отдельных групп их, проводимый микробиологами, к сожалению, не позволяет установить биогеоценологическую роль их в целом и отдельных видов в общем круговороте веществ и энергии.

А. А. Роде (1954) давно уже отмечал, что основной недостаток работ подобного типа заключается в известной порочности их методики, даже в отношении чисто флористического изучения микрофлоры почв. К сожалению, такая оценка не потеряла своей справедливости и в настоящее время, несмотря на то, что некоторые сдвиги в этом направлении имеются, в частности, в работах А. В. Рыбалкиной (1957), Т. В. Аристовской и О. М. Паринкиной (1961) и других, применявших иные методы исследования.

Тем не менее и сейчас мы еще не обладаем необходимыми данными, чтобы количественно оценить деятельность микроорганизмов по переработке органического вещества, поступающего на поверхность лесных почв

Огромную деятельность микроорганизмов нельзя рассматривать изолированно от деятельности животных и сапрофитных растений. Только при известной синхронности работы этих групп живых организмов происходит наиболее эффективная переработка органического вещества и преобразование его в гумусовые вещества. При том или ином нарушении соотношений между ними процессы разложения органических остатков могут затухать или ускоряться вне зависимости от внешних условий.

Микроорганизмы (в особенности бактерии) имеют очень большое значение в процессах преобразования гумусовых веществ. Следует напомнить, что бактерии питаются преимущественно гумусовыми веществами, которые являются для них основным энергетическим источником (Виноградский, 1952). Потребляя гумусовые вещества, бактерии одновременно синтезируют новые, более активные соединения — различные ферменты, ростовые вещества, кислоты и т. п., имеющие значение не только в питании растений, но еще больше в выветривании и преобразовании минеральной части почв. Бактерии разлагают минералы и переводят заключенные в них элементы в более подвижное состояние. Этим они подготавливают зольные вещества, необходимые для питания растений. Поэтому бактерии должны рассматриваться как участники и стимуляторы круговорота веществ в системе почвы — растение.

Не менее велика роль бактерий в процессах нитрификации и аммонификации, денитрификации и усвоении атмосферного азота. Эти процессы в лесных биогеоценозах имеют свои специфические черты, обусловленные интенсивной жизнедеятельностью аммонифицирующих и слабой денитрифицирующих бактерий.

К настоящему времени установлено, что в лесных биогеоценозах преобладает минерализация азота до аммиачных соединений и весьма слабо до нитратного азота. На основе этого был сделан вывод, что древесные породы приспособлены потреблять преимущественно аммиачные, а не нитратные формы азотных соединений. Однако такой вывод находится в известном противоречии с микробиологическими данными о наличии в лесных почвах в различных количествах нитрифицирующих бактерий. Поэтому возникло и другое предположение — нитраты могут быть немедленно поглощаются корнями растений и поэтому не обнаруживаются в почвах. Все это показывает, как мало мы еще знаем о механизме образования и потребления подвижных соединений азота в почвах лесных биогеоценозов. Надо полагать, что универсального решения этого вопроса и не может быть. Вероятно, в условиях накопления мощных и особенно оторфованных подстилок нитрификационные процессы подавлены, так как азот находится здесь в соединениях со свежим органическим веществом, недоступным для бактерий нитрификаторов.

При интенсивном мягкогумусном разложении органического вещества подстилок и при достаточном накоплении гумуса в почвах нитрификационные процессы могут усиливаться.

В последнее время появились работы (Арефьева, 1963; Хренова, 1963; Арефьева и Колесников, 1964), показывающие, что процессы нитрификации и аммонификации в почвах лесных биогеоценозов более сложны. В частности, установлено, что в Припышминских борах микробиологическая и биохимическая деятельность в лесных почвах зимой не прекращается, причем именно в это время идет интенсивное накопление аммиачных форм азота, достигающее значительных величин (в мг/кг):

Горизонт	Март		Октябрь		Декабрь	
	1960 г.	1959 г.	1960 г.	1959 г.	1960 г.	
A ₀	207	63	74	489	143	
A ₁	130	17	74	36	32	
A ₂	30	9	10	—	17	

При выжигании подстилки накопление аммиачных форм азота не усиливается, но появляются нитратные формы азота. Так, на гари 1959 г. на следующий год в почвах были обнаружены следующие количества нитратного азота (в мг/кг):

	Март	Октябрь	Декабрь
A ₀	18	165	153
A ₁	21	83	107
A ₂	8	23	47

Приведенные цифры подтверждают положение о том, что при слаборазложившемся органическом веществе нитрификационные процессы в лесных почвах подавлены. И только при минерализации органических остатков происходит усиление нитрификации.

Из этих данных следует, что существенное повышение производительности лесных биогеоценозов может быть достигнуто способами и мероприятиями, направленными на усиление минерализации подстилок в типах со значительным их накоплением, особенно оторфованных. При этом, в свете новейших исследований (Арефьева, 1963; Арефьева и Колесников, 1964), обжиг подстилок (при температурах не выше 400°) не только не снижает количество общего азота, а ускоряет его перевод в аммиачные и нитратные формы, что способствует улучшению возобновления и роста древесных пород. В этих случаях не только усиливается микробиологическая деятельность, но происходит ускорение химических процессов с высвобождением обменного аммония из кристаллической решетки минералов.

Наконец, необходимо обратить внимание и на роль клубеньковых бактерий в усвоении атмосферного азота. В ряде типов леса (особенно в богатых бобовыми растениями) этот способ накопления и вовлечения в круговорот азота может иметь существенное значение.

До сих пор мы касались роли жизнедеятельности микроорганизмов, но нельзя недооценивать и роль их отмирающих клеток. Они обогащают почвы наиболее подвижными органо-минеральными и азотистыми соединениями, а также, вероятно, и метаболическими продуктами, оказывающими прямое и косвенное действие на почвообразование, усиливающими и усложняющими круговорот веществ и энергии. Однако в этом аспекте сделано еще очень мало и ближайшей задачей является развитие подобных исследований с широким использованием изотопного метода. Применение изотопных «меток» позволит более глубоко проникнуть в сущность биогеоценотической «работы» и животных, и микроорганизмов.

ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ ПОЧВ ПО ТИПАМ КРУГОВОРОТА ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ В ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Рассмотренные выше отдельные процессы биологической аккумуляции органических веществ и зольных элементов, содержащихся в них, определяют различия в круговороте веществ и энергии между растениями, животными и почвами как компонентами лесных биогеоценозов.

При установлении типов круговорота веществ и энергии нами учитываются и все сопутствующие явления. К числу последних следует отнести: формы поступления материи, с которой связан круговорот веществ и энергии; интенсивность круговорота атмосферных элементов (С, О, Н, N); интенсивность круговорота земных элементов (Са, Mg, К, Na, Fe, Al, Si и др.) в связи с видами организмов, создающих живое вещество, и с миграцией элементов, определяемой особенностями водного режима лесных биогеоценозов в целом и их почв в особенности.

Исходя из сказанного, представляется возможным все почвы лесных биогеоценозов разделить на типы, ряды и группы типов круговорота.

- I. Группы типов — по накоплению органического вещества, определяемому различным составом растительности.
- II. Ряды типов — по формам поступления и движения материи, с которой связана миграция элементов в системе живые организмы — почва.
- III. Типы — по круговороту атмосферных и земных элементов, связанному со скоростью разложения органических остатков и с типами водного режима.

Интенсивность аккумуляции атмосферных элементов в почвах подчиняется зонально-климатическим закономерностям, в связи с чем все почвы под лесами объединяются в следующие группы типов:

- 1) лесотундровые, 2) таежно-лесные, 3) южно-таежные (хвойно-широколиственных лесов), 4) лесостепные, 5) степные, 6) полупустынные, 7) пустынные, 8) тропические и субтропические.

В пределах каждой группы типов представляется возможным подразделить лесные почвы на три ряда типов круговорота веществ и энергии (по формам поступления и движения материи): 1) биологического, 2) биогенно-вулканического, 3) биогенно-аллювиального.

Почвы биогенно-вулканического рядов отличаются периодичностью поступления минеральной материи, перекрывающей поступление биологической, что и определяет особенности миграции веществ и энергии.

Ниже дается краткая характеристика выделенных групп почв лесных биогеоценозов.

Группа лесотундровых типов почв формируется при крайне ослабленной аккумуляции атмосферных элементов. Это вызывает слабость прироста живого органического вещества (преимущественно в виде мхов и кустарничков) и интенсивное накопление на поверхности почв мертвых органических остатков (оторфовывание), вследствие замедленного их разложения. Емкость круговорота малая; вынос подвижных продуктов быстрый. Биологическая аккумуляция гумусовых веществ и зольных элементов в почвах слабая.

Группа таежно-лесных почв (включая таежно-мерзлотные) выделяется способностью производить большую общую массу живого вещества (главным образом С, О, Н, N) с преобладанием в ней древесины над зелеными частями. Формируются под воздействием мертвого органического вещества хвойных и мелколиственных пород. Интенсивность и емкость круговорота веществ и энергии более высокие. Накопление мертвого органического вещества большое, разложение хотя и повышенное, но консервация вещества ясно выражена. Вынос продуктов разложения значительный, с частичной аккумуляцией их в нижних горизонтах почв.

Группа южнотаежных почв хвойно-широколиственных лесов накапливает еще большую общую массу органического вещества с преобладанием стволовой древесины. Развиваются под воздействием древесных пород с значительным участием кустарниковой и травянистой растительности. Интенсивность и емкость круговорота веществ и энергии еще более высоки и близки к оптимальным, длительная консервация выражена слабо. Продукты разложения закрепляются в почвах и лишь частично выносятся в нижнюю часть их биогеоценотической толщи. Аккумуляция гумусовых и зольных веществ выражена ясно.

Группа лесостепных почв под широколиственными лесами производит наибольшую массу живого органического вещества. Интенсивность и емкость круговорота веществ и энергии наиболее высоки. Быстрое разложение мертвого органического вещества определяет незначительность накопления подстилки и интенсивность аккумуляции гумусовых и зольных веществ. Миграции подвержены соединения Fe и Al, а выщелачиванию — углекислые соли Ca и Mg.

Группа степных почв (под лесными насаждениями) характеризуется ослабленными по сравнению с предыдущими (по повышенной по сравнению с травянистой растительностью) аккумуляцией атмосферных элементов и накоплением живого органического вещества (особенно корней). Мертвое органическое вещество подвержено быстрому разложению и частичной минерализации, чем определяется преобладание аккумуляции гумусовых и зольных веществ и выщелачивание органогенов (Ca, Mg, CO₂) и галлогенов (CaSO₄, NaCl и др.).

Группа полупустынных почв (под искусственными лесными биоценозами) продуцирует еще меньшую массу живого органического вещества; мертвое вещество подвержено почти полной минерализации. Круговорот веществ и энергии заторможен избытком тепла и недостатком влаги. Аккумулируются преимущественно зольные и очень слабо гумусовые вещества. Выщелачиваются на незначительную глубину галлогены и еще меньше органогены.

Группа пустынных почв (под лесной растительностью — саксауловой и др.) характеризуется медленным и незначительным продуцированием живого органического вещества и пятнистым распределением мертвого вещества. Круговорот веществ и энергии наиболее ослабленный и специфически галлогенный, с накоплением на поверхности углекислых солей Na и K. Выщелачивание их очень слабое и неравномерное.

Группа субтропических и тропических почв продуцирует наибольшую массу живого органического вещества. Биологический круговорот отличается большой емкостью и значительной скоростью вхождения атмосферных элементов (при относительно малой для земных элементов). Поступление мертвого органического вещества наибольшее, но накопление его в виде подстилки минимальное вследствие интенсивного разложения и минерализации. Продукты минерализации насыщают почвенные воды углекислотой и органическими кислотами. Аккумуляция гумусовых и зольных элементов небольшая (преимущественно Fe и Al, незначительно Ca, Mg и др.).

По типам обмена веществ почвы подразделяются главным образом по преобладанию групп органико-минеральных соединений, в той или иной степени аккумулирующихся в почвах. При этом энергетический обмен остается наименее освещенным, что объясняется отсутствием пока что объективных критериев для его систематизации. В этом направлении необходимо развернуть исследования. Предлагаемое разделение лесных почв по типам обмена веществ и их номенклатуру следует рассматривать как предварительные, требующие уточнения и более глубокой разработки.

Выделяются почвы со следующими типами обмена веществ и энергии:

- 1) фульватный, H — Fe — Al,
- 2) фульватный, H — Fe,
- 3) гуматно-фульватный, H — Ca,
- 4) фульватно-гуматный, Ca,
- 5) гуматный, Ca,
- 6) фульватно-аллитный, Al — Fe,
- 7) гуматно-аллитный, Ca — Al.

Приведем краткую характеристику выделенных типов обмена веществ и энергии.

1. Фульватный, H — Fe — Al тип. Доминируют фульватные соединения — свободные и связанные с Al и Fe. Часто под их влиянием образуются гумусово-иллювиальные железистые горизонты. При застойно-промывном водном режиме значительная часть остальных зольных и минеральных веществ (кроме SiO₂) мигрирует по профилю и часто вымывается. Выделяются два подтипа — безмерзлотный и сезонно- или вечномерзлотный. В последнем вымывание ослаблено наличием мерзлотного водоупора; в первом происходит более интенсивная аккумуляция органиче-

ского вещества на поверхности. Характерен для почв еловых и сосновых групп типов биогеоценозов, формирующихся в элювиальных и транзитных условиях.

2. Фульватный, $N-Fe$ тип. Преобладают свободные и связанные с Fe фульватные соединения, усиливающие вынос большинства оснований с образованием иллювиально-железистых горизонтов и частичным выносом Fe и Al из почвообразующей толщи. Представлен двумя подтипами — безмерзлотным и сезонномерзлотным с временно застойным водным режимом и ожелезнением почв, часто с поверхности. Характерен для таежно-лесных биоценозов северо-востока и востока СССР.

3. Гуматно-фульватный, $N-Ca$ тип. Характеризуется усилением разложения и снижением накопления органических остатков. Энергетический обмен усиливается с образованием свободных и связанных с кальцием гуминовых и фульвокислотных соединений, тормозящих агрессивное действие свободных фульвокислот. Формируется в условиях ослабленного промывного и периодического промывного водных режимов, чем определяется меньший вынос оснований (лессивирование) и заметная аккумуляция гумусовых и зольных веществ. Наиболее ярко выражен в южнотаежной подзоне под хвойно-широколиственными лесами.

4. Фульватно-гуматный, Ca тип. Характеризуется преобладанием аккумуляции продуктов разложения органических веществ, перераспределением в почвенной толще земных минеральных веществ, при слабом их перераспределении по профилю и интенсивным закреплением гумусовых веществ в почвах. Среди них преобладают гуматы и фульваты Ca и Fe , определяющие высокое оструктурирование и улучшение аэрации. Формируется в условиях периодически промывного водного режима, под широколиственными лесами лесостепи.

5. Гуматный, Ca тип. Накопление, разложение и минерализация органических остатков компенсированы. Вследствие этого подстилка образуется периодически и выражена на всех почвах. Аккумуляция зольных и гумусовых веществ преобладает над их перераспределением в почвенной толще, что связано с высокой буферностью степных почв к влиянию лесных насаждений. Это ограничивает освоение почв в глубину, вследствие наличия в них остаточных органоминеральных ($CaCO_3$, $MgCO_3$) и галлогенных ($CaSO_4$, $NaCl$ и др.) соединений. Характерен для почв естественных лесов и искусственно созданных лесных насаждений степи и полупустыни.

6. Фульватно-аллитный, $Al-Fe$ тип. Формируется в условиях преобладания минерализации органических остатков над их разложением, с поступлением в почвы больших количеств CO_2 и свободных фульвокислот, способствующих интенсивному разложению минеральной части почв, ее аллитизации и накоплению алюминия и железа в соединениях со слабо выраженной обменной способностью. Все остальные основания в большей части выносятся. Преобладают гумусовые соединения типа фульватов железа и алюминия. Недостаток оснований (особенно Ca и Mg) определяет особенности круговорота зольных веществ, и в частности усиление обмена Al и Fe . Характерен для почв влажносубтропических и тропических лесов.

7. Гуматно-аллитный, $Ca-Al$ тип. Отличается значительным выбыванием из круговорота железо-органических соединений, превращающихся под влиянием недостаточного увлажнения в малоподвижные соединения. Усиливается обмен Ca и Al , обеспечивающий формирование гумусовых соединений, связанных с ними. Почвы выделяются более высоким гумусонакоплением и насыщенностью основаниями, что указывает на преобладание биогенной аккумуляции. Формируются под саваннами, субтропическими и тропическими лесами.

О ВЛИЯНИИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ НА ПОЧВЫ И ГРУНТОВЫЕ ВОДЫ

К взаимовлияниям биогеоценозов между собой относятся все явления, обусловленные взаимным проникновением корней из почв одного биогеоценоза в другой, и особенно перемещениями (в различных формах) продуктов жизнедеятельности одних биогеоценозов в другие.

Наиболее ярко они проявляются в связи с положением, занимаемым отдельными биогеоценозами в рельефе.

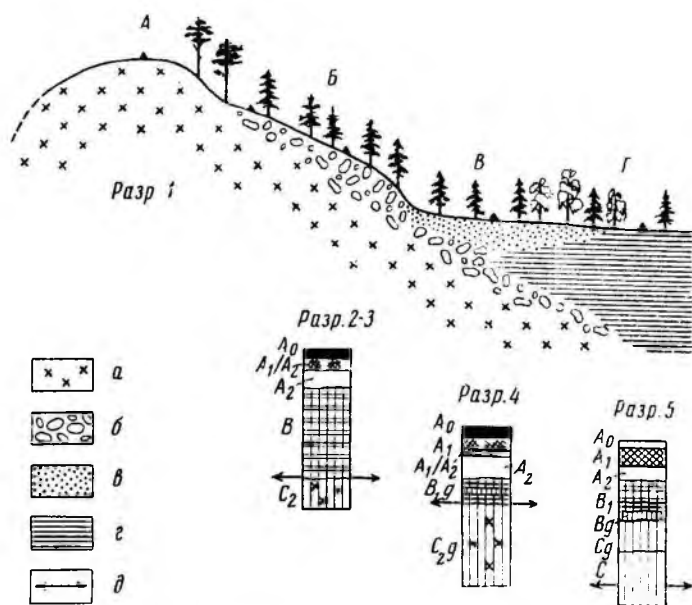


Рис. 76. Отражение взаимовлияний биогеоценозов в почвах по профилю от вершины сельги до озерно-ледниковой низины (по Рожновой, 1962)

Разрез 1 — примитивно-аккумулятивная почва; разрез 2—3 — заторфованная сильноподзолистая железисто-гумусовая почва; разрез 4 — торфянисто-сильноподзолистая оглеенная почва; разрез 5 — дерново-среднеподзолистая глеевая почва; а — кристаллическая порода; б — грубая валунная супесь; в — песок с примесью дресвы и гравия; г — тяжелый слоистый суглинок; д — почвенно-грунтовые воды; А — выходы гранита с покровом кустистых лишайников; Б — ельник чернично-зеленомошный; В — ельник чернично-сфагновый; Г — березняк травяной с селю

На этом и основано, как было сказано выше, разделение почв лесных биогеоценозов на элювиальные (развивающиеся на водоразделах самостоятельно или автоморфно, т. е. без поступления в них с окружающих частей поверхности, занятых другими биогеоценозами, каких-либо веществ и энергии); транзитные (приуроченные к склонам водоразделов и вовлекающие в круговорот не только вещества и энергию из толщи, занятой ими, но и поступающие с вышележащих биогеоценозов и естественно сами отдающие их в расположенные ниже по рельефу биогеоценозы).

И, наконец, эти последние вовлекают в круговорот все вещества и энергию, аккумулированную почвенной толщей в результате миграций из вышележащих биогеоценозов. Они могут быть как аккумулятивно-надводными, так и подводными.

Подобные взаимовлияния могут осуществляться различными путями: механическим или физическим и химическим переносом продуктов жизнедеятельности биогеоценозов в твердом и растворенном виде по их почвенной поверхности; переносом органических остатков, образующих подстилку, ветром, водой, животными и другими способами; переносом в растворенном виде органических и зольных соединений водами поверхностного стока. Еще большее значение имеет перераспределение продуктов жизнедеятельности внутрипочвенным стоком избыточных количеств влаги, поступающих в элювиальные биогеоценозы. Это передвижение может совершаться на различных глубинах и охватывать различные по мощности почвенные толщи. Наиболее ярко взаимовлияния проявляются через грунтовые или почвенные воды, передвигающиеся от более высоких к более низким частям рельефа.

Подобные явления широко распространены в природе и выражены тем интенсивней, чем больше колеблются разности высот рельефа.

Однако до сего времени эти процессы остаются мало изученными как в качественном, так и количественном отношении. Не выявлены и закономерности подобных взаимовлияний в различных зональных условиях при различном сочетании отдельных типов биогеоценозов, определяющих качественный состав и количество переносимых веществ и заключенной в них энергии.

Этот крупный пробел в познании природы леса должен быть восполнен исследованиями ближайших лет с использованием всех новейших методов, особенно изотопного.

Известное отражение эти вопросы нашли в работах Т. А. Рожновой и Л. С. Счастной (1959) и Т. А. Рожновой (1962), показавших некоторые элементы взаимовлияния на примере нескольких типов лесных биогеоценозов в таежной зоне.

Расположение лесных биогеоценозов по рельефу, изменение строения почв и залегания почвенно-грунтовых вод в них показано на рис. 76.

Анализ почвенных вод (табл. 142) показал, что содержание всех элементов и окислов закономерно увеличивается от разреза 2, через разрез 4 к разрезу 5. Это увеличение значительно выше весной, чем осенью, что указывает на различия в скорости выщелачивания и передвижения катионов и анионов. Повышение содержания их от разреза 2 к 5 представляется суммарным, отражающим различия в их содержании в почвах и притока в результате выщелачивания из почв выщележащих биогеоценозов.

Т а б л и ц а 142

Изменение состава почвенных вод в сопряженных типах лесных биогеоценозов (в мг/л) (Рожнова и Счастлиная, 1959)

Номер разреза	pH солевой	Сухой остаток	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	HCO ₃ '	Cl'	SO ₄ "	Na'+K'	SiO ₂
В е с н а									
2	5,35	56,0	5,0	2,0	7,3	11,4	5,8	3,5	8,5
4	5,20	51,5	2,1	1,8	4,9	5,2	5,4	4,6	12,0
5	6,35	462,5	4,79	30,4	222,0	117,2	12,4	53,1	34,5
О с е н ь									
2	5,01	44,0	4,5	0,9	4,8	4,6	2,0	Не определялось	
4	5,22	95,0	3,5	0,6	4,2	5,2	—	»	
5	5,76	111,0	13,2	4,1	59,4	5,2	2,0	»	

Соответственно и в горизонтах почв, находящихся под воздействием почвенных вод, pH, обменная кислотность и сумма обменных катионов

(табл. 143) изменяются от ельника чернично-зеленомошного к ельнику травяному с березой. Приведенный пример взаимовлияний лесных биогеоценозов и отражение их в составе грунтовых вод и в некоторых свойствах почв, взаимодействующих с грунтовыми водами, весьма типичен. Он показывает, насколько важно для понимания биогеоценологических процессов изучать их проявления в различных зональных условиях.

Т а б л и ц а 143

Изменение свойств нижних горизонтов почв под воздействием почвенно-грунтовых вод в сопряженных биогеоценозах
(Рожнова и Счастливая, 1959)

Ельник чернично-зеленомошный				Ельник чернично-сфагновый				Ельник травянистый с березой			
глубина, см	рН солевой	обменная кислотность, мг-%	обменные катионы, мг-%	глубина, см	рН солевой	обменная кислотность, мг-%	обменные катионы, мг-%	глубина, см	рН солевой	обменная кислотность, мг-%	обменные катионы, мг-%
42—55	4,5	0,13	1,09	53—63	4,1	0,65	Не определялось	60—70	4,81	0,09	15,10
61—73	5,0	0,09	1,49	80—90	4,1	0,67	»	80—90	5,21	0,02	11,70
								115—200	5,24	0,03	8,30

Не имея прямых данных о взаимовлиянии лесных биогеоценозов и почв, мы можем лишь отметить некоторые возможные их изменения, вытекающие из общих закономерностей биогеоценологического обмена.

Взаимовлияния в почвах сопряженных типов лесных биогеоценозов группы смешанных лесов будут усиливаться за счет большего поступления в почвенно-грунтовые воды Ca и Mg, меньшего поступления SiO₂, Fe₂O₃ и Al₂O₃ и еще большего увеличения содержания обменных катионов и уменьшения обменной кислотности в почвах пихележащих, по сравнению с биогеоценозами, расположенными выше по рельефу.

В лесостепных условиях подобное взаимовлияние будет ограничиваться перемещением с почвенно-грунтовыми водами больших количеств Ca, Mg и отчасти Cl и SO₄ и слабым перемещением SiO₂, Al₂O₃ и Fe₂O₃.

В почвах степных биогеоценозов взаимовлияния будут определяться перемещением CaCO₃, MgCO₃, CaSO₄ и отчасти хлористо- и сернокислых натриевых солей. Все остальные соединения перемещению не подвергаются вследствие прочности их связи с минеральной частью почв.

В почвах субтропических и тропических биогеоценозов перемещение, обусловленное взаимовлияниями, может распространяться на SiO₂, Fe₂O₃, Al₂O₃ и отчасти на водорастворимые гумусовые вещества. Остальные окислы, содержащиеся в незначительном количестве, удерживаются в биологическом круговороте и могут вымываться в ничтожном количестве.

ДИНАМИКА ПОЧВ В ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Вопросы динамики, или эволюции, почв в лесных биогеоценозах, несмотря на их большую научную и практическую значимость, все еще недостаточно разработаны. Имеющиеся разрозненные материалы и наблюдения до сих пор почти не подвергались ни обобщению, ни обсуждению.

Некоторые общие положения об эволюции почв нашли отражение в не получившей еще должной оценки работе А. А. Роде (1947). Он считает, что эволюция почв тесно связана с эволюцией биогеоценозов, поскольку почвы представляют неотъемлемый компонент последних, и что важней-

шим движущим началом этой эволюции является жизнедеятельность живых организмов, особенно растительности.

А. А. Роде выделяет три группы причин эволюции почв. Первая из них связана с изменениями факторов, являющихся внешними по отношению ко всей биогеоэкологической оболочке и к биогеоценозам, ее образующим. Сюда относятся смены атмосферных процессов на отдельных частях суши и обусловленные ими общие изменения растительного и животного мира, изменения базисов эрозии, а также общее дренирование или, наоборот, непленнизация суши и т. д.

Эволюция почв, вызванная подобными причинами, может относиться к геологическому аспекту. Но и при подобных сменах роль живых организмов как движущей силы эволюции почв не снимается. Однако восстановление прошлых этапов и стадий эволюции почв (как и биогеоэкологической оболочки в целом) представляется весьма трудным вследствие недостаточности данных и разноречивости их. Поэтому вопросы палеобиогеоэкологических реконструкций, несмотря на всю их важность для понимания современной эволюции почв лесных биогеоценозов, остаются мало освещенными.

Вторая и третья группы причин связаны, по Роде, с «дальнодействием соседних биогеоценозов» и с «саморазвитием биогеоценозов». Такое разделение не представляется нам достаточно ясным. В первом случае, как считает Роде, «инициатива» принадлежит растительности и иногда животным. Во втором — изменения состава и свойств почв в результате постепенного развития почвообразования приводят к изменению в составе растительности, что в дальнейшем, в свою очередь, влияет на изменение почв.

Как видно, в обоих случаях ведущая роль принадлежит растительности, особенно если учесть, что почвообразовательный процесс, как совершенно справедливо считает А. А. Роде, не является процессом самостоятельным и независимым. Поэтому остается неясным, в каком смысле употребляются понятия «дальнодействие соседних биогеоценозов» и особенно «элементарный биогеоценоз». Судя по контексту, последний скорее характеризует отдельные части, или (по Н. В. Дылису) парцеллы, биогеоценоза, в которых роль растительности в эволюции почв такая же, как и при «саморазвитии биогеоценозов».

Поэтому мы не видим оснований для такого разделения эволюции почв. Понимая под «саморазвитием биогеоценозов» их изменения, обусловленные временем (возрастом), нельзя отрицать, что роль этих причин всегда проявляется на фоне динамики всех биогеоэкологических процессов. Эволюция почв происходит вследствие развития всех компонентов биогеоценоза и теснейшим образом связана с сезонной, годовой и вековой их динамикой. Большее значение на данном этапе приобретает поэтому разграничение причин эволюции почв на две группы:

1) определяемые постоянным или длительно-непрерывным воздействием на почвы лесной растительности и 2) определяемые прерывистым или сменяющимся воздействием на почвы растительных формаций.

В первом случае развитие почв происходит в условиях однотипности круговорота веществ и энергии, изменяющегося во времени преимущественно в своих количественных параметрах. В результате эволюция почв не выходит за пределы одного типа почвообразования. Во втором — разнотипность круговорота веществ и энергии (например, смена степного типа лесным) приводит к изменению и количественных, и качественных параметров, что вызывает наложение на ранее существовавший тип другого типа почвообразования.

Иными словами, в первом случае мы имеем дело как бы с непрерывным естественным рядом эволюции почв, когда она определяется динамикой живых компонентов лесных биогеоценозов с характерными для них процессами аккумуляции и миграции веществ и энергии в системе биоценоз —

почва. В этих случаях почвы эволюционируют от примитивной ко все более развитым стадиям одного и того же типа почвообразования. Во втором случае происходит смена одного типа почвообразования другим под влиянием эволюции свойств почв, определяемой сменой растительности или животных (что реже). При этом в почвах сохраняются свойства, характерные для двух или большего количества типов почвообразования.

Если первый тип эволюции относится условно к непрерывно-нормальному, то второй — к сложному налагаемому.

Что касается еще одной (четвертой, по Роде) группы причин эволюции почв, связанной с возникновением новых видов растений, обладающих отличными от других биогеохимическими особенностями потребления и возврата веществ и энергии, то она имеет значение не только для понимания геологического прошлого, но и для настоящего времени. Нам представляется, что этой группой причин в известной степени объясняется эволюция почв в современных тропических областях. В них она происходит в результате как филогенеза растений, так и в силу особенностей выветривания и почвообразования, сохраняющих черты от прежних геологических эпох (включая третичную). Здесь лесные и другие растения не только приспособились к таким геохимически отличным почвам, но и обуславливают качественно и количественно отличные от других зональных условий типы круговорота веществ и энергии. В результате воздействие растительности на почвообразование и эволюцию почв существенно отличается здесь от воздействия в других зональных условиях.

Отличия, как нам представляется, заключаются прежде всего в том, что длительное сохранение, если так можно выразиться, минерального остова почв в виде мощной латеритизированной толщи сказалось на полном или почти полном исчерпании минеральных ресурсов почвообразования — первичных минералов. Почвы при этом приобретают черты известной инертности, выражающейся в сохранении и кажущейся неизменяемости своих признаков и свойств. Однако это состояние только кажущееся, вызванное недостатками существующей методики изучения минеральной массы. Методы эти были разработаны для почв других зональных условий, где они себя оправдывают, давая возможность улавливать изменения, происходящие в результате мобилизации имеющихся минеральных резервов первичных минералов. В этом случае и влияние растительности как фактора эволюции почв, возможно, в наибольшей степени направлено на их преобразование и постоянное вовлечение элементов, содержащихся в них, в круговорот веществ и энергии, что находится в соответствии с изменениями атмосферного компонента лесных биогеоценозов. В подобных условиях качественно и количественно изменяются не только минеральный состав, но и плазма почвы¹. При этом плазма находится в активном состоянии со слабо выраженными элементами «старения».

В тропических условиях минеральный остов не только лишен резервов, производящих плазму, но и представлен вторичными глинистыми минералами железистой и каолиновой групп. Количество плазмы, образуемой ими, хотя и значительно, но она здесь инертная, «стареющая», в той или иной степени переходящая в твердую фазу (ожелезнение, латеритные коры и т. д.). В этих условиях и действие растительности, особенно лесной, направлено в значительной (если не в преобладающей) степени на «оживление» плазмы, на восстановление ее активности и на концентрацию тех элементов, содержание которых в тропических почвах крайне незначительно, причем они предельно рассеяны в ее толще. Это касается прежде всего Са, Mg и К. В то же время растительность осуществляет пе-

¹ Под плазмой почвы принято понимать наиболее активную коллоидную органоминеральную часть ее, обладающую физико-химической энергией и обуславливающую характер и направление почвообразования.

ревод железа, заключенного в виде неподвижных труднорастворимых соединений во вторичных глинистых минералах или в разного рода конкреционных образованиях, в более подвижные железо-органические соединения, наиболее активные и выполняющие ту же или близкую роль, что и Са, в других зональных почвах.

Таким образом, в тропических условиях роль растительности и животных как факторов эволюции почв весьма сложна. Она в большей степени определяется составом и качеством органического вещества, продуцируемого ими, поскольку продукты его разложения являются носителями энергии, аккумулирующейся в плазме почв. Именно с этой энергией связана эволюция почв и поддержание их плодородия на известном уровне. Вместе с тем представляется возможным установить и некоторую аналогию почвообразования и эволюции почв в тропиках и в умеренных областях. Она заключается в том, что при смене растительности во времени и пространстве от влажнотропических через листопадные к саванным лесам происходит эволюция почв в сторону известного «остепнения» (переход желтоземно-тропических лесных почв в красноземно-лесные и коричнево-красные саванно-лесные). Это в известной мере повторяет закономерности перехода от подзолистых таежно-лесных почв через оподзоленно-выщелоченные к выщелоченным лесостепным. Однако эти вопросы требуют более глубокого и самостоятельного рассмотрения, что выходит за пределы нашей темы.

Мы же коснулись этого вопроса в связи с тем, что влажнотропические лесные биогеоценозы, а следовательно, и их почвы представляют якобы один из ярких примеров превращения их в подвижно-разновесную систему, или так называемую климакс-стадию. В дальнейшем эта стадия должна сменяться стадией естественного разрушения таких биогеоценозов и в результате прекращается развитие почв. Действительно при искусственном уничтожении таких лесов не происходит естественного их восстановления и почвы при этом часто превращаются в латеритные коры. Образование последних указывает, однако, лишь на то, что мы еще недостаточно учитываем законы развития природных образований, считая, что результаты воздействия любой интенсивности на компоненты природных лесных биогеоценозов (вшилоь до полного уничтожения живых организмов их образующих) могут быть преодолены, биогеоценоз восстановлен. Пример тропических лесов наглядно убеждает в том, что прежде чем эксплуатировать природные объекты, нужно знать законы их развития. Без этого знания вместо восстановления исходных биогеоценозов могут возникать образования, не представляющие ценности для сельского и лесного хозяйства.

Это положение действительно не только для тропических, но и для всех других зональных условий. Различия заключаются лишь в характере и направлении эволюции почв. В тропиках деструктивные изменения наиболее резко выражены и наиболее трудно преодолимы, в других зонах восстановление исходных условий менее затруднительно, но все же требует больших усилий и средств, чем на это затрачивается природой, особенно при разумной помощи ей со стороны человека. При этом мы исходим из того, что развитие почв в лесных биогеоценозах идет непрерывно, хотя и с различной скоростью на разных его стадиях. Важно стремиться к тому, чтобы естественное развитие почв не только не прекращалось, а наоборот, все усиливалось. Вмешательство в это развитие должно основываться на знании общих законов эволюции почв в лесных биогеоценозах. Придерживаясь этого направления в науке как наиболее прогрессивного и отвергая существование в почвообразовании климакс-стадии, мы вслед за В. Н. Сукачевым и А. А. Роде считаем, что эволюция лесных почв во всех случаях есть и следствие, и эволюции лесных биогеоценозов.

На основе высказанных общих положений об эволюции почв попытаемся более подробно рассмотреть некоторые аспекты ее в лесных биогео-

ценозах бореального пояса. Выделяем при этом следующие наиболее важные группы явлений: 1) динамика почв при первичном заселении почвообразующей породы лесной растительностью и 2) динамика лесных почв, обусловливаемая развитием лесных биогеоценозов.

ДИНАМИКА ПОЧВ ПРИ ПЕРВИЧНОМ ЗАСЕЛЕНИИ ТЕРРИТОРИИ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ

Как отмечалось выше, почвообразование и развитие почв при первичном заселении растительностью почвообразующих пород происходит различно на рыхлых и плотных породах.

На рыхлых однородных и относительно богатых питательными веществами породах развитие почв может начинаться с момента поселения на них деревьев-пионеров. Ярким примером может служить наблюдавшаяся и описанная нами (Зонн, Карпачевский и Стефип, 1963) эволюция вулканических пеллов в вулканические почвы.

Начальные стадии почвообразования на подобных рыхлых породах начинаются с момента заселения их единичными лиственницами (*Larix kurlensis*). Как в этих условиях, так и вообще на рыхлых породах, особенно при известном недостатке влаги, пионерами почвообразования являются древесные породы, более быстро и глубоко развивающие корневую систему и поэтому способные в большей степени удовлетворить свои потребности во влаге и питательных веществах¹.

Следующая стадия начинается с заселения подкронного пространства мхами и лишайниками, наступающего после того, как под кронами образуется маломощный (не более 0,5—1 см) слой опада лиственницы. Его большой влагоемкостью определяется возможность поселения и разрастания мхов и лишайников. В дальнейшем за счет отмирающей массы последней увеличивается мощность подстилки, чем обеспечиваются лучшие условия для заселения осваиваемого пространства лиственницей. Создается разреженный лесной полог, изменяющий атмосферный компонент в фитоматмосферный. Затем под полог древостоя внедряется следующий за мхами пионер — брусника, а вместе с тем усиливается образование подстилки мощностью до 2—3 см. Наступает дальнейшее повышение накопления влаги в подстилке, что обеспечивает формирование более сомкнутого древостоя лиственницы с более высоким бонитетом. В дальнейшем под его полог внедряется багульник, производящий большую массу надземного органического вещества и способствующий образованию еще более мощной (до 4—6 см), грубогумусной или сухоторфянистой подстилки. Этой стадии соответствует полное развитие типично лесного лиственнично-багульникового биогеоценоза, в котором все компоненты вступают в фазу полного взаимодействия.

Этапы развития почв в подобных условиях наглядно показаны на рис. 77. Из него можно видеть, во-первых, что развитие почв теснейшим образом связано с образованием и накоплением лесной подстилки как специфически лесного компонента, обеспечивающего улучшение лесорастительных условий (повышение увлажнения и подвижности минеральных элементов под воздействием органических кислот подстилки). Во-вторых, видно, что развитие почв складывается из определенных стадий. Первая стадия, связанная с поселением единично стоящих лиственниц, может быть названа фрагментарно-биогеоценотической, когда только начинается воздействие живых организмов на почвообразование. Вторая — формирование лесной подстилки, приводящей к образованию лесной слаборазвитой почвы. И, наконец, в третью стадию происходит окончательное формирование

¹ При богатстве пород питательными веществами, и особенно влагой, возможно заселение не единичными деревьями, а куртинами.

лесного биогеоценоза с соответствующим ему круговоротом веществ и энергии, определяющим развитие почвенного профиля соответствующего типа почвообразования.

От первой к третьей стадии почвообразование ускоряется. В дальнейшем скорость протекания его обуславливается степенью увлажнения

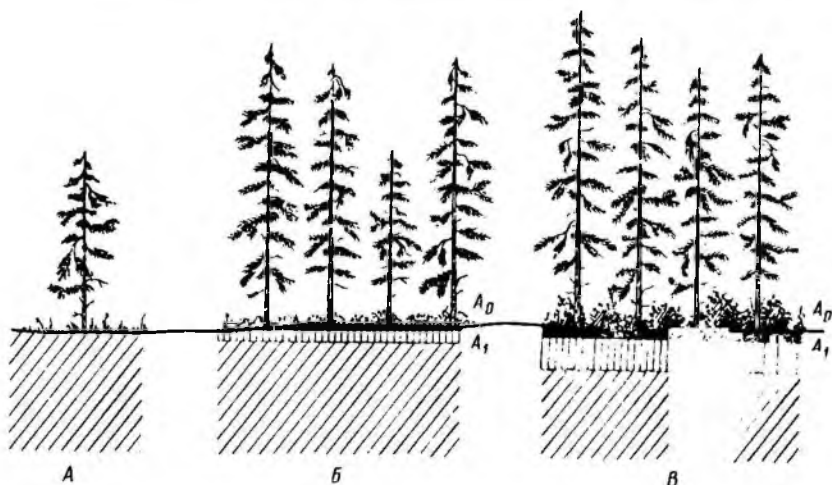


Рис. 77. Стадии формирования лиственничных биогеоценозов на вулканических пеплах (Камчатка)

А — единичные лиственницы; Б — лиственничник брусничный; В — лиственничник багульниковый

и интенсивностью разложения органического вещества подстилок. При повышении увлажнения и усилении теплового режима происходит ускорение почвообразования, а при уменьшении увлажнения оно замедляется.

Этим фазам соответствует и развитие профиля почв, которое представлено схемой на рис. 78.

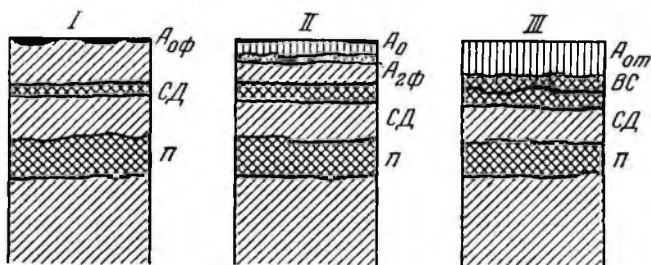


Рис. 78. Схема развития почвенного профиля на вулканических пеплах Камчатки при заселении их лиственницей

Горизонт $A_{0ф}$ — подстилка фрагментами; горизонт $A_{2ф}$ — фрагментами; горизонт $A_{0т}$ — подстилка сухоторфянистая; п — прослойки пеплов;

I—III — стадии развития почвы

Первой стадии соответствует вулканическая фрагментарная почва; второй — вулканическая слаборазвитая поверхностно оподзоленная; третьей — вулканическая грубогумусная слабо выщелоченная лесная почва. Как видно, начальная оподзоленность почвы, зарождающаяся на второй стадии под влиянием мхов и лишайников, в третьей стадии не обнаруживается. Это связано с двумя причинами: 1) ослабление деятельности мхов и лишайников и 2) поступление новых порций пепла, обогащающих почвы.

Дальнейшее развитие почв может идти разными путями, что определяется динамикой биогеоценозов в целом.

Подобный тип динамики почв с большой наглядностью показывает, что основной движущей силой ее является растительность и образованная ею подстилка как компонент, не только наиболее интенсивно и преобразующе действующий на почвообразующую породу, но и улучшающий водоснабжение растений и способствующий усложнению состава растительности лесных биогеоценозов.

На плотных породах наиболее часты два типа или ряда эволюции. Первый из них связан с осадочными породами, в частности с известняками.

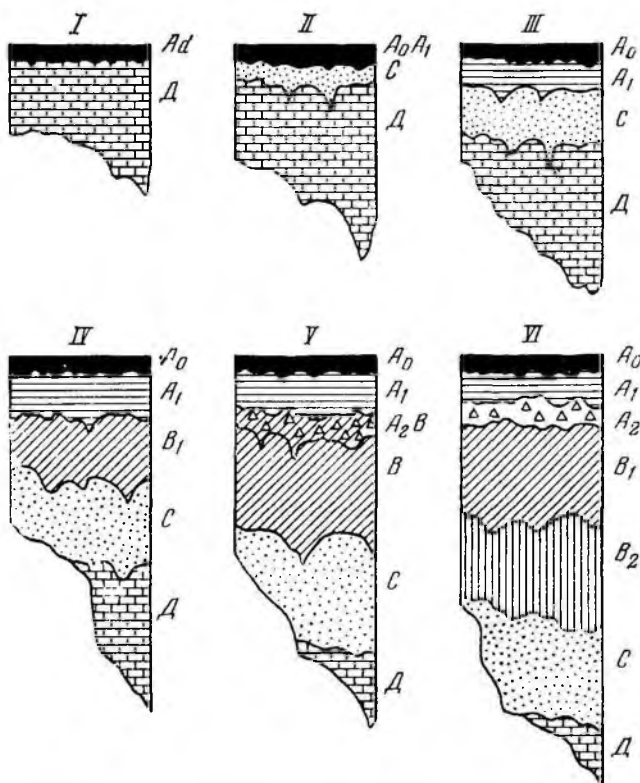


Рис. 79. Стадии развития почв на плотных осадочных породах (известняках).

Объяснения в тексте

Заселение породы начинается травянистой растительностью, причем образуется фрагментарная дерново-карбонатная почва (рис. 79, I). На второй стадии поселяются редкостоящие сосны и почва переходит в дерново-перегнойно-карбонатную маломощную (рис. 79, II). В дальнейшем под влиянием формирующихся сосняков-брусничников происходит переход почвы в типично-перегнойно-карбонатную, в той или иной степени (в зависимости от мощности мелкоземистой толщи) выщелоченную (рис. 79, III). Чем она мощнее, тем выщелоченность больше. При увеличении мощности до 60—70 см почва может эволюционировать в бурую выщелоченную или оподзоленную, что связано с внедрением в сосняк ели. Однако эта стадия имеет различную продолжительность, увеличивающуюся от таежно-лесной к лесостепной зоне (рис. 79, IV). И, наконец, на следующей стадии происходит переход в зональную почву — подзолистую или серую лесную (рис. 79, V). В последующем эволюция замедляется и идет в сторону

усиления выщелачивания или оподзоливания (рис. 79, VI). Но эти процессы регулируются эволюцией биоценозов, т. е. сменами растительности в отдельных ярусах или во всем биогеоценозе. Подобный ряд развития почв характерен для тех районов, где почвообразование происходит на карбонатных породах, особенно на известняковых (Силурийское плато и др.).

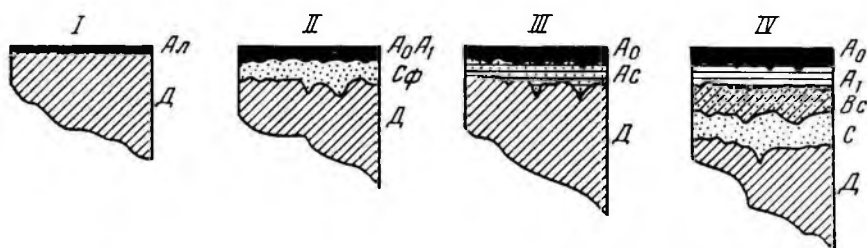


Рис. 80. Стадии развития почв на кристаллических породах (Северо-Западный Кавказ)

$A_л$ — лишайниковый; $C_ф$ — фрагментарный (скелетный). Объяснения в тексте

Второй ряд осуществляется на кристаллических породах (граниты, гнейсы и т. д.). Нам известен, в частности, ряд развития, начиная от плоской поверхности гранита и кончая сформировавшейся бурой лесной почвой под ельниками на Северо-Западном Кавказе. Он начинается с формирования покрова из накипных лишайников (рис. 80, I стадия). Эта первая стадия переходит во вторую — мохово-лишайниковая подушка с отдельными деревцами осины, березы, рябины и др. (рис. 80, II). При образовании в этом фрагментарном биогеоценозе почвы мощностью в 2—3—5 см и при разрушении породы в дресвянную массу, начинается внедрение ели (рис. 80, III). Формирование моховых ельников представляет собой длительную стадию, в течение которой происходит дальнейшее увеличение мощности почв, формирование почвенного профиля и постепенное усиление выщелачивания, часто приводящего к слабым степеням оподзоливания (рис. 80, IV).

Дальнейшее развитие почв остается невыясненным, но, несомненно, оно связано с эволюцией биогеоценозов в целом.

ДИНАМИКА ПОЧВ В ДЛИТЕЛЬНО СУЩЕСТВУЮЩИХ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Проследить динамику почв в длительно существующих и развивающихся лесных биогеоценозах задача, как отмечалось выше, чрезвычайно трудная, так как обычно нам неизвестна вся предыстория их формирования и развития. Кроме того, динамика почв определяется множеством факторов и установить среди них ведущий или главнейший также очень трудно. Поэтому мы ограничимся лишь кратким рассмотрением некоторых направлений динамики почв в лесных биогеоценозах.

При увеличении возраста биогеоценозов и одновременном слабом изменении состава древостоев изменяются и отдельные свойства почв, постепенно развивается и усложняется их профиль. Однако при этом, как правило, не происходит наложения или постепенного перехода почвы из одного типа в другой.

Изменения большей частью ограничиваются формированием новых подтипов, генетически взаимосвязанных и отражающих этапы возрастного развития биогеоценозов.

Можно привести два примера подобных изменений: один из лесной (таежной) зоны, другой — из лесостепной.

В лесной зоне при неизменности или при длительном существовании одного и того же промывного водного режима в подзолистых почвах усиливается оподзоливание и увеличивается мощность структурного (иллювиального) горизонта В. Так, дерново-подзолистые почвы сложных ельников могут перейти в грубогумусные подзолистые почвы зеленомошных ельников. Дальнейшее усиление степени оподзоленности и увеличение мощности горизонта В связаны с эволюцией ельников зеленомошной груп-

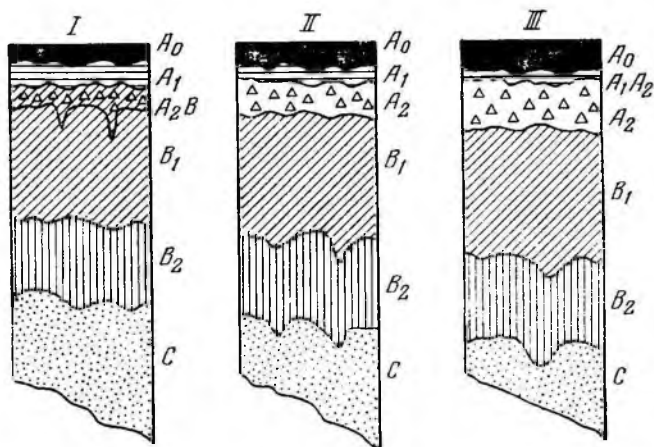


Рис. 81. Стадии развития почв в связи со сменой типов лесных биогеоценозов

I — дерново-подзолистая сложных ельников; *II* — подзолистая зеленомошных ельников; *III* — подзол зеленомошно-черничниковых ельников

пы в ельники зеленомошно-черничные¹. При этом характер изменения почв в схеме может быть следующим (рис. 81). В дальнейшем при понижении водонепроницаемости горизонта В может естественно повышаться увлажнение верхней толщ почвы, включающей горизонты A_0A_2 , с чем связывается усиление позиций черники и смена покрова из зеленых мхов на сфагновый. В этом случае подзол или сильноподзолистая почва может эволюционировать в глеево-подзолистую; увеличивается мощность подстилки, происходят ее оторфовывание и уменьшение мощности горизонтов A_2 и отчасти B_1 за счет их оглеения.

В лесостепной зоне темно-серые почвы, развитые на карбонатных суглинках, могут эволюционировать в двух направлениях. При нормальной дренированности почв и относительной постоянности водного режима в первую очередь снижается верхняя граница карбонатного горизонта, увеличивается мощность структурного горизонта В, уменьшается мощность горизонта А при одновременном повышении содержания гумуса. Иными словами, почвы от менее выщелоченных эволюционируют к более выщелоченным, вплоть до слабо оподзоленных, что видно из схемы развития профилей почв (рис. 82). При этом на II и III стадиях развития глубина залегания карбонатного горизонта меняется крайне медленно, вследствие постоянства глубины промывания почв и даже ее некоторого снижения, вследствие ухудшения фильтрации влаги через горизонт В. Дальнейшие

¹ При вырубке лесов и переходе лесных биогеоценозов в луговые или при окультуривании происходит переход в дерново-подзолистые почвы.

изменения происходят в верхней, преимущественно гумусовой толще почвы, они обусловлены динамикой состава биогеоценозов.

При усиленном дренаже и промывке почв тем же количеством осадков, что и в первом случае, развитие может идти по пути более интенсивного

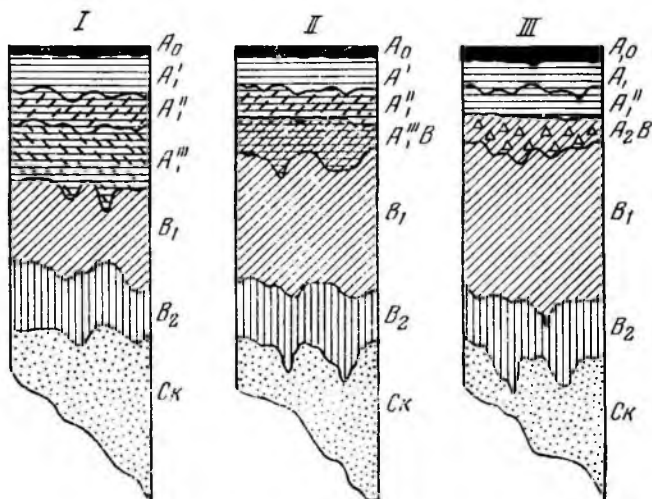


Рис. 82. Стадии развития темно-серых лесных почв в связи с эволюцией лесных биогеоценозов

I — дубрава осоковая; *II* — дубрава снытевая; *III* — дубрава березово-липовая

выщелачивания гумусовых веществ из верхней надкарбонатной толщи почвы и оподзоливания при неизменности глубины залегания карбонатного горизонта, поскольку дренированию подвержена надкарбонатная толща почв. При этом темно-серая почва может перейти в серую лесную оподзоленную почву, что сопровождается и изменением состава биоценоза — усиливаются позиции липы, березы и вяза за счет снижения участия дуба.

Подобная эволюция наблюдается на узких межовражных или балочных водоразделах и может быть иллюстрирована схемами профилей (рис. 83).

В таежной зоне довольно широко распространена эволюция почв, обуславливаемая изменением состава биогеоценозов под влиянием отдельных компонентов. Так, например, повышение увлажнения может определяться не только изменением свойств почв, но и изреживанием древостоев различными естественными путями. Оно может протекать и при дополнительном притоке влаги с близлежащих площадей, занятых другими биогеоценозами, в том числе и не лесными.

В таких случаях эволюция идет по пути наложения глеевого процесса на основной подзолистый с формированием подзолисто-глеевых почв, в различной степени оглеенных и оподзоленных.

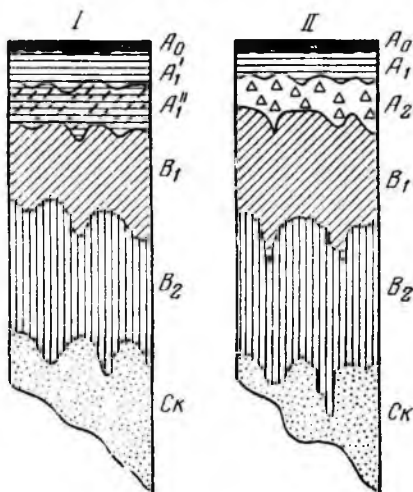


Рис. 83. Переход темно-серой лесной почвы (*I*) в серую лесную оподзоленную (*II*) при усилении естественного дренажа

Она обычно сопровождается сменой фитоценозов и в конечном счете формированием новых типов лесных биогеоценозов. Это направление эволюции может быть иллюстрировано (рис. 84) переходом дерново-слабоподзолистой почвы (I) ельника травяно-папоротникового в средне- или сильно-подзолистую почву (II) ельника-черничника и сильноподзолисто-глеевую (III) чернично-сфагнового ельника. Однако для ответа на вопрос о том,

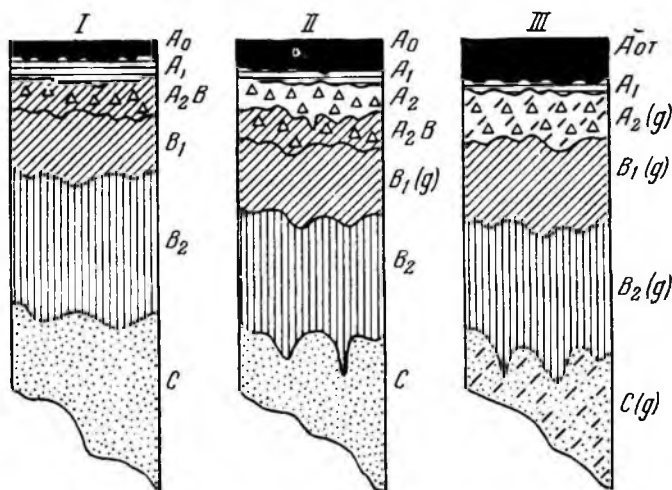


Рис. 84. Стадии перехода дерново-подзолистой почвы в сильно-подзолистую глеевую при изменении поверхностного увлажнения и смены ельников. Пояснения в тексте

как быстро происходит переход одной стадии в другую, сколько-нибудь достоверными данными мы не располагаем.

При относительной постоянности древесного и при изменении кустарникового и травянистого ярусов динамика почв имеет свои специфические черты, что весьма часто не учитывается лесоводственной практикой.

Существует взгляд, что в лесных биогеоценозах главная и даже единственная роль в динамике почв принадлежит древостоям. Однако это убеждение основано в значительной степени на визуальной оценке возможного мощного воздействия древостоев на почвы, а не на фактических показателях.

Именно такой взгляд на древостой породил многие возражения против типологических направлений, использующих для разделения лесов на типы признаки не только древостоя, но и сопутствующей растительности. Эти возражения вытекают из малого знания закономерностей развития биогеоценозов, и особенно их почв. Имеющиеся данные (правда, немногочисленные) о развитии почв во взаимосвязанных рядах биогеоценозов свидетельствуют о том, что весьма часто не только древостой, но и растительность напочвенного и кустарникового ярусов существенно влияют на изменение свойств почв, а в конечном счете и на их развитие. Так, Н. П. Ремезов (1952) придавал моховой растительности большее значение в усилении подзолообразования, чем еловому опадку. Ослабление оподзоливания, наоборот, связывается с внедрением кустарников и травянистой растительности и т. д. По нашим данным (Зонн, 1960), при одном и том же древесном пологе, но при изменении состава напочвенного и кустарникового ярусов происходит закономерное и сопряженное изменение состава гумусовых веществ и обменных катионов (табл. 144). Эти изменения настолько существенны под высокогорными ельниками и букняками, что нельзя пренебрегать ими как показателями развития почв. Во всех типах усиление роли травяной и кустарниковой растительности снижает кислотность

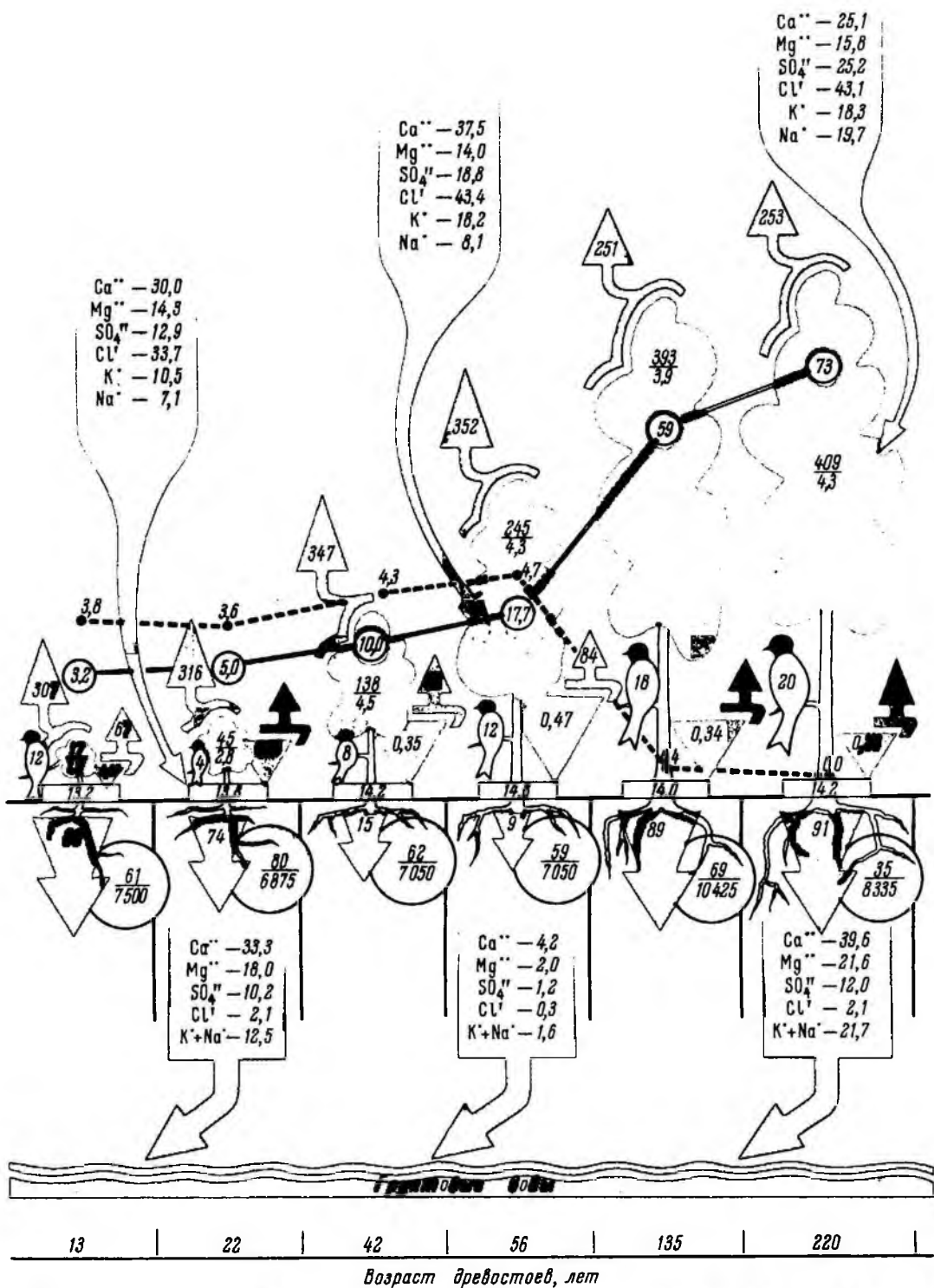


Рис. 85. Некоторые из важнейших биогеоценотических индексов осокново-снытьевой дубравы лесостепи и их изменения в связи с возрастом древостоев (по данным Н. В. Дылиса)

1 — в числителе запас органического вещества в древесине стволов и ветвей в аменателе запас органического вещества в листьях (в т/га сухой вес); 2 — запас органического вещества в травяном покрове (в т/га сухой вес); 3 — запас подстилок (в т/га сухой вес); 4 — число пар гнездящихся птиц на 1 га; 5 — в числителе количество дождевых червей (в экз. на 1 м²), в аменателе количество микроорганизмов (в тыс. экз. на 1 г почвы); 6 — транспирация воды древостоем (в мм в год); 7 — испарение с травяного покрова (в мм в год); 8 — циркуляция воды в глубину грунта (в мм в год); 9 — вынос минеральных веществ с осадками за вегетационный период (в кг/га); 10 — вынос минеральных веществ с грунтовыми водами (в кг/га); 11 — текущий прирост древесины (в т/га, сухой вес); 12 — освещенность между кронами (в % от открытого места).

Изменение состава гумуса и содержания обменных катионов в почвах под влиянием растительности напочвенного и кустарникового ярусов (горизонт А)

Тип лесного биогеоценоза	Общий С	Углерод, % от углерода, принятого за 100					Содержание обменных катионов, мг-%					Степень насыщенности, %
		воскомолы	растворимый в 1,0 г Na ₂ SO ₄	гуминовые кислоты	фульвокислоты	негидролиземый остаток	С _г : С _ф	Ca	Mg	H	Сумма	
<i>Ельники на темноцветных почвах (Болгария)</i>												
Злаковый	8,41	0,8	1,9	22,7	28,3	45,1	0,80	—	—	—	—	—
Зеленомошно-черничный	5,69	6,5	1,4	20,2	29,2	41,3	0,63	2,1	0,4	14,2	16,8	85
Черничный	8,67	8,5	1,8	17,9	28,5	41,5	0,63	2,0	0,6	20,2	22,3	89
Можжевельный	6,44	1,0	2,8	18,8	35,8	40,6	0,53	0,6	1,0	6,4	8,0	80
<i>Ельники высокогорные на бурых лесных почвах (Восточный Тибет)</i>												
Мохово-бамбуковый	5,89	3,7	1,2	41,0	15,4	33,5	2,64	10,7	4,7	9,2	24,6	35
Травянистый	12,81	4,4	1,6	22,5	25,4	44,9	0,88	11,0	3,6	3,6	18,2	19
Мохово-сфагновый	4,40	8,0	1,4	10,4	38,0	37,0	0,28	2,7	1,2	13,8	17,7	77
<i>Букняки на бурых лесных почвах (Болгария)</i>												
Мертвопокровный	2,30	5,2	2,2	13,0	35,5	46,1	0,39	4,7	1,8	4,5	11,0	40
Папоротниковый	2,98	4,0	2,7	18,5	34,2	40,6	0,54	8,9	1,1	Нет	10,0	—
Лавровишневый	2,25	2,7	2,2	20,4	32,0	42,7	0,63	7,4	1,7	»	9,1	—

и повышает содержание гуминовых кислот, наиболее прочно связанных с минеральной частью. Поэтому при изучении динамики почв как компонентов лесных биогеоценозов необходим учет изменений в растительности напочвенного и кустарникового ярусов.

Эволюция почв в нелесных биогеоценозах, но под влиянием лесных фитоценозов была обстоятельно описана Т. И. Поповым (1914). Он одним из первых показал, как на определенной стадии рассоления солонцов на водораздельных понижениях поселяется осина и насколько она преобразует солонцы в осолодело-оподзоленные почвы. Затем, со сменой осины на березу, ильм и, наконец, на дуб, формируются зональные серые и темно-серые лесные почвы.

Аналогичная эволюция солонцовых почв была описана нами (Зонн, 1947) на древних террасах р. Хопер. Здесь отмечены следующие стадии: осолодение, оподзоливание и формирование темно-серых остаточного-оподзоленных почв. Интересно и обстоятельно охарактеризовал переход серых лесных почв в выщелоченные черноземы, а равно и обратный переход И. В. Тюрин (1930). Наконец, искусственное создание лесных полос на различных почвах (от выщелоченных черноземов и до каштановых), широко осуществленное в течение последних 90—100 лет, также представляет собой яркий пример эволюции почв степных биогеоценозов под влиянием лесной растительности в своеобразные по происхождению и эволюции почвы лесных биогеоценозов.

Вопреки ранее существовавшим взглядам, здесь не формируются почвы, свойственные естественным лесным биогеоценозам (в смысле их оподзо-

ливания), а наблюдаются ослабленное выщелачивание карбонатов, некоторое уменьшение мощности гумусовых горизонтов, увеличение содержания гумуса и особенно улучшение структурности и физические свойства корневитаемой толщи почв. Эволюция, следовательно, направлена на образование своеобразных черноземно-лесных, каштаново-лесных и подобных им почв. Трудно предугадать, в каком направлении пойдет их дальнейшее развитие, но, учитывая особенности круговорота веществ и энергии, вряд ли можно предположить, что она сможет привести к оподзоливанию.

Приведенные примеры наглядно показывают, насколько многообразными и разнообразными могут быть пути развития почв в лесных биогеоценозах и насколько важно изучать их в целях научного обоснования мероприятий по преобразованию лесов и повышению их производительности, а равно и для понижения преобразующей роли всей биогеоценотической оболочки нашей страны.

Следует добавить, что все большее значение в эволюции почв приобретают факторы антропогенного порядка: необратимое уничтожение лесных биогеоценозов, искусственное их возобновление, антропогенные пожары и т. д. Однако этот аспект эволюции почв изучен слабо, тем более, что очень часто отдельные кратковременные стадии такой эволюции не оставляют следов в почвах.

Вопросы эволюции почв под влиянием антропогенных факторов требуют самостоятельного изучения и рассмотрения.

ОБЩАЯ ОЦЕНКА РОЛИ ПОЧВЫ В ЛЕСНОМ БИОГЕОЦЕНОЗЕ

Итак, почва лесных биогеоценозов не только служит субстратом — местом жизни растений и животных, но и составляет весьма активный биогеоценотический компонент. Эта активность определяется прежде всего тем, что произрастание и формирование «урожая» лесной растительности в значительной мере зависит от свойств почв, определяемых взаимодействиями, устанавливающимися между высшей растительностью, подстилками, почвами, а также животными и микроорганизмами, живущими в них. Если растительность обеспечивает ежегодное поступление на поверхность почв огромного количества мертвого органического вещества — потенциального источника тепловой энергии, зольных веществ и органических соединений различного качества, — то превращение его в активно действующее вещество и в другие виды энергии осуществляется животными и микроорганизмами.

Поэтому роль почв в лесных биогеоценозах не может оцениваться только по их свойствам и по содержанию питательных веществ, как это широко применяется в отношении почв, используемых в сельском хозяйстве. Лесные почвы могут потенциально обладать достаточно благоприятными свойствами и должными запасами питательных веществ и тем не менее не обеспечивать растений условиями, необходимыми для формирования «урожая» лесов. Это может определяться различными причинами, в том числе слабой деятельностью животных организмов и микроорганизмов, не успевающих перерабатывать продукты жизнедеятельности растений, а эти продукты начинают отрицательно влиять на почвы, изменяя их в нежелательную сторону.

Все эти процессы в той или иной степени выражены в почвах и лесных биогеоценозов. Однако в них они ежегодно естественным путем прерываются (однолетние фитоценозы) и могут быть, кроме того, относительно быстро и направленно изменены вмешательством человека. Почвы лесных биогеоценозов испытывают на себе вековое и даже более длительное воздействие лесной растительности и поэтому приобретают осо-

бые, свойственные только им, направленность и выраженность процессов взаимодействия.

Таким образом, лесные почвы отражают в себе, в своих свойствах многогранные процессы, происходящие в лесных биогеоценозах на протяжении не только одного, но и многих поколений лесов, и сопровождаемые сменами типов биогеоценозов, их образующих. Эти смены происходят не только в результате естественного развития лесной растительности, но и под влиянием стихийных явлений (пожары и др.), а также и при вмешательстве человека (рубки, выжигание и т. д.). Остаточные свойства этих последних находятся в почвах в «законсервированном» состоянии. Выявление их, установление по ним основных этапов развития и смены различных процессов представляет одну из еще не раскрытых страниц биогеоценологического познания почв. Подобные исследования могут открыть важные особенности сложных и многообразных по своей природе путей эволюции почв в связи со сменами лесной растительности.

Не менее важно установить значение отдельных компонентов в формировании плодородия лесных почв. Плодородие не представляет собой непосредственную функцию минерального состава почв. Последний — только одно из слагаемых плодородия, приводимое в действие деятельностью живых организмов, направленной на превращение минеральных веществ в органо-минеральные и зольные.

Таким образом, плодородие лесных почв есть функция сложных биогеоценологических процессов, и его познание неразрывно связано с познанием истории формирования и развития биоценозов. Почва, следовательно, выступает не только как фактор, определяющий состав и строение биоценозов, но в еще большей степени как природное образование, отражающее в своих свойствах, в своем плодородии главнейшие этапы изменения жизнедеятельности живых организмов.

Такое значение почв особенно ярко проявляется в устанавливаемых типах круговорота веществ и энергии. В них почве также принадлежит ведущее значение. С ней связаны все особенности потребления, возврата и выноса тех или иных соединений и веществ, характерных для каждого типа круговорота вещества и энергии.

Из сказанного следует, что почва отнюдь не стабильный и не пассивный компонент лесных биогеоценозов. Она не только непрерывно изменяется под воздействием других компонентов биогеоценозов, но и сама активно влияет на них.

Такое положение почвы и придает ей особую значимость в жизни биогеоценозов, в их формировании. Почва является источником различных синтетических ростовых веществ, вырабатываемых почвенными микроорганизмами и представляющих продукты метаболического характера. Они образуются и накапливаются в почвах в результате различного по направленности круговорота веществ и энергии. При этом наиболее важное значение приобретает круговорот органического вещества как источника различных углеродсодержащих соединений, непрерывно взаимодействующих с минеральной частью почв при участии животных и особенно микроорганизмов.

Как видно, биогеоценологическое представление о процессах, происходящих в лесных почвах, не ограничивается формальным познанием отдельных свойств их, оно требует изучения тех процессов, в результате которых почвы обогащаются продуктами метаболизма. Эти последние различно влияют на лесную растительность и играют немаловажную роль в воспроизводстве ею органической массы.

Выше уже отмечалось, что почвы лесных биогеоценозов, хотя и имеют черты сходства с почвами биогеоценозов других растительных формаций — степей, пустынь и болот, — но между ними еще больше различий, определяемых характером взаимодействия почв с другими компонентами

биогеоценозов, прежде всего различиями в строении и мощности биогеоценозов.

Почвы лесных биогеоценозов формируются в условиях трансформированной растительностью атмосферы, приобретающей черты фитоатмосферы. Во всех остальных формациях биогеоценозов подобные отличия выражены в крайне слабой степени, и формирование почв в большой степени связано с общими атмосферными условиями, что определяет иной их водный, тепловой, солевой и другие режимы. Специфика заключается и в том, что для почв лесных биогеоценозов, как правило, характерно такое сочетание процессов превращения органического опада, в которых первенствующую роль приобретает разложение, регулируемое не только лесным пологом, но и почвенными животными и микроорганизмами. В почвах степных, и особенно пустынных, биогеоценозов преобладает минерализация органических остатков, что исключает накопление их на поверхности в виде подстилок. В почвах болотных биогеоценозов, наоборот, преобладает накопление органической массы вследствие ослабления процессов разложения.

В результате такого изменения характера поступления в почвы органического вещества существенно преобразуются и типы круговорота веществ и энергии.

В почвах степных и полупустынных биогеоценозов усиливается обмен зольных веществ, а в болотных — обмен органических соединений кислого характера. Уничтожение лесов, как правило, приводит к изменению характера круговорота веществ и энергии: в таежной зоне усиливаются болотные, а в лесостепной и южнее расположенных зонах — минерализационные элементы в круговороте веществ и энергии.

Таковы главнейшие различия в условиях, определяющих формирование почв в биогеоценозах различных типов биосферы.

Они показывают, что в лесных биогеоценозах почвенные процессы и плодородие почв в наибольшей степени взаимосвязаны с взаимодействием всех компонентов. Во всех остальных эти взаимодействия в той или иной степени ослабляются за счет усиления одних и ослабления других. В болотных ослабляется деятельность микроорганизмов и усиливается действие воды, а в степных и пустынных, наоборот, ослабляется увлажнение и усиливается действие лучистой энергии, под влиянием которой периодически затухает «работа» животных, микроорганизмов и даже растений. Все это находит то или иное выражение в почвах, определяя различия их свойств, особенности формирования и плодородия.

Вместе с тем нарушение биотопотических взаимодействий, определяемых и регулируемых растительностью, существенно сказывается на почвах лесных биогеоценозов, поскольку то или иное нарушение лесного покрова требует длительного времени на его восстановление. Длительность взаимодействий вырабатывает настолько взаимообусловленные, глубокие, сложные и специфические взаимозависимости, что существенно и отличает их от почв биогеоценозов других типов биосферы.

Из этого вытекает значимость познания почв не только для развития лесной биогеоценологии, но и для разрешения практических задач, стоящих перед лесоводством и лесным хозяйством.

Они могут быть сформулированы следующим образом.

1. Почвы, отражая в своих свойствах особенности и типы круговорота веществ и энергии, представляют один из объективных критериев установления типов лесных биогеоценозов и базу для их пространственного ограничения.

2. Особое значение приобретает типизация почв по различиям в круговороте веществ и энергии. Подобный подход открывает пути к более обоснованному познанию процессов и явлений, определяющих развитие

лесных биогеоценозов и производство ими органической массы различного качества и количества.

3. Наиболее полное отражение в почвах типов и специфики круговорота веществ и энергии в лесных биогеоценозах позволяет глубже познавать такие важные лесоводственные проблемы, как смена пород, восстановление лесов, создание лесных насаждений на почвах с иным круговоротом веществ и энергии (степи, пустыни, болота), применение различных лесокультурных мероприятий, подбор пород и пр.

4. Намечающиеся возможности познания природы лесов в целях управления ими требуют коренного пересмотра сложившихся представлений о роли отдельных природных компонентов в их жизни. Это прежде всего касается почв. Их изучение, в отличие от существующего отношения к ним, когда в лесоводстве обращаются к их изучению только в крайних случаях и с целью выявления отдельных свойств, причем методами, часто не отвечающими уровню современных знаний, должно быть систематическим и обязательным. Оно должно исходить из представлений об исключительно важной роли почв среди других компонентов лесных биогеоценозов.

5. Изучение почв должно быть прежде всего направлено на установление и типизацию признаков и свойств, определяемых различиями в круговороте веществ и энергии, и роли самих почв в этих последних. Без знания подобных процессов и свойств, порождаемых ими в почвах, невозможно подойти к управлению биогеоценозическими процессами, а следовательно, и к рациональному освоению лесных ресурсов.

6. Исследования должны быть направлены не столько на изучение отдельных свойств почв и зависимостей от них формирования древостоев в различных типах биогеоценозов, а в первую очередь на систематическое изучение в лесных биогеоценозах: 1) элементов и типов круговорота веществ; 2) энергетики круговорота веществ; 3) динамики почвенных процессов; 4) взаимовлияний отдельных биогеоценозов.

Изучение всех этих вопросов должно вестись с использованием всех новейших методов, в том числе изотопного, дающего наибольшую возможность проникнуть в тайны природных процессов и вскрыть интимные стороны взаимодействий почв с растениями и животными.

ДИНАМИКА ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ¹ПОНЯТИЕ О СУКЦЕССИЯХ И О РАЗВИТИИ
БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКОГО ПОКРОВА ЗЕМЛИ

Лесной биогеоценоз, как мы видели, представляет собой сложное единство; все слагающие его компоненты взаимно влияют друг на друга, а тем самым находятся в известной взаимной обусловленности. Эти взаимовлияния, непрерывно действуя, меняют в той или иной мере каждый компонент, изменяют так или иначе их свойства, а следовательно, меняются и взаимодействия компонентов биогеоценоза. Уже это одно приводит к тому, что каждый лесной биогеоценоз даже на короткий срок не остается совершенно постоянным, неизменным. Он в той или иной степени всегда изменяется, но эти изменения бывают то столь быстрые, что мы их легко констатируем, то столь медленные, что мы их не замечаем.

Надо также принять во внимание, что среда существования, окружающая каждый в отдельности лесной биогеоценоз, будет ли она лесная или не лесная, также все время меняется. Эти изменения среды, в свою очередь, воздействуют на все компоненты данного лесного биогеоценоза, а следовательно, и на их взаимоотношения, т. е. меняют в большей или меньшей степени биогеоценоз в целом.

С. И. Коржинский еще в 1891 г. писал, что современное состояние растительности какой-либо страны есть лишь одна из стадий непрерывных изменений ее растительного покрова, результат минувших условий, зачатка будущих; это его положение, в силу выше сказанного, целиком применимо и к биогеоценозу в целом.

Материалистическая диалектика, однако, учит, что не всякое изменение предмета или явления есть его развитие. В. И. Ленин по этому поводу писал: «Условие познания всех процессов мира в их „самодвижении“, в их спонтаннейшем развитии, в их живой жизни, есть познание их, как единства противоположностей. Развитие есть „борьба“ противоположностей. Две основные (или две возможные? или две в истории наблюдающиеся?) концепции развития (эволюции) суть: развитие как уменьшение и увеличение, как повторение, и развитие как единство противоположностей (раздвоение единого на взаимоисключающие противоположности и взаимоотношение между ними).

При первой концепции движения остается в тени *само* движение, его *двигательная* сила, его источник, его мотив (или сей источник пе-

¹ О динамике отдельных компонентов лесных биогеоценозов отчасти говорилось уже в предыдущих главах. В этой главе главное внимание уделено общим закономерностям динамики лесных биогеоценозов, а также некоторым вопросам динамики биогеоценозов вообще

реносится *во вне* — бог, субъект etc.). При второй концепции главное внимание устремляется именно на познание *источника* „само“движения.

Первая концепция мертва, бледна, суха. Вторая — жизненна. *Только* вторая дает ключ к „самодвижению“ всего сущего; только она дает ключ к „скачкам“, к „перерыву постепенности“, к „превращению в противоположность“, к уничтожению старого и возникновению нового¹.

Таким образом, развитием какого-либо предмета или явления природы мы можем называть их изменения только тогда, когда они есть следствие противоречивых процессов, протекающих внутри самого этого явления. Биогеоценоз, хотя и представляет собой открытую систему, но в то же время все компоненты его в совокупности составляют некоторое целостное диалектическое единство, характеризующееся внутренними противоречивыми взаимодействиями, которые никогда не приводят к состоянию равновесия внутри этого единства (системы). Напротив, эти внутренние противоречия являются силой, определяющей его непрерывное движение, которое именно и есть его развитие. Если же изменение биогеоценоза происходит в результате воздействия па него каких-либо сил извне, из его окружения, из среды его существования или же от более отдаленно расположенных предметов и явлений, то такое изменение, следуя принципам материалистической диалектики, нельзя называть его развитием. Изменения биогеоценозов под влиянием таких сил являются обычно нарушениями в той или иной мере их нормального развития. Однако они так же, как и процессы развития, подчиняются определенным закономерностям, которые мы ниже и рассмотрим. Знание их совершенно необходимо.

Не всегда нормальный процесс развития лесного биогеоценозического покрова приводит к повышению его хозяйственной ценности, его продуктивности. Зная же закономерности этого развития, мы часто можем направить его по пути, который приведет к биогеоценозу более производительному или вообще более ценному для лесного хозяйства.

Прежде чем говорить о различных формах динамики лесных биогеоценозов, надо учесть еще следующее.

Как только появляется обнаженная земная поверхность и начинает заселяться организмами, между ними и косной природой возникают взаимодействия. Косная природа (воздух, вода, горная порода) является для организмов средой и в то же время в известной своей части необходимым условием существования. По мере увеличения плотности населения организмов на данной территории начинается и процесс взаимодействия организмов между собой, интенсивность которого все усиливается, соответственно дальнейшему возрастанию плотности населения. Все эти взаимодействия сопровождаются, как мы знаем, процессом обмена веществом и энергией как организмов со средой, так и организмов между собой. Конечно, и до появления живых существ шел процесс взаимодействия находящихся на этой территории элементов мертвой природы, процесс, который состоял также в обмене веществом и энергией между ними на данном участке поверхности Земли, но теперь он приобретает гораздо большую сложность и обычно большую интенсивность, становится качественно другим. Этот новый специфический тип обмена веществом и энергией, характерный для биогеоценоза, можно назвать биогеоценозическим процессом². Процесс этот продолжается непрерывно до тех пор, пока на данной территории существуют организмы.

¹ В. И. Ленин. Сочинения, т. 38, стр. 358.

² Иногда в близком смысле употребляют выражение «физико-географический процесс». Однако с этим термином лучше связывать совокупность процессов, происходящих на земной поверхности лишь в косной природе, без участия организмов.

Одно из важнейших свойств биогеоэцотического процесса состоит в том, что взаимодействие компонентов биогеоэценоза приводит к перемещению вещества (а вместе с ним неотделимой от него энергии) как внутри биогеоэценоза, так и за пределы его, что вызывает, как было сказано выше, изменение самих компонентов, а вместе с тем и изменение самого биогеоэцотического процесса. Энергия, будучи неиссякаема, пока существуют организмы, является источником постоянного движения, который определяет то, что и движение биогеоэцотического покрова никогда не прекращается. Биогеоэцотический процесс охватывает не только взаимодействия и обмен веществом и энергией между компонентами биогеоэценоза, но и взаимодействия и обмен веществом и энергией биогеоэценозов с их окружением, со средой их существования, с другими биогеоэценозами — как непосредственно его окружающими, так и более удаленными. Это взаимодействие распространяется и на такие пространства, где уже нет живых организмов, где существует только косная природа. Так как процесс взаимодействия биогеоэценоза со средой выражается, в частности, в непрерывной отдаче в пространство энергии, то он носит как бы энтропический характер. Но одновременно в биогеоэценоз непрерывно поступают и новые вещество и энергия. В этом поступлении энергии основное значение имеет солнечная радиация. За ее счет в конце концов и идет весь биогеоэцотический процесс; только часть этой энергии биогеоэценоз получает непосредственно от солнечной радиации, а другую часть через проникающие в данный биогеоэценоз компоненты других соседних или удаленных биогеоэценозов, которые в свое время и в своем месте получали энергию от солнца. А так как формы и темпы этого разностороннего обмена веществом и энергией зависят от особенностей компонентов биогеоэценоза, от особенностей живых организмов, а также от воздуха, воды и горных пород (минеральных веществ), от их пространственных сочетаний и распределения, т. е. от структуры биогеоэценоза и его окружения, то в каждом биогеоэценозе биогеоэцотический процесс протекает по-своему, носит специфический характер. Биогеоэценозы, близкие по составу и структуре, что обычно отвечает и сходству их окружения, имеют и сходные биогеоэцотические процессы. Иными словами, можно сказать, что каждому типу биогеоэценозов соответствует и свой тип биогеоэцотического процесса, а так как на земном шаре типы биогеоэценозов очень разнообразны, то очень разнообразны и типы биогеоэцотических процессов.

Как сказано выше, биогеоэцотический процесс приводит все время к изменению компонентов биогеоэценоза, вызывающему противоречивый характер взаимоотношений между ними, состоящий в том, что каждое воздействие одного компонента на другой нарушает устанавливающийся тип взаимоотношений компонентов и создает новый тип взаимоотношений. Таким образом, все время идет разрушение одних взаимоотношений и создание других, что в конечном счете выливается в непрерывную перестройку биогеоэценозов, в разрушение одних и в создание новых. Этот внутренне противоречивый биогеоэцотический процесс и выражает собой, как сказано выше, процесс непрерывного развития биогеоэцотического покрова Земли. Чтобы иметь возможность управлять им, мы должны изучать его во всех формах его проявления и выяснять механизмы изменений компонентов биогеоэценозов, происходящих при этом.

Если иметь в виду только лесной покров Земли, то (как можно видеть из предыдущих глав), хотя уже и много было сделано для познания компонентов лесных биогеоэценозов и их взаимоотношений, все же предстоит еще очень большая работа. Поэтому мы пока еще не можем дать глубоко обоснованную систему типов развития лесного покрова Земли и показать все последовательные этапы изменения биогеоэценозов и движущие силы их. Эта работа затрудняется еще тем, что познание компонентов лесных биогеоэценозов и их взаимоотношений требует привлечения очень разно-

образного круга наук, изучающих природу, и их новейших достижений, а при современных быстрых темпах развития наук, их большой дифференциации и специализации это дело очень сложное. Поэтому мы далее наметим лишь основные вехи на путях развития лесного покрова и выясним главнейшие задачи, стоящие перед нами в разработке этой основной, имеющей большое теоретическое и практическое значение, проблемы.

Как самые первоначальные этапы развития биогеоценологического покрова, так и пути и темпы дальнейших смен биогеоценозов зависят (если не считать пока влияния человека) от факторов двух категорий: от свойств самих компонентов биогеоценозов и от природы окружения биогеоценозов.

Независимо от различного влияния этих факторов можно наметить следующие общие черты биогеоценологического процесса. Начинаясь на земной поверхности при первых признаках заселения ее микроорганизмами, высшими растениями и животными, он уже на начальном своем этапе определяется в значительной степени особенностями процесса формирования биоценоза (главным образом, фитоценоза), связанного со все большим и большим заселением территории организмами, с процессом, получившим в фитоценологии наименование *сингенеза*. Данный термин можно применить и к формированию биогеоценоза в целом, и на этом этапе биогеоценологического процесса можно говорить о сингенетических сукцессиях биогеоценозов. В этом случае смены фитоценозов и зооценозов определяются в основном составом вселяющихся растений и животных, их размножением и расселением по субстрату и сживанием между собой, связанным с двумя взаимнопротивоположными процессами: 1) с межвидовой борьбой за существование между организмами и 2) с благоприятным влиянием друг на друга при их совместном существовании, или, как условно говорят, со взаимопомощью. Хотя эти два процесса всегда присутствуют в биоценозе, но обычно превалирует борьба за существование. В это же время, само собой разумеется, идут своим чередом и взаимодействия компонентов косной природы между собой, т. е. воздуха, горной породы и воды. Эти взаимодействия приводят к выветриванию горной породы. На этом этапе биогеоценологического процесса изменение ее свойств поселяющимися организмами еще не столь велико, чтобы играть существенную роль в изменении биогеоценологического процесса и в такой степени изменять биогеоценоз, чтобы можно было говорить о смене биогеоценозов.

Когда только на поверхности горной породы начинают появляться первые организмы, уже возникает биогеоценоз, хотя и в примитивной форме. В нем обычно сперва участвуют бактерии, водоросли, лишайники, мхи, простейшие животные и некоторые немногие пионеры из высших растений и высших животных. Вскоре появляются либо травянистые, более или менее сплошные сообщества с соответствующей фауной, либо, что реже, древесная и кустарниковая растительность, т. е. формируется лесной биогеоценоз со своей особой фауной и своим миром микроорганизмов. Уже на самых первых этапах развития биогеоценозов компоненты косной природы (горная порода, вода и атмосфера) подвергаются изменениям, вызываемым животными организмами и продуктами их отмирания. В результате их взаимодействий начинает формироваться новое природное образование, почва, названная В. И. Вернадским биокосным веществом, со своими специфическими чертами. Начинается почвообразовательный процесс, и появляется новый компонент биогеоценоза, принимающий участие во взаимодействии компонентов между собой. Процесс почвообразования начинается с момента начала биогеоценологического процесса. Выше, в главе о почве как компоненте биогеоценозов, начальные стадии почвообразовательного процесса были уже рассмотрены.

Дальнейшее развитие биогеоценологического процесса влечет за собой и дальнейшее развитие почвенного процесса. Эти два процесса идут далее

параллельно, и хотя почва есть продукт биогеоценологического процесса, она в то же время и сама в нем участвует, взаимодействуя с другими компонентами биогеоценоза.

С. Д. Муравейский, рассматривая биогеоценоз как один из природных географических комплексов, которые могут быть разного объема, коротко, но правильно так характеризует этот общий сложный процесс: «Поверхность Земли... является ареной, на которой протекает развитие трех основных природных процессов, определяющих возможность существования географических комплексов вообще: процесс выветривания, процесс развития органического мира и процесс почвообразования. Все эти процессы развиваются самодвижением (спонтанно) на основе закономерностей, присущих им» (1948, стр. 98). Становление географических комплексов связано с последовательным развитием этих трех процессов, приводящих к созданию единого целого, внутри которого появляются новые закономерные связи явлений, более широкие, чем связи явлений в указанных трех процессах. Они и определяют дальнейшее развитие этого целого.

Место почвообразовательного процесса в биогеоценологическом процессе очень своеобразно и отличается от роли и места, занимаемого развитием других компонентов биогеоценозов.

Хотя каждый из компонентов лесного биогеоценоза изменяется в процессе своего развития и тем самым изменяет весь биогеоценоз, но роль в этом процессе различных компонентов далеко не равноценна. Атмосфера, изменяясь в процессе своего развития как общего планетарного явления, будет изменяться и в пределах данного лесного биогеоценоза как его компонент. Изменение солнечной инсоляции, происходящее от общих космических причин и влекущее усиление или ослабление ее, будет отражаться и на том количестве солнечной энергии, которое будет получать растение. Общие планетарные причины, изменяющие влажность, движение воздуха и его состав, будут изменять свойства воздуха и внутри лесного биогеоценоза. Изменения морфологии всей поверхности Земли и отдельных территорий ее в силу тектонических явлений и других геологических процессов, вызывая микроклиматические изменения и изменения водного режима субстрата, в то же время и изменяют эти компоненты и в пределах данного лесного биогеоценоза. Наконец, общие эволюционные изменения органического мира, развитие таксономических единиц его и связанное с этим изменение их экологических свойств, а также их расселение по новым территориям и вообще изменения их географического и топографического распределения отражаются на органическом мире данного биогеоценоза.

Во всех этих случаях изменение компонентов в лесном биогеоценозе вызывает динамику его в целом и влечет за собой изменение в той или иной мере всего лесного биогеоценоза. Можно сказать, что в данных случаях лесной биогеоценоз меняется под влиянием тех изменений, которые претерпевает то или другое природное единство, участвующее своей частью в образовании лесного биогеоценоза на правах его компонента.

Принципиально по-другому проявляется роль почвы как компонента лесного и всякого другого биогеоценоза в изменении всего биогеоценоза в целом. Любая почва, как мы видели, в той или иной мере есть продукт взаимодействия всех других компонентов биогеоценоза между собой, главным же образом взаимодействия их с горной породой на данном участке земной поверхности. Эволюция почвы биогеоценоза не есть отражение общего саморазвития почвенного покрова как определенной земной оболочки, развивающейся в целом по своим законам, а является результатом взаимодействия других развивающихся компонентов биогеоценоза. Важно отметить, что почва, образовавшись в каждом биогеоценозе и приобретая свои особые качества, далее развивается по своим специфическим закономерностям. Однако эти закономерности имеют характер не глобальный,

а местный; они тесно связаны с закономерностями развития всего биогеоценоза, в сущности являясь частью их. Этим определяется и роль почвы в динамике лесных биогеоценозов. В то время как изменения биогеоценоза в целом под влиянием изменений других компонентов, отражающих общие изменения климата, движения земной поверхности и общего расселения живых организмов и их эволюционного развития, должны быть отнесены к экзогенным сукцессиям, смена биогеоценозов вследствие того, что меняется органический мир в связи с изменением почвы и ее физико-химических свойств, обусловленного всем биогеоценозическим процессом, должна быть отнесена к (эндогенным) эндодинамическим сукцессиям.

Есть много принципиально общего между развитием почвы и развитием всего биогеоценоза и в то же время отличного от развития других компонентов биогеоценозов. Как биогеоценоз не является простой суммой компонентов биогеоценоза, а представляет собой качественно новое явление природы, развивающееся уже по своим новым закономерностям, так и почва развивается по своим собственным закономерностям. Однако эти закономерности свойственны только данной конкретной почве, порожденной совокупностью других компонентов данного биогеоценоза, если не считать самых общих закономерностей, вроде того, что развитие всякой почвы есть следствие развития всех других взаимодействующих между собой компонентов. Почвообразовательный, или, точнее сказать, почвоэволюционный, процесс (обычно в лесном биогеоценозе уже имеется почва, как уже сформировавшееся особое биокосное образование) совершенно не отделим от общего биогеоценозического процесса, составляя, в сущности, его неотъемлемую часть.

Сходную роль в лесном биогеоценозическом процессе играет изменение лесной подстилки¹. В каждом биогеоценозе происходит опад отмирающих остатков растений (а часто и животных). Но в некоторых биогеоценозах он бывает невелик и быстро разлагается, не образуя самостоятельного слоя в биогеоценозе, в других же, в лесных и некоторых степных биогеоценозах, он, накапливаясь в значительном объеме, приобретает свои особые физико-химические черты, обладает своим миром микроорганизмов и развивается по своим закономерностям. На этом основании, как было показано в главе о почве, лесная подстилка представляет собой в некотором роде особый компонент лесного биогеоценоза, являющийся переходным звеном между компонентами органического мира и почвой. Поэтому можно говорить не только о подстилкообразовательном процессе, но после образования подстилки и о подстильно-эволюционном процессе. Этот процесс, хотя он подобно почвенному весьма специфичен, также не отделим от лесного биогеоценозического процесса, представляя, в сущности, также его часть. Поэтому, когда мы говорим о биогеоценозическом процессе, то почвенно-эволюционный и подстильно-эволюционный процесс включаем в него.

Рано или поздно, но при благоприятных для произрастания древесных пород условиях, которые во многих случаях создаются самим же биогеоценозом, первичные, примитивные мохово-лишайниковые или травянистые биогеоценозы сменяются более сложными лесными.

Так как наша задача состоит в рассмотрении смен (сукцессий) именно лесных биогеоценозов, то остановимся на них более подробно.

Прежде всего надо отметить, что не может быть единого биогеоценозического процесса, как и единого почвообразовательного процесса. В. Р. Вильямс некогда пытался развивать представление об едином поч-

¹ Хотя термин «лесная подстилка» почти общепринят, однако его нельзя признать удачным. Было бы желательно иметь специальное слово для этого понятия, подобно тому, как аналог лесной подстилки в степи, называемый иногда также неудачными терминами «степной войлок», «ветопшь», в степях Аскания-Нова на Херсонщине получил наименование «калдана».

вообразовательном процессе, но те, кто подходил к этому вопросу без предвзятой точки зрения, видели всю ошибочность подобной концепции. Ныне же вряд ли кто-либо из почвоведов поддерживает этот взгляд. Иногда пользуются выражением «лесообразовательный процесс» (Колесников, 1956, и др.). Считать его единым, конечно, также нельзя. Он весьма разнообразен в зависимости от внутренних и внешних условий, в которых протекает жизнь леса. Лесообразовательный, или точнее, лесозволюционный процесс есть частный случай биогеоценотического процесса.

В последнее время П. Д. Ярошенко (1961) находит возможным говорить об едином процессе развития растительного покрова, связывая его с «единым почвообразовательным процессом». Оба эти процесса совместно с развитием «биоклимата», сливаясь, дают, как говорит Ярошенко, общий процесс развития биосферы Земного шара. В этом случае он уже не пользуется выражением «единый процесс», что надо признать правильным. В сущности, в понимании Ярошенко и процесс развития растительного покрова и почвообразовательный процесс не являются едиными в том смысле, какой придавал этому выражению Вильямс. Во всех случаях речь идет лишь о том, что и растительный покров, и почвенный покров, как и вся биосфера, все время развиваются. Чтобы не было неясности в понимании выражения «единый», его вовсе не следует применять в этих случаях.

Если отвлечься от возможных изменений общих условий как близкого, так и дальнего окружения данного биогеоценоза, о чем будет идти речь далее, и считать приток энергии солнечной радиации неизменным, а также признать неизменными в течение известного промежутка времени свойства организмов, входящих в состав данного биогеоценоза, то биогеоценотический процесс будет определяться четырьмя процессами: во-первых, взаимодействием компонентов биогеоценоза между собой, все время в той или иной мере их изменяющих и изменяющих самый биогеоценотический процесс; во-вторых, заносом ветром, водой и другими организмами зачатков растений и животных и вообще вселением из окружения новых организмов, которые, изменяя состав биогеоценоза, в той или иной мере изменяют и биогеоценотический процесс; в-третьих, внесением с пылью или притекающими водами минеральных, а частью и органических веществ; в-четвертых, выносом из данного биогеоценоза минеральных, а частично также и органических веществ водой и другими агентами.

Первый процесс, являясь чисто внутренним процессом, может быть назван *эндокоакцией*; второй процесс называют *инспермацией*; третий процесс Г. Н. Высоцкий назвал *инпульверизацией*, имея в виду только принос вещества с пылью, но значение этого термина можно расширить, включив сюда и принос вещества водой; четвертый процесс соответственно можно назвать *экспульверизацией*.

Эндокоакционный процесс, в свою очередь, складывается из взаимодействий между собой как компонентов биогеоценоза, так и элементов каждого компонента в отдельности. Мы видели в соответствующих главах, что различные физические и химические свойства атмосферы не только влияют на другие компоненты биогеоценоза, на горную породу, на почву, на растительный и животный мир и микроорганизмы и зависят, в свою очередь, от них, но и они сами взаимно связаны друг с другом. Газовый состав атмосферы, содержание в ней воды, температура и движение воздуха, не говоря уже о солнечной радиации, проникающей внутрь биогеоценоза, взаимообусловлены. Физические и химические свойства горной породы и почвы также все взаимообусловлены. Растения, животные и микроорганизмы влияют друг на друга в процессе борьбы за существование и взаимного благоприятствования через механические воздействия и через химические выделения, через содействие распространению диаспор и т. п.

Особенное значение имеет процесс перераспределения химических веществ в почве, благодаря жизнедеятельности растений, а отчасти и животных, связанный с так называемым малым биологическим круговоротом веществ, который сопряжен с превращением энергии внутри биогеоценоза. Все эти многообразные и сложные эндоакционные процессы все время — то быстро, то более медленно — изменяют компоненты биогеоценоза, а вместе с тем вызывают смену одних биогеоценозов другими. Процесс внутренних взаимодействий никогда не прекращается, но в общем он имеет тенденцию к замедлению своего темпа. Это связано главным образом с тем, что процесс инспермации с течением времени ослабевает, с одной стороны, из-за иссякания источника заноса зачатков или целых организмов новых видов растений и животных и микроорганизмов, с другой стороны, в результате формирования биоценозов с более приспособленными друг к другу организмами, с более слаженной структурой, более устойчивых и относительно более непроницаемых для внедрения новых пришельцев.

Второй и третий процессы, если допустить, что общие условия окружения биогеоценоза не меняются, могли бы с течением времени сами также не изменяться, но так как и условия окружения биогеоценоза меняются, то и эти процессы долго не остаются неизменными. Общая тенденция к замедлению биогеоценозического процесса, от которого зависит и замедление смен фотоценозов, привела некоторых зарубежных ученых к представлению о том, что в конце концов растительный покров приобретает устойчивость и если не меняется климат, то он может в этой фазе развития существовать неопределенно долгое время.

Так возникло представление о заключительной формации Сернандера, а позже учение о климаксе растительности, развитое особенно Клементсом¹ и рядом других ботаников. Хотя учение о климаксе растительности относится, в сущности, к фитоценологии, но так как в настоящее время не только наши, но и многие зарубежные фитоценологи рассматривают сукцессии растительности в связи с эволюцией почв, необходимо хотя бы коротко рассмотреть данное учение с точки зрения биогеоценологии.

О климаксе растительности написано очень много, особенно в зарубежной литературе. Первоначальное представление о нем, развитое Клементсом, в дальнейшем подверглось различным изменениям как отчасти со стороны его самого, так особенно со стороны других авторов. Первоначально Клементс под климаксом понимал растительность обширных территорий, на которых она, пройдя ряд последовательных стадий формирования, в конце концов вырабатывается в своем составе и строе в соответствии с климатом данной местности, становится устойчивой и не меняется дальше до тех пор, пока не изменится климат. В этом смысле климакс, называемый часто моноклимаксом, отвечает в известной степени зональной растительности, если иметь в виду только плакорные территории в понимании многих наших авторов. Такой климакс в последнее время нередко назывался климатическим климаксом. Но так как в любой местности при различных топографических условиях и в связи с этим при различных почвах даже вполне выработавшаяся растительность будет очень различна, то концепция моноклимакса уже в силу этого не приемлема. На смену ей была развита теория поликлимакса. В частности, стали говорить об эдафических климаксах (педоклимаксах). Однако и до последнего времени климакс определяют часто как конечную стадию в развитии растительности, которая занимает данную территорию до тех пор, пока остается неизменным климат. При этом обычно подчеркивается, что

¹ Об учении о климаксе см. особенно работы Клементса (1961, 1936). Сводки новейших взглядов по этому вопросу дала В. Д. Александрова (1962).

естественные изменения растительности приводят ее к финальной стадии равновесия, т. е. к динамическому равновесию между климатом, геоморфологией, почвой и растительностью. Давая такое определение климакса, Браун-Бланкэ (Braun-Blanquet, 1951, стр. 462) добавляет, что для этого представления одной растительности недостаточно. Таким образом, Браун-Бланкэ, в сущности, понимает климакс почти биогеоценотически.

В настоящее время зарубежными авторами было предложено различать очень много различных типов климакса. Уиттэкер (Whittaker, 1953) перечисляет 35 терминов, содержащих в себе слово климакс, из них 10 введены Клементсом. Дело дошло до того, что не только к коренной растительности¹, но и к вызванной воздействием человека и катастрофических агентов, т. е. к так называемой производной растительности, стали применять термин «климакс», говоря, например, о «биотическом климаксе», вызванном постоянной пастьбой или о «пожарном климаксе», обусловленном пожарами.

Поэтому в литературе были многократные выступления против понятия климакса. Очень показательна в этом отношении работа Селлека. Подводя итог современному состоянию вопроса о климаксе и ссылаясь на результаты полевых геоботанических исследований, он пишет, что «растительность в своем развитии редко достигает климакса; последний находится под воздействием такого множества неясных факторов, что его теоретическое значение вызывает сомнение». И далее: «Желательно было бы не употреблять термины, выражающие какую-либо степень „завершенности“ сукцессии, а в определении климакса следует избегать терминов, указывающих на „завершенность“ сукцессий» (Selleck, 1960, стр. 535—543).

Тем не менее в зарубежной литературе и ныне широко пользуются этим термином; есть сторонники этого и у нас. Еще А. Я. Гордягин (1900), изучая динамику лесов Западной Сибири и Татарии, говорил о некоторых формациях их (понимая термин формация в смысле, близком к понятию современной растительной ассоциации) как заключительных, следуя Сернандеру. Особенно же решительно поддерживал учение о климаксе Б. Н. Городков (1944). В последнее время некоторые советские авторы, не разделяя взгляд на климакс как на растительность, остановившуюся в своем развитии и могущую существовать в неизменном виде беспредельно, пока не изменится климат, рассматривают ее как выработавшуюся и достаточно долго могущую оставаться без существенных изменений. Так, Е. М. Лавренко пишет, что «в нашей повседневной работе следует использовать введенные Ф. Е. Клементсом понятия о сукцессионной серии и климаксе, не придавая, конечно, последнему абсолютного значения» (1959, стр. 59).

¹ Иногда считают, что выражение «коренная ассоциация», нередко применяемое в нашей литературе, соответствует климаксу. Однако это не так. Под коренной ассоциацией обычно подразумевается всякая естественная природная растительная ассоциация, не измененная человеком или каким-либо катастрофическим агентом, независимо от того, является ли она сериальной или климаксовой в смысле Клементса.

В. Б. Сочава (1963, стр. 8) от собственно коренных растительных ассоциаций, соответствующих понятию зонального типа растительной группировки, отличает еще квазикоренные устойчивые ассоциации, «структура которых обусловлена, помимо зональных особенностей, превалирующим воздействием какого-либо эдафического фактора, в той или иной форме затухающего зональные черты (избыточное увлажнение, неразвитость почвообразовательного процесса на каменистом субстрате и т. п.)». Сочава при этом отмечает, что Гиноше (Guilochet, 1955) именуется первые категории климаксовыми, а вторые перманентными. Общим этим предложениям вряд ли имеет смысл следовать. Изменение давно уже принятого у нас понимания термина «коренные ассоциации» не вызывается необходимостью и внесло бы лишь известную путаницу. Достаточно говорить, как это обычно делается, о зональной и незональной (азональной) растительности. Перманентная же растительность Гиноше соответствует принятому за рубежом термину «эдафический климакс».

Стадию в процессе сукцессий какого-либо участка растительного покрова, когда она на довольно длительный срок остается практически той же, П. Д. Ярошенко (1961) называет «узловой стадией»; эта стадия соответствует климаксу зарубежных фитоценологов. Однако особых удобств в данном термине мы не видим. Он ничего не говорит.

Возникает вопрос, в каком отношении учение о климаксе растительности стоит к биогеоценологии вообще и к лесной, в частности. Как мы уже видели, Браун-Бланкэ отмечает, что для климакса характерно состояние динамического равновесия между климатом, геоморфологией, почвой и растительностью. Действительно, биогеоценологический процесс выражается в изменении биогеоценоза как следствие непрерывного взаимного влияния компонентов его друг на друга и что этот процесс в силу разных причин замедляется при образовании уже «выработавшегося» биогеоценоза.

Необходимо отметить, что учение о климаксовой растительности могло возникнуть лишь при недооценке того большого влияния, которое оказывают растительный и животный мир, а также и микроорганизмы на другие компоненты биогеоценоза. А так как это влияние не может никогда прекратиться, а также поскольку всегда имеются и три остальных процесса (инспермация, ингульверизация и экспульверизация), то биогеоценологический процесс, как сказано выше, никогда не останавливается. Он все время приводит к смене (сукцессии) одних биогеоценозов другими, что исключает возможность существования настоящего климаксового биогеоценоза. Можно лишь говорить о том, что биогеоценологический процесс с течением времени замедляется, а растительный покров и вместе с ним и животный мир могут приобретать лишь некоторую относительную устойчивость, но и только. Поэтому если и пользоваться термином «климакс», то только в смысле приобретения растительностью или биогеоценозом в целом относительно большей замедленности в развитии, памятуя, что даже в том случае, когда отсутствуют все другие внешние агенты, которые выше были отмечены и которые могут его изменять, смены (сукцессии) биогеоценозов могут лишь сильно замедляться, биогеоценоз может казаться нам существующим неизменно очень долгое время, но в действительности в нем непрерывно идут процессы, подготавливающие его к смене (сукцессии) другим.

Этот процесс замедления обычно не равномерен. Он может временами относительно ускоряться, что зависит в значительной степени от природы вселяющихся организмов. Те организмы, которые имеют способность усиленно размножаться и быстро вегетативно разрастаться и в то же время обладают сильно выраженной средообразующей силой, вселяясь в биогеоценоз, могут ускорять биогеоценологический процесс.

В биогеоценологическом процессе можно различить две стадии. Первая стадия характеризуется, как мы видели, заселением новой территории организмами, и на самых первых этапах этого процесса борьбой их за существование лишь с условиями среды и отбором среди них тех видов, которые в данных условиях климата и физико-химических свойств субстрата могут существовать. Затем, по мере смыкания растительного покрова и усиления борьбы между растениями из-за средств существования, возникает отбор тех видов, которые не только могут жить при данных физико-географических условиях, но и способны в них выжить при условии взаимной конкуренции. Эта стадия в развитии растительного покрова получила название, как выше было упомянуто, сингенеза. Применяя этот термин и к развитию биогеоценологического покрова, можно сказать, что в этот период смена биогеоценозов вызывается, в сущности, движущими силами, связанными с заселением территории организмами, подбором их применительно к физико-географическим условиям и сживанием их между собой, что определяется межвидовой их борьбой за существование. Хотя

при этом изменение физико-географической среды организмами в некоторой степени происходит, но оно еще не столь значительно, чтобы стать движущей силой смены растительности и всего биогеоценоза.

С некоторого же времени эти изменения делаются столь велики и начинают так сильно воздействовать на весь органический мир, что и он изменяется, и движущей силой биогеоценотического процесса становится совокупность всех тех изменений в биогеоценозе, которые сопровождают взаимодействия всех его компонентов. Этому длительному периоду в жизни биогеоценотического покрова можно присвоить название *эндогенеза*.

Таким образом, биогеоценотический процесс, начавшись с сингенеза, приобретает далее характер эндогенеза. Однако надо подчеркнуть, что элементы сингенеза иногда не прекращаются.

Американские авторы, разрабатывая теорию климаксовой растительности, указали на то, что растительный покров, приближаясь к климаксу, как правило, приобретает более мезофитный характер, независимо от того, носили ли первые этапы его развития гигрофитный или ксерофитный характер. Эта закономерность в самых общих чертах свойственна развитию и всего биогеоценотического покрова.

Таким образом, наблюдаемые нами конкретные биогеоценозы, в том числе и лесные, являются лишь звеньями непрерывного биогеоценотического процесса, определяющего то саморазвитие, в котором всегда находится биогеоценотический покров Земли.

В последнее время в западноевропейской литературе пользуются понятием «потенциальной растительности», представляющим ту растительность, которая наиболее отвечала бы всему комплексу исторических и физико-географических условий данной местности. Сочава (1963) придает этому понятию большое значение, считая его важным для дальнейшего развития геоботанической картографии. В качестве примера, когда необходимо использовать это понятие, он указывает на сибирскую тайгу, которая по мере устранения лесных пожаров изменит свой облик, и многие таежные растительные ассоциации при этом займут устойчивую позицию, отличаясь однако от коренных. В этом случае речь идет о так называемом демулационном процессе (в смысле Г. Н. Высоцкого), именно, о том его случае, когда восстанавливающаяся после депрессии растительность не возвращается строго к той коренной растительности, которая была на этом месте до ее нарушения. Сочава, кроме того, предлагает расширить понятие потенциальной растительности, включив в него последствия тех изменений, которые произойдут в растительном покрове в результате его преобразования посредством воздействия на другие компоненты географической среды. Однако такое расширение сильно изменит понятие о потенциальной растительности, как его предложил Тюксен.

ЭКЗОГЕННЫЕ СМЕНЫ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Так как в природе все явления, все предметы подвержены взаимодействию и в той или иной мере взаимосвязаны, то любое единство, в частности и биогеоценотический покров, входит в состав других единств, которые, развиваясь по своим законам, изменяются, а тем самым влияют на ход развития входящих в него более частных единств. Наконец, есть единства, которые существуют параллельно с данным, включаясь вместе с ним в более крупные единства; эти параллельные единства находятся во взаимодействии между собой и в своем развитии изменяются и этим изменяют друг друга. Таким образом, эндогенные процессы, определяющие развитие биогеоценотического покрова и сукцессии биогеоценозов, время от времени нарушаются экзогенными влияниями, проистекающими от изменения других единств, как существующих параллельно с данными единствами, так и единств более высшего порядка, в которые они входят.

Более крупные единства, чем отдельные лесные биогеоценозы, включая их в себя, в своем развитии, в своем изменении, естественно, начинают по-иному взаимодействовать с данным лесным биогеоценозом, его изменяют, т. е. определяют смену данного лесного биогеоценоза другим. Можно привести несколько примеров таких смен (сукцессий).

1. Горная порода и развивающаяся на ней почва все время находятся в зависимости от общего развития поверхности Земли, от геоморфологических процессов, которые могут быть различными и по-разному влиять на данный лесной биогеоценоз. Например, если мы имеем участок ивово-тополевого леса на пойме реки, то по мере разработки долины рекой, по мере углубления русла, пойма из низкой постепенно переходит в более возвышенную. Этот процесс, связанный с общим развитием геоморфологии территории, ведет прежде всего к изменению ее водного режима и процесса накопления аллювиальных осадков, т. е. к изменению условий водного и минерального питания высших растений, условий жизни для микроорганизмов и многих животных, к изменению почвенного процесса, а следовательно и почвы, и к изменению в известной степени и приземного слоя атмосферы. Все это в совокупности создает условия для изменения и всей высшей растительности. Ивово-тополевый биогеоценоз, например в условиях лесостепи, начинает сменяться ильмовым (главным образом из *Ulmus scabra*) или ильмово-дубовым лесом. Происходящая в этом случае смена одного лесного биогеоценоза другим является следствием процесса общего развития геоморфологии данной местности.

2. Другим примером может служить смена лесного биогеоценоза в связи с суффuzionным процессом, приводящим к карстовым явлениям и вызывающим понижение данного участка земной поверхности. Если, например, в подзоне широколиственных лесов на таком участке был осоково-снытевый дубняк, то при понижении участка режим влажности почвы изменяется в сторону большего увлажнения. Это влечет за собой также изменение водного и минерального питания растений, условий существования микроорганизмов и ряда высших животных. Осоково-снытевый дубняк переходит в один из типов более увлажненного дубняка с участием более влаголюбивых древесных, кустарниковых и травянистых растений. Может развиваться таволговый березо-осино-дубняк. В этом случае опять-таки общее геоморфологическое развитие поверхности Земли, связанное с геологическим развитием, вызвало смену биогеоценозов.

3. К этой же категории сукцессий биогеоценозов надо отнести, в сущности, и смены их в связи со сменой ландшафтов в течение голоцена, хотя темпы этих смен несравнимо медленнее только что рассмотренных. Развитие явлений космического порядка, приведшее к наступлению ледниковых эпох в течение антропогена, внесло огромные изменения в биогеоценотический покров Земли, уничтожив его в тех местах, которые были покрыты ледниками, и сильно изменив направление биогеоценотического покрова в местах, находившихся в соседстве с ними. Отступление последнего оледенения и последующее общее изменение климата, являющееся в конечном счете последствием особой фазы общепланетарного развития, привели к изменению на обширных территориях не только растительности, но и всего органического мира и отразились на почвоэволюционных процессах во всех типах биогеоценозов, а также, конечно, в целом и на биогеоценологических процессах их. Можно указать хотя бы на смену ландшафтов, а вместе с ними и на сукцессии лесных биогеоценозов в центральных частях Русской равнины, бывших под ледниковым покровом. Палеогеографические, палеоботанические, палеозоологические, а отчасти и археологические исследования показали, что на этой территории в послеледниковое время плакорные места, представлявшие раньше своеобразные ландшафты, в которых участвовали еловые леса, покрылись биогеоценозами различных типов березово-сосновых лесов (примерно около

10 000 лет тому назад). В них через некоторое время начали внедряться широколиственные древесные породы: ильмовые, дуб, липа, а вместе с ними и лещина. На смену сосново-березовых лесов появились смешанные, сосново-широколиственные, а местами только широколиственные леса и, как частный случай, дубравы. Общий климат на этой территории был тогда более благоприятен для широколиственных лесов, чем теперь, и они в подходящих для них почвенных условиях заходили далее к северу, чем ныне. Затем в эти леса начала внедряться ель, и постепенно еловые леса на многих местах вытеснили широколиственные леса. Этот процесс, видимо, был связан с некоторым похолоданием и большим увлажнением климата. Зоопалеонтологические исследования показывают, что в течение голоцена менялась и фауна лесов. Несомненно, и подстилочноэволюционный и почвоэволюционный процессы испытывали влияния со стороны изменений климата, растительности, животного мира и микроорганизмов и отклонялись от своего эндогенного хода развития. Все это в целом и вызвало то, что в течение голоцена биогеоэкологический процесс претерпевал существенные изменения в своем эволюционном пути и привел к особой последовательности сукцессий резко отличающихся между собой лесных биогеоценозов.

Хотя эта смена лесных биогеоценозов, или, лучше сказать, биогеоэкологического покрова центральных территорий Русской равнины, в основном, была связана с климатическими изменениями, но, несомненно, и те изменения, которые происходили в других компонентах биогеоценозов, и взаимодействия последних играли известную роль в направлении биогеоэкологического процесса. Пока еще неизвестен весь механизм этих смен биогеоценозов и далеко не ясны непосредственные причины их, особенно причины смены в начале голоцена ландшафтов с лесами из ели (*Picea obovata*) сосново-березовыми биогеоценозами. Объяснить эту смену просто изменением климатических условий трудно.

Несомненно, для выяснения непосредственных причин, приведших к указанной последовательной смене лесных биогеоценозов, необходимо иметь больше данных для более глубокого познания изменений всех компонентов этих биогеоценозов в исторической перспективе с учетом их всеменяющихся взаимодействий.

4. К числу единств, которые, развиваясь параллельно с растительным покровом, оказывают влияние на развитие последнего, надо отнести и человеческое общество. Оно развивается по своим особым законам, открытым К. Марксом, и в то же время существенно влияет на развитие природных биогеоценозов. Однако Маркс же показал, что общество, действуя на окружающий мир и изменяя его, тем самым изменяет и свою собственную природу. Поэтому в известной степени и в данном случае можно говорить о взаимодействии этих единств. Ввиду специфичности воздействия человеческого общества на лесной биогеоэкологический покров остановимся на антропогенных сменах его подробнее.

Человеческое общество на всех этапах своего развития оказывало и оказывает большое влияние на природу, в частности на весь биогеоэкологический покров Земли. Чем выше поднималось человеческое общество по пути своего исторического развития, тем, во-первых, сильнее проявлялось это воздействие и, во-вторых, тем сложнее, разнообразнее и более целенаправленно становилось оно. Если на ранних этапах развития человеческого общества это влияние было связано с непосредственным использованием того, что дает природа и что необходимо для его существования (не считая случайных нарушений природных процессов), то на высших этапах его развития воздействие общества носит все более и более характер планомерного изменения природы, ее переделки и увеличения ее ресурсов в интересах человека. При этом, однако, учащаются и разнообразные формы случайного, несознательного воздействия его на при-

роду. Все эти влияния на биогеоценотический покров Земли, на биогеоценотический процесс вызывают определенные смены (сукцессии) одних биогеоценозов другими.

Все биогеоценозы подвержены воздействию человека, но его влияние на ход биогеоценотического процесса в лесу, на сукцессии лесных биогеоценозов, в силу их большой сложности и внутренней взаимообусловленности, особенно велико и многогранно. Хотя сукцессии, вызванные влиянием человека, формально необходимо отнести к той категории сукцессий, которые вызываются развитием соседних единств, т. е. к категории экзодинамических сукцессий, однако из-за указанных выше совершенно особых специфических черт их выделяют иногда в особую категорию.

Влияние человека на лесные биогеоценозы может быть двоякого рода: либо человек непосредственно воздействует на лесной биогеоценоз в целом или на отдельные его компоненты, либо он воздействует на них косвенно, через посредство других факторов, могущих самостоятельно или в силу иных агентов, на них, в свою очередь, действующих, влиять на биогеоценоз в целом. Разберем подробнее первую категорию воздействий человека на лесные биогеоценозы.

Человек может в своей деятельности попутно, случайно воздействовать, точнее, нарушить биогеоценоз в его природной форме: вытаптывать растительность или повреждать другие компоненты лесного биогеоценоза, а иногда и его в целом. Биогеоценоз меняется в своем сложении, и биогеоценотический процесс принимает иное направление. Как правило, воздействие человека на растительность лесного биогеоценоза сопровождается изменением и других компонентов, например уплотняется почва, меняются ее воздушный режим, другие физические свойства и химизм, распугиваются птицы и другие позвоночные и т. п. Все такие формы воздействия человека на лесной биогеоценоз носят комплексный характер и выделить отдельные факторы в нем часто трудно. Однако анализ этих воздействий человека на лесной биогеоценоз и выделение отдельных причин смен биогеоценозов необходимы, чтобы иметь возможность предотвращать такие смены, которые идут во вред человеку.

Примером смен этого порядка могут служить смены лесных биогеоценозов в окрестностях населенных пунктов, особенно крупных городов. Так, в пригородных лесах обычно сильно меняются нижние ярусы растительности. При частом посещении леса и вытаптывании травяного и мохово-лишайникового покровов последние в своем составе становятся иными или даже частично могут совершенно исчезнуть. Изменение этих покровов связано, с одной стороны, с повреждением растений и общим ухудшением условий их произрастания, с другой стороны, часто с заносом новых, так называемых сорных растений и их последующим разрастанием. Эта замена напочвенного растительного покрова может физиономически не бросаться в глаза. Однако при этом часто меняются и другие ярусы растительности, подлесок, второй и первый ярусы.

В связи с тем, что в настоящее время проблема режима лесного хозяйства в лесопарковых зонах очень актуальна, изучение изменения здесь лесных биогеоценозов имеет большое практическое значение. Пока по этому вопросу имеется мало работ. Как на хороший пример их можно указать на работы Р. А. Карпионовой (1962а, б), которая, изучая так называемую Останкинскую дубраву на территории Главного ботанического сада в Москве и, используя имеющуюся литературу, установила четыре фазы изменения дубрав под влиянием человека (без рубки). В ненарушенном виде дубрава имеет в первом сомкнутом ярусе дуб, во втором ярусе — липу и клен, в подлеске — лещину, бересклет, крушину ломкую и другие, а в травостое присутствуют дубравные элементы с большим числом эфемероидов. В первой фазе антропогенного влияния, когда воздействие человека еще не велико, в древостое остается только дуб, подлесок

полностью сохраняется, травостой мало изменяется, в нем уменьшается лишь число эфемероидов. Во второй фазе, когда влияние человека усиливается, подлесок изреживается, в травостое появляются луговые виды и в нем господствуют корневищные растения, хорошо переносящие увеличение освещения (сныть, волосистая осока и др.). В третьей фазе, при еще более усиливающемся влиянии человека, подлесок делается редким (сомкнутость 0,2), в травостое преобладают луговые рыхлокустовые злаки, а лесные виды сохраняются лишь под кустами и около деревьев. Наконец, в четвертой фазе подлесок вовсе отсутствует, а в травостое нет уже дубравных растений. Во влажных условиях теперь господствуют луговые плотнокустовые злаки (щучка и др.), а при умеренном и недостаточном увлажнении преобладают однолетние виды. Дрevesтой уже в возрасте 100—120 лет начинает суховершинить. Интересно отметить, что при еще слабом влиянии человека количество дубовых всходов бывает значительным и ход роста подроста дуба хороший, так как исчезновение второго яруса дрevesтой и изреживание подлеска этому благоприятствуют. Но сильное влияние человека (четвертая фаза) практически прекращает возобновление дрevesтой. Все эти явления связаны главным образом с изменением почвенных и световых условий в дубраве, вызванных воздействием человека, но известное влияние на них оказывало и изменение других компонентов дубравных биогеоценозов. Это привело к тому, что Карписонова имела возможность для каждой из названных фаз установить особые лесные растительные ассоциации (первая фаза — дубравы зеленчуковая и медуницевая, вторая фаза — дубрава осоковая, третья и четвертая фазы — дубрава травянистая). Таким образом, под влиянием человека и без рубки дрevesтой происходит смена растительности, которой отвечает и смена типов лесных биогеоценозов. Весьма вероятно, что если бы было произведено детальное изучение всех компонентов этих биогеоценозов, то, несмотря на сходство в травяном покрове третьей и четвертой фаз, и их надо было бы рассматривать как разные типы биогеоценозов.

В южной полосе лесной зоны Европейской части СССР в пригородных лесах под влиянием человека усиленно разрастается в подлеске рябина. Присутствуя в лесах, не тронутых или мало тронутых влиянием человека, в относительно небольших количествах, она очень сильно разрастается при воздействии человека. В таких условиях иногда в подлеске появляются совершенно новые растения, существенно изменяя лесной биогеоценоз. Например, сильно разрастается красная бузина, хотя она не входит в число аборигенов лесов этих территорий. В подмосковных и некоторых других центральноевропейско-русских лесах местами такую же роль играет канадская ирга, *Amelanchier canadensis* (L.) Medik. Эта ирга в лесах лесной зоны СССР вообще не произрастает и случайно заносится человеком и птицами из садов и парков.

Непосредственная причина сукцессий лесных биогеоценозов в таких случаях может быть очень сложна, и ее установление оказывается делом не простым. Так, даже в таком частом случае, как усиленное разрастание во втором ярусе и в подлеске рябины, причина этого влияния неясна. Вероятнее всего это зависит от того, что человек, нарушая естественную густоту травяно-кустарничного яруса и разрушая целостность мохового покрова, создает более благоприятную среду для прорастания семян рябины и роста ее всходов. В этом случае воздействие человека ведет за собой уплотнение почвы, изменение ее газового режима, а также животного и микробного населения, что ослабляет конкурентную способность естественной растительности. Поэтому смена лесных биогеоценозов есть следствие изменения почти всех его компонентов, но первопричиной является воздействие человека.

Весьма рельефно выступает влияние человека на сукцессии лесных биогеоценозов при эксплуатации дрevesтвоев леса. Вызвать смену лесных

биогеоценозов могут различные способы рубок, но, естественно, особую роль играют сплошные рубки.

В других главах этой книги было показано, как отличаются атмосферный и почвенный режимы на открытом месте по сравнению с лесом и как при этом меняются не только растительность, но и животное население и микроорганизмы. Поэтому удаление древостоя или его сильное изреживание вызывает изменение всех компонентов лесного биогеоценоза, т. е. смену (сукцессию) их. Лесоводы и фитоценологи уже достаточно хорошо изучили, как меняется растительность на вырубке, в каком направлении и как быстро идет смена растительности, в каких случаях через известные этапы восстанавливается первоначальная растительность и в каких случаях она не восстанавливается вовсе. Имеются данные и по изменению атмосферы и физических и химических свойств почвы на лесосеках после удаления древостоя, а также по влиянию различных способов рубки и трелевки древесины на эти компоненты и на появление и развитие подроста тех или иных древесных пород. Эти изменения влекут за собой изменения других компонентов лесного биогеоценоза — животного мира и микроорганизмов, но последние еще недостаточно выяснены. Во всяком случае можно определенно говорить об изменении под влиянием рубки всего биогеоценотического процесса в лесу. Изучение его со всех сторон в зависимости от типов лесных биогеоценозов — необходимое условия управления этим процессом, т. е. условие, которое определяет возможность человеку на месте вырубki в кратчайший срок получить лес желательного состава и строя. Любая система рубок вносит те или иные изменения в лесной биогеоценоз. Сплошные рубки сразу катастрофически изменяют его. Особенно сильное влияние оказывают сплошные концентрированные рубки. Менее значительные изменения вносят выборочные, постепенные и другие системы рубок, при этом в одних случаях изменения могут быть в такой степени невелики, что еще нельзя говорить о сукцессии лесных биогеоценозов.

После сплошной вырубki, как правило, на лесосеке развивается травяной биогеоценоз, который обычно, если он предоставлен самому себе, то быстро, то медленно уступает место лесному биогеоценозу. При этом либо восстанавливается биогеоценоз прежнего состава, либо появляется биогеоценоз, в образовании которого участвуют другие древесные породы, — как говорят лесоводы, происходит смена пород. В связи с этим имеет большое значение развиваемое И. С. Мелеховым (1959) учение о типах вырубок, которое исходит из правильного положения, что вырубki, представляя собой особые биогеоценозы, подчинены в своем дальнейшем развитии и превращении в лесные биогеоценозы определенным закономерностям, которые могут быть выяснены и которыми возможно управлять только при комплексном изучении всех компонентов биогеоценозов вырубki.

Так как процесс смены лесного биогеоценоза биогеоценозом вырубок и затем процесс восстановления лесного биогеоценоза на данной территории (депрессивно-демутационные смены, по терминологии Г. Н. Высоцкого) в основном зависят от уничтожения древостоя и его восстановления, то мы можем в известной степени воспользоваться установленными типами сукцессий растительности при рубках и их номенклатурой при рассмотрении сукцессий биогеоценозов в целом, происходящих при вырубках, и восстановлении леса на них.

Так, мы можем говорить о лесных биогеоценозах коренных, развивавшихся без воздействия человека, и о производных, возникающих в силу указанных выше воздействий человека. Иногда последние называют временными, что, однако, нельзя признать правильным, так как и коренные в той или иной степени носят временный характер. Если нет налета семян древесных пород на вырубку или на вырубке после удаления древостоя

создаются условия, мешающие развитию на них древесных пород (например, при заблачивании лесосек, что нередко бывает в таежной зоне при концентрированных рубках), то на месте удаленного лесного биогеоценоза возникают луговые или болотные биогеоценозы, которые, развиваясь уже по своим закономерностям, могут на значительный срок удерживать за собой территорию.

Однако более часто через какой-то промежуток времени на месте вырубki восстанавливается лесной биогеоценоз. Этот процесс восстановления леса без участия человека, т. е. процесс так называемого естественного лесовозобновления, может протекать быстро, в течение немногих десятков лет, но иногда он затягивается на длительный период, на многие десятки лет. В первом случае можно говорить о появлении короткопроизводных, во втором — о длительнопроизводных лесных биогеоценозах.

Примером первых могут служить смены, которые наблюдаются в сосновых или еловых лесах, когда после вырубki на лесосеке появляются в изобилии всходы березы или осины. Они в два-три десятилетия формируют березовый или осиновый биогеоценозы, которые отличаются не только тем, что на месте сосны или ели развилась береза или осина, но и тем, что при этом изменились все атмосферные условия: режим освещения, состав воздуха, температура, влажность и движения его; изменилась полностью или в значительной степени и вся прочая растительность; по-другому пошли почвенные процессы и иными стали в той или иной мере животный мир и микроорганизмы. В таком березовом или осиновом лесу развитие густого травостоя, а отчасти и другие условия не благоприятствуют появлению всходов и развитию подростa этих древесных пород. Напротив, под их пологом появляется подрост сосны или ели, а его развитие еще более ухудшает возможность появления подростa березы и осины. Поэтому уже через одно поколение этих деревьев происходит восстановление соснового или елового древостоя. Восстанавливается прежний тип лесного биогеоценоза.

Примером длительнопроизводных лесных биогеоценозов может служить появление после вырубki сосны в лесном биогеоценозе с сосной в первом ярусе, с дубом во втором ярусе и лещиной в подлеске нового лесного, уже дубового биогеоценоза. При такой рубке даже в том случае, когда лесосеки не слишком широки и имеется достаточный налет семян сосны, естественное возобновление ее не происходит. В этом случае удаление сосны содействует большему разрастанию дуба и лещины, а отчасти и травяного покрова, что мешает развитию всходов сосны. Возникший таким образом дубовый биогеоценоз может сохранить за собой территорию на очень длительный срок.

В этих двух категориях лесных сукцессий влияние человека сказывается в том, что он нарушает целостность или вызывает частичное уничтожение растительности как компонента лесного биогеоценоза, что вносит существенные изменения и в другие его компоненты, и определяет появление нового типа лесного биогеоценоза, который естественным путем может смениться со временем прежним типом.

Если человек не вмешивается в лесовосстановительный процесс на лесосеке, то последний принимает характер заселения травяного биогеоценоза древесными и другими лесными растениями, а вместе с ними и соответствующими животными и микробами, которые вместе с частично оставшимся лесным органическим миром постепенно формируют лесной биогеоценоз со специфическими, частично новыми особенностями почвы и атмосферы.

В этом случае демулационные сукцессии уже представляют собой в основе сингенез, на который накладывается эндогенез. Таким образом, эти восстановительные, демулационные смены будут относиться к сингенетическо-эндогенным.

Человек может содействовать смене одного лесного биогеоценоза и путем посева или посадки деревьев на лесосеке. Но то же он может сделать на месте лугового, степного, тундрового или пустынного биогеоценоза. В этом случае человек обычно создает и новую среду для возможности успешного произрастания создаваемого им древостоя, что чаще всего сопряжено с изменением почвы и приданием ей новых свойств.

Называя сукцессии, которые вызваны воздействием человека, антропогенными, следует этот термин применять только в том случае, когда воздействие человека непосредственно сказалось на биогеоценоотическом процессе и определило его направление. Сюда будут относиться сукцессии, вызванные вытаптыванием, разными рубками, созданием посевов или посадкой лесного насаждения и т. п. Поэтому если депрессивные смены должны называться антропогенными, то демулационные таковыми уже не будут. Как уже было сказано, они являются сингенетическо-эндогенными.

Смены, обусловленные воздействием домашних животных и пожарами, вызванными человеком, также не следует относить к категории антропогенных. Их необходимо относить в первом случае к зооленным сукцессиям, куда войдут и сукцессии, вызванные дикими животными; во втором случае сукцессии могут быть названы пирогенными, которые нередко вызываются и естественными причинами (например, молнией).

Иначе приходится называть сукцессии биогеоценозов, вызванные изменением режима влаги в них искусственным осушением или обводнением территории. Их надо относить к категории антропогенных, хотя сходные сукцессии биогеоценозов могут быть следствием и изменения режима влаги в них под влиянием геологических и почвенных процессов. Но при осушении или орошении человек непосредственно влияет на этот режим, изменяя свойства важнейшего компонента биогеоценоза — почвы.

Экзогенные влияния, как было сказано выше, как бы нарушают процесс саморазвития биогеоценоотического покрова и вызывают появление новых сукцессионных рядов биогеоценозов. Поэтому в действительности все конкретные смены биогеоценозов происходят обычно под влиянием и эндогенных и различных экзогенных процессов.

Эти процессы, действуя одновременно и накладываясь один на другой, чрезвычайно разнообразны и усложняют сукцессии биогеоценозов. Чтобы разобраться в них, чтобы понять их движущие силы и пути развития и чтобы управлять ими в интересах человека, необходимо при анализе смен биогеоценозов вычленять влияние этих трех различных процессов, выяснять их взаимодействие и относительную их роль.

ЦИКЛИЧЕСКИЕ (ПЕРИОДИЧЕСКИЕ) ИЗМЕНЕНИЯ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Когда данный лесной биогеоценоз саморазвивается или изменяется под влиянием развития других более общих или соседних единств, то его сукцессии необратимы. Если же факторы, действующие извне, исчезают или их воздействие прекращается, то данный биогеоценоз может вернуться практически в свое прежнее состояние. В этом случае можно говорить об обратимых изменениях. Только первые изменения биогеоценозов мы будем называть сменами (сукцессиями). Вторые же будем именовать *циклическими (периодическими)* изменениями.

Последние могут вызываться различными причинами. Прежде всего биогеоценоз не остается одинаковым даже *в течение суток*. За этот период не только циклически изменяется приток солнечной энергии, но меняются и другие элементы атмосферы, ее температура, влажность, движение и даже состав воздуха. Эти особенности изменяются не только под влиянием

суточного изменения солнечной радиации и альbedo, но и под воздействием на них самой растительности. Если в ясный солнечный летний день наряду с дыханием и выделением при этом углекислоты интенсивно идет процесс фотосинтеза со значительным выделением кислорода, то ночью остается лишь первый процесс. Однако на эти процессы, как и на прочие жизненные процессы в растениях, а также и на процессы, протекающие в других компонентах биогеоценоза, в почве, у животных и микроорганизмов, влияют температура, влажность и движение воздуха.

Основным фактором, определяющим суточную динамику биогеоценоза, является, понятно, изменение свойств атмосферы, ее климата в течение суток; но изменения, вызванные этим фактором в других компонентах, в свою очередь, меняют взаимодействия этих компонентов между собой и их влияние на атмосферу. Поэтому в течение суток в сущности меняются все компоненты и их взаимодействия, т. е. можно с полным основанием говорить о суточно-циклической динамике лесного биогеоценоза. Хотя за сутки в лесном биогеоценозе всегда происходят некоторые необратимые изменения и он не будет уже вполне тождественным тому, каким был накануне, но эти изменения обычно относительно столь не велики, что практически мы считаем, что лесной биогеоценоз не изменился. Если развитие лесных, как и всяких других биогеоценозов, можно уподобить, как это всегда подчеркивается материалистической диалектикой, не кругу, а спирали, то при их суточной динамике обороты спирали очень близко прилегают друг к другу. Несмотря на то, что эти изменения цикличны (обратимы), они в разных типах лесных биогеоценозов проходят по-разному, являясь для них специфическими. Поэтому при изучении лесных биогеоценозов учет этой формы их динамики обязателен, причем необходимо изучать суточные режимы всех компонентов биогеоценозов.

Другой формой циклической динамики биогеоценозов является их изменение в различные сезоны года. В странах с умеренным климатом резкие изменения биогеоценозов обуславливаются сменой времени года (весна, лето, осень, зима) в связи, главным образом, с изменением их температурного режима, а в более южных странах — с изменениями, главным образом, влажности атмосферы и наличием особых сухих периодов. В эти различные периоды биогеоценоз может приобретать резко различные облики. Такие сезонные изменения биогеоценоза можно назвать сменой их аспектов, определяемые главным образом фенологической сменой аспектов растительности.

Изменчивость лесного биогеоценоза может проявляться также в зависимости от чередования разных климатических условий *следующих один за другим лет*, например сухих и более влажных. В этом случае древостой и подлесок обычно не меняются, но травяной покров может сильно изменяться, а частично могут меняться и такие компоненты биогеоценозов, как животное население и микроорганизмы, или, по крайней мере, их жизнедеятельность. Почвенные процессы могут идти по-разному. В этом случае структура и аспект фитоценоза также изменяются, а в связи с этим меняется и аспект биогеоценоза в целом. Если в разные годы климатические условия сильно меняются или периоды сухих или влажных годов бывают длительными, то уже изменяется в целом весь лесной биогеоценоз. В этом случае смена может приобрести необратимый характер и можно говорить уже о сукцессиях лесных биогеоценозов.

К категории обратимых изменений биогеоценозов надо отнести и изменения, связанные с естественным возобновительным процессом древостоя. Этот процесс может протекать весьма различно, но во всех случаях с ним связаны в той или иной мере изменения и других компонентов биогеоценозов. Поэтому наряду с изменением древостоя и структуры фитоценоза меняется и весь биогеоценоз в целом, как это было показано выше

в главе I. До сих пор, однако, имеется еще мало исследований по изменению всех компонентов при этой форме динамики лесных биогеоценозов. Относительно больше сделано лесными таксаторами по учету тех изменений, которые претерпевает молодой древостой в процессе своего роста под пологом материнского древостоя и постепенной его замены новым. При этом отчасти отмечались и другие изменения в лесу, сопровождающие рост древостоя. В этом отношении интересны исследования Б. П. Колесникова (1956) и других авторов по возобновительному процессу в лесах Дальнего Востока.

В естественных условиях жизни леса, когда нет каких-либо катастрофических влияний на него, можно различить две основные формы восстановления древостоя. При первой форме под пологом природного, обычно сомкнутого древостоя появляется подрост древесных пород, главным образом на местах, более освещенных, в просветах, где деревья стоят более редко. У теневыносливых пород (ели и пихты) происходит это может и при значительном затенении, когда подрост развивается медленно и может многие годы быть в сильно угнетенном состоянии. Когда же рядом растущее дерево достигнет старости и умрет от этого или от воздействия каких-либо вредителей, которые как естественный элемент биогеоценоза существуют в каждом лесу, то подрост начинает усиленно расти и, заполняя постепенно просвет, входит в первый ярус. Такой процесс идет равномерно, и в течение более или менее длительного времени состав и структура биогеоценоза, а также все взаимоотношения компонентов в нем, хотя и не остаются совершенно тождественны, но изменяются столь незначительно, что биогеоценоз практически остается тем же. В таком лесу древостой все время сохраняет разновозрастность, и это его состояние является постоянной формой существования данного типа леса. Все другие компоненты леса, расположенные в ближайшем соседстве с выпавшим деревом, в той или иной мере изменяются в связи с ростом подроста. Лес имеет как бы мозаичное строение, что, естественно, отражается на всех его компонентах.

Однако до сих пор не исследовано, как проходит биогеоценотический процесс в каждом элементе этой мозаики и в каждом компоненте лесного биогеоценоза. Для понимания жизни всего биогеоценоза, для уяснения процесса возобновления древостоя необходимо ближе знать, как дифференцированы атмосфера, почва и органический мир по элементам мозаики таких лесных биогеоценозов. Хотя различия могут быть относительно и невелики, но все же они могут играть определенную, а в отдельных случаях и довольно значительную роль в жизни древостоя и других частей биогеоценоза. Поэтому организация изучения со всех сторон элементов этой мозаики имеет важное теоретическое и практическое значение.

Необходимо при этом учесть, что в рассматриваемом типе возобновления мозаичность леса все время подвижна. Каждый элемент такой мозаики является обычно по полноте выражения свойств данного биогеоценоза лишь его фрагментом. В то же время эта мозаичность представляет собой постоянный структурный элемент лесного биогеоценоза и динамика последнего в данном случае связана с непрерывным перемещением мозаичного строения биогеоценоза. Но если мы будем рассматривать биогеоценоз на всей его площади распространения, то можно заметить, что в известном промежутке времени он сохраняет все свои специфические черты и динамика его носит обратимый, в известном смысле циклический характер.

Насколько широко распространена в естественных лесах эта форма динамики, связанная с определенной формой возобновительного процесса древостоя, пока трудно сказать. Можно лишь отметить, что она наблюдается в еловых и пихтовых лесах и в ряде типов сосновых и дубовых

лесов, но во всех ли их типах, пока неизвестно. Эта форма динамики биогеоценоза может быть связана не только с возобновительным процессом древостоя, но в некоторой, хотя и в значительно меньшей, степени и с возобновительным процессом подлеска.

В некоторых же типах леса восстановительный процесс древостоя проходит иначе. Примером может служить возобновление буковых лесов в Крыму (Сукачев и Поплавская, 1927). Здесь естественное возобновление (главным образом семенное) происходит всюду успешно, и ход замены старых деревьев молодыми идет в известной последовательности. Если мы будем наблюдать участки букового леса, производящие впечатление чистых, односоставных и типичных по своему строю, то в них возраст деревьев обычно колеблется от 100 до 200 лет. В таком буковом лесу встречаются обильно всходы и молодой подрост высотой до 0,5 м. Однако более высокие молодые буки отсутствуют, так как побеги их, просуществовав 1—3 года, отмирают. Поэтому создается впечатление, что в буковом лесу мы не имеем благонадежного подроста, и такая картина может продолжаться лет 50. Затем более старые буки, достигнув к этому времени 250-летнего возраста, начинают отмирать. Когда образуются прогалины от отмирания старых буков, то в них тот подрост, который все время был угнетен, а также и новый, начинает быстро расти.

Теперь буковый лес выглядит более разновозрастным, и этот период продолжается еще лет 100. К этому моменту мы будем иметь, следовательно, закончившимся процесс отмирания первоначального состава стволов, так как те буки, которые имели в начале 100 лет, сейчас достигают 250 лет, т. е. возраста, близкого к пределу жизни бука на лучших почвах данного района. Но в это время самые старые буки из нового поколения будут иметь до 100 лет, а наряду с ними будут буки и более молодые разных возрастов. В условиях возобновления наблюдается резкий перелом. Выпадать старые буки уже не будут, прогалины не возникают, а следовательно не может быть успешного роста новых всходов. Таким образом, опять пройдет около 150 лет, когда древостой будет расти без надежного подроста.

Мы видим, что в жизни описываемых насаждений буковых лесов наблюдается чередование двух периодов. В первый период (150-летний) возраст древостоя меняется сначала от 100 лет (в начале) и до 250 (в конце) и возобновление леса по существу не происходит. Всходы и молодые буки в это время хотя и появляются, но частью отмирают, частью владят свое существование, не поднимаясь сколько-нибудь значительно. Толчком к их росту могут быть лишь случайные выпадения из сомкнутого полога букового леса рядовых деревьев в силу исключительных причин (сильной бури и т. п.). Затем наступает второй период (приблизительно 100-летний), когда, с одной стороны, идет отмирание стариков, а с другой — энергичный рост молодняка на смену их. Таким образом, мы наблюдаем как бы чередование двух волн, приблизительно в 100 и 150 лет. При первой волне идет постепенное возобновление до некоторой степени по схеме, рассмотренной при описании первого типа возобновления первобытного леса; во время второй волны возобновление приостанавливается и наблюдается лишь рост леса.

Насколько часто в природе встречается эта форма самовозобновительного процесса древостоя, мы также пока еще не знаем. Возможно, при дальнейшем расширенном изучении возобновительного процесса выяснится, что в тех лесных фитоценозах, где мы обычно склонны признавать наличие постепенного, непрерывного процесса самовозобновления древостоя, в действительности имеется второй тип возобновления.

Для лесного биогеоценоза, когда возобновление древостоя идет по второму типу, тоже характерны циклическая динамика, но циклы значительно более длительные, исчисляемые десятками лет.

Если восстановительный процесс древостоя начинается после его полного или частичного уничтожения каким-либо катастрофически действующим фактором (например, рубкой древостоя, пожаром, ветровалом, массовым размножением вредителей) и если восстановление древостоя осуществляется той же древесной породой, то в течение онтогенетического развития древостоя состав других ярусов растительности и структура фитоценоза также меняются. Следовательно, меняются и все остальные компоненты биогеоценоза и взаимоотношения между ними и растительностью. При этом состав фитоценоза либо практически остается тот же, а меняется лишь его структура, либо частично меняется и состав его. В первом случае можно говорить лишь о циклической динамике лесного биогеоценоза, связанной с онтогенетическим развитием древостоя; во втором же — будем уже иметь кратковременные смены (сукцессии) биогеоценозов.

Говоря о разных формах динамики биогеоценозов, нельзя не отметить еще одну форму ее, а именно динамику, связанную в ряде случаев с подвижностью мозаичности напочвенного покрова, когда она обусловлена резко выраженным куртинным способом произрастания растений. В качестве примера можно привести тип соснового леса с папоротниковым (орляковым) покровом. Иногда орляк (*Pteridium aquilinum*) образует сплошной покров, иногда же растет куртинами, достигающими различных размеров, от нескольких до десятков квадратных метров. Куртины орляка, обычно разрастаясь по периферии корневищами, в старых своих частях постепенно отмирают, поэтому они все время кочуют по территории, занятой таким типом сосняка. Подобные кочующие куртины часто можно наблюдать в сосняках также у плауна (*Lycopodium complanatum*). Обычно куртина плауна, разрастаясь также по периферии, с течением времени отмирает в средней части. Она приобретает вид кругообразно замкнутой полосы, которая, все увеличиваясь, может достигать в диаметре многих метров. В каждой такой куртине, кроме доминирующего, создающего ее вида растений, встречаются и другие растения, только ей свойственные, т. е. флора ее в той или иной степени иная, чем вне куртины в том же типе леса. В куртинах и вне их не только иные состав и структура растительного сообщества, но иначе идет и почвообразовательный процесс, иное животное и микробное население, иные микроклиматические особенности, иные условия возобновления древесных ярусов. Таким образом, в биогеоценозическом отношении эти элементы мозаики могут значительно отличаться друг от друга. Эти элементы мозаики в описываемых случаях представляют очень динамическое явление, они перемещаются, кочуют по территории, занятой данным лесным биогеоценозом. Так как способность образовывать куртины или латки свойственна многим растениям лесного напочвенного покрова, такая синузидальная динамика лесного биогеоценоза нередка в лесах, будучи то более, то менее ясно выраженной и протекающая разными темпами. В некоторых случаях такая динамика смыкается с рассмотренной уже возобновительной динамикой, но отождествлять эти формы нельзя. Они определяются разными причинами.

Вообще синузидии биогеоценозов обычно представляют собой подвижное в пространстве явление (например, синузидии лишайников на стволах деревьев). Особенное внимание привлекают смены тех синузидий, которые Н. В. Дылис назвал парцеллами. Они относятся к сменам микрофитоценозов, в смысле П. Д. Ярошенко (1964). Эта парцеллярная динамика весьма интересна в теоретическом и практическом отношении и заслуживает дальнейшего глубокого и комплексного изучения.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ О ДИНАМИКЕ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ И КЛАССИФИКАЦИЯ ЕЕ ФОРМ

Подводя итог сказанному выше о динамике биогеоценозов, можно сделать следующие выводы.

1. Лесные биогеоценозы, как и всякие иные, всегда находятся в изменении, в динамике. Такое состояние их вызывается не только тем, что среда их существования, их как близкое, так и отдаленное окружение все время изменяются, но и потому, что не прекращаются взаимодействия между его компонентами. Эти взаимодействия носят противоречивый характер. Так, например, воздействие атмосферы на горную породу или образовавшуюся на ней почву меняет свойства последних. Поэтому если биогеоценоз был в той или иной мере приспособлен к определенным свойствам почвы, то теперь он должен вырабатывать новые формы приспособления, а тем самым начинает влиять по-новому и на почву, и на атмосферу. Такие соотношения имеются и среди других компонентов, так как все они взаимодействуют друг с другом.

Однако этот процесс осложняется еще тем, что каждый компонент данного биогеоценоза есть часть общего природного явления (за исключением почвы и подстилки), которое само развивается по своим закономерностям в силу свойственных ему внутренних противоречивых взаимодействий составляющих его элементов. Так, свойства атмосферы, входящей в состав данного биогеоценоза, претерпевают изменения благодаря развитию всей атмосферы Земли. Это же относится и к горной породе, воздействующей на почву, а через нее и на другие компоненты биогеоценоза, которая сама испытывает все время изменения в силу развития литосферы Земли. Органический мир (растения, животные, микроорганизмы) развивается и расселяется по своим закономерностям, как и образуемые им фито-, зоо- и микробоценозы. Таким образом, каждый биогеоценоз представляет собой арену в высшей степени сложных и разнообразных внутренне противоречивых процессов, которые и являются источником, движущей силой биогеоценозического процесса и процессов почвенно- и подстилочноэволюционных. Эти процессы протекают большей частью медленно, но они никогда не приостанавливаются и в конце концов ведут к сменам (сукцессиям) одних биогеоценозов другими.

Как было уже показано, в развитии лесного биогеоценозического покрова главную роль играют сукцессии фитоценозов; механизмом же всякой смены фитоценозов, а следовательно, и смены биогеоценозов в целом является вытеснение одних видов другими в процессе их межвидовой борьбы за существование, конкуренции. Если в эволюции органического мира, в процессе видообразования основная движущая сила — естественный отбор как следствие внутривидового соревнования как при внутривидовой, так и при межвидовой борьбе за существование (см. об этом подробнее Шмальгаузен, 1946; Сукачев, 1956, и др.), то в процессе смены одного биогеоценоза другим, естественно, основную руководящую роль играют межвидовые соотношения. Внутривидовые же соотношения, отражаясь некоторым образом на последних, оказывают на смены лишь некоторое влияние.

Все рассмотренные сложные противоречивые процессы приводят к тому, что биогеоценозический, в том числе и лесной покров Земли, находится всегда в движении, в развитии. Нет и не может быть остановившихся в своем изменении, устойчивых биогеоценозов. Если нет оснований говорить о «климаксе» в том смысле, как этот термин понимался ранее, да отчасти и теперь трактуется в зарубежных странах применительно к растительности, то еще меньше оснований пользоваться им в отношении биогеоценозического покрова и отдельных лесных биогеоценозов. Но так как темпы динамики биогеоценозов, как мы видели, очень различны и обычно

естественный процесс развития биогеоценотического покрова протекает вначале быстро, а затем замедляется, то по отношению к этой последней стадии его допустимо очень условное применение термина климакс. Однако и в данном случае лучше было бы говорить о выработавшихся биогеоценозе и биогеоценотическом покрове, памятуя в то же время, что и выработавшиеся биогеоценозы подвержены сменам, сукцессиям.

2. По направлению развития растительного покрова различают две формы его: прогрессивную и регрессивную (об этом подробнее см. Быков, 1957, стр. 272; Александрова, 1963).

Признаками прогрессивности считают, главным образом, усложнение организации и увеличение массы фитоценоза на единицу земной поверхности, лучшее использование среды существования, увеличение количества вещества и энергии, вовлекаемых фитоценозом в его биологический круговорот, что связано с более сильным изменением среды существования фитоценоза и др. Процесс эволюции организмов, как известно, характеризуется возрастанием их относительной независимости от среды, организмы как бы более эмансипируются от нее и приобретают относительно большую автономию в своем росте и развитии. Однако они все же не отрываются от среды, так как без нее не могут существовать; они лишь становятся способными более сильно перерабатывать среду в своих интересах и подчинять себе ее свойства. Фитоценозы, да и биоценозы в целом, также развиваются в этом направлении. Однако это лишь общая закономерность, и фитоценотический процесс не всегда идет в направлении прогрессивного развития. Наблюдаются случаи, когда поступательное движение фитоценотического процесса ведет в сторону, обратную указанным выше и считаемым прогрессивными признакам. Оно приобретает тогда регрессивный характер, т. е. ведет к упрощению организации, к уменьшению растительной массы, к худшему использованию среды и т. п.

По отношению к развитию биогеоценотического покрова также можно говорить о прогрессе и регрессе. Признаками прогрессивности в биогеоценологии надо считать также усложнение организации, структуры и более интенсивный, более глубоко и разносторонне захватывающий все компоненты биогеоценоза процесс обмена веществом между ними. Но этого нельзя сказать в такой же форме в отношении обмена веществом и энергией со средой. Надо различать две формы обмена веществом и энергией со средой: когда он ведет к накоплению вещества и энергии в биогеоценозе и когда он сопровождается их потерей. Если в первом случае можно говорить о прогрессивном направлении процесса, то во втором случае он будет уже носить регрессивный характер. В первом случае, как правило, развиваются лесные биогеоценозы, более полезные человеку, во втором ценность их уменьшается.

К сожалению, у нас еще мало таких исследований, которые осветили бы в полной мере процесс обмена веществом и энергией как внутри лесного биогеоценоза, так и между ними и средой. Поэтому установить ныне ряды прогрессивных и регрессивных сукцессий лесных биогеоценозов мы еще не можем. В качестве примеров прогрессивных сукцессий можно назвать смену травянистых биогеоценозов лесными при сингенетических сукцессиях биогеоценозов на новой земной поверхности, начинающей заселяться растениями, или смену ивово-тополевого биогеоценоза дубовым на пойме реки. Регрессивными сукцессиями можно считать эндодинамические процессы, приводящие к заболачиванию лесов и к смене лесных биогеоценозов болотными.

Нельзя не отметить, что И. М. Забелин (1960 и 1963) в довольно близком смысле понимает прогресс в развитии всей биосферы (называя, впрочем, ее «биогеносферой» — сферой возникновения жизни). Он пишет, имея в виду это развитие биосферы, о возрастании автономности биогеносферы, ее обособленности от космоса и от других частей земного шара, об увели-

чении в числе и конкретизации черт ее самостоятельности как природного образования, а также об активизации и усложнении взаимосвязей и взаимозависимостей между компонентами биогеносферы, в результате чего она становится все более целостным природным образованием.

3. Рассмотренные выше смены одних лесных биогеоценозов другими, за исключением смен катастрофического характера, протекают медленно, постепенно. Возникает вопрос, с какого момента этих изменений становится возможным говорить о произошедшей смене биогеоценозов, или точнее о возникновении биогеоценоза другого, нового типа.

Как было отмечено в вводной главе, новый тип биогеоценоза возникает в том случае, когда изменения всех или большинства его компонентов стали столь значительны, что качественно биогеоценоз стал другим, что существенно изменился и характер обмена веществом и энергией как внутри биогеоценоза (между его компонентами), так и между ними и другими явлениями природы. Хотя при этом иногда в настоящее время трудно дать строго объективные критерии для решения вопроса о том, появился ли новый тип лесного биогеоценоза или нет, так как процесс обмена веществом и энергией в биогеоценозах еще мало изучен, все же нет оснований преувеличивать трудности. Как правило, пользуясь указанными выше признаками, этот вопрос при полевых исследованиях может быть решен с достаточным основанием.

4. Формы динамики лесных биогеоценозов, следовательно, очень разнообразны. Классифицировать их можно различно, кладя в основу подразделения разные признаки.

Одним из наиболее наглядных признаков сукцессий растительного покрова является различная длительность их осуществления. Этот критерий и был использован рядом авторов в фитоценологии. (Подробнее см. обзор, данный Александровой, 1963). Так, Е. М. Лавренко (1959) разделяет все сукцессии на: 1) вековые, захватывающие значительные в геологическом смысле сукцессии и связанные с эволюцией материков и флоры; 2) длительные, растягивающиеся на десятки и иногда на сотни лет (например, смены березовых или сосновых лесов, возникающих в результате рубок на месте ельников, еловыми же лесами); 3) быстрые, происходящие в течение нескольких лет или немногих десятков лет (например, смены лесных биогеоценозов, связанные с возрастными изменениями древостоя); 4) катастрофические смены, когда в силу действия упомянутых выше внешних факторов извне (например, рубки древостоя, селевые потоки, пожары и т. п.) первоначальный лесной фитоценоз претерпевает внезапное сильное изменение или даже вовсе исчезает, и сингенез начинается снова.

Такое подразделение может быть применимо и к лесным биогеоценозам. По этому признаку можно различать следующие биогеоценозотические сукцессии лесов: вековые, длительные, быстрые и катастрофические. Такая классификация может иметь и практическое значение.

Также наглядна классификация сукцессий, основанная на тех почвенно-грунтовых условиях (или, как говорят лесоводы, на лесорастительных условиях) при которых происходят данные сукцессии (Клементс, Г. Ф. Морозов и др.).

Боле целесообразно, однако, в основу классификации различных форм динамики лесных биогеоценозов, как и фитоценозов, положить причины, их вызывающие. Тогда эта классификация примет следующий вид.

А. Циклическая (периодическая) динамика лесных биогеоценозов. (Обратимые изменения лесных биогеоценозов.)

- 1) Суточные изменения биогеоценозов.
- 2) Сезонные изменения биогеоценозов.
- 3) Погодные (погодичные) изменения биогеоценозов.

- 4) Изменения биогеоценозов в связи с процессом возобновления и ростом древесной и другой растительности:
- а) равномерный возобновительный процесс древесной растительности;
 - б) неравномерный (волновой) возобновительный процесс древесного;
 - в) синузальная динамика, в частности динамика парцелл.
- Б. Динамика лесного биогеоценозического покрова Земли, или сукцессии лесных биогеоценозов.
- I. Автогенные (необратимые) сукцессии биогеоценозов (развитие лесной фитогеосферы, лесной биогеоценогенез).
1. Сингенетические сукцессии биогеоценозов.
 2. Эндогенные (эндодинамические) сукцессии биогеоценозов.
 3. Филогенетические сукцессии биогеоценозов:
 - а) фитофилогенетические сукцессии биогеоценозов;
 - б) зоофилогенетические сукцессии биогеоценозов.
- II. Экзогенные (обратимые и необратимые) сукцессии биогеоценозов.
1. Гологенетические (необратимые) сукцессии биогеоценозов:
 - а) климатогенные сукцессии биогеоценозов;
 - б) геоморфогенные сукцессии биогеоценозов;
 - в) селектоценогенетические, или ареогенные, сукцессии биогеоценозов:
 - а. фитоареогенные сукцессии биогеоценозов,
 - б. зооареогенные сукцессии биогеоценозов.
 2. Локальные (обратимые и необратимые) катастрофические сукцессии биогеоценозов:
 - а) антропогенные сукцессии биогеоценозов;
 - б) зоогенные сукцессии биогеоценозов;
 - в) пирогенные сукцессии биогеоценозов;
 - г) ветровальные сукцессии биогеоценозов;
 - д) сукцессии биогеоценозов, вызванные селевыми потоками, оползнями, внезапными размывами и т. п. причинами.

Для циклических изменений лесных биогеоценозов характерно периодическое возвращение их в состояние, практически однородное с исходным, хотя, понятно, абсолютного тождества между ними нет. Например, даже после суточного изменения биогеоценоза он, как было отмечено выше, полностью не будет тем же, чем был сутки назад, хотя мы его считаем тождественным. Такие изменения не могут быть названы сукцессиями в том смысле, который был дан этому термину выше. Эта категория естественно охватывает все изменения, которые совершаются в течение суток, годовых сезонов, а также зависят от погоды разных годов и, наконец, от самовозобновительного процесса растительного покрова, главным образом древостоя.

Сукцессионные изменения лесных биогеоценозов характеризуются возникновением биогеоценозов другого типа. Чаще всего такие изменения биогеоценозов оказываются необратимыми, но в некоторых случаях, спустя то более, то менее длинный промежуток времени, в связи с устранением причины, вызвавшей смену биогеоценозов, восстанавливается биогеоценоз исходного типа. Тогда динамический процесс имеет обратимый характер.

Крупное подразделение изменений биогеоценозов составляют те, которые вызваны внутренними противоречивыми взаимовлияниями компонен-

тов, всегда действующими в них и являющимися источником движения, саморазвития лесного биогеоценотического покрова. Сюда относятся, как сказано было выше, сингенез и эндогенез биогеоценотического покрова.

Изменения же лесных биогеоценозов под влиянием причин, действующих извне, т. е. экзогенные сукцессии, составляют второе крупное подразделение. В него входят две группы сукцессий.

Одна из них объединяет сукцессии, обусловленные изменениями компонентов биогеоценозов, в свою очередь, зависящими от изменений природного фактора, к которому принадлежит данный компонент в широком масштабе, охватывая большие территории, иногда даже в планетарном масштабе. К этой группе принадлежат сукцессии, вызываемые общим изменением климата (климатогенные); сукцессии, которые в силу общих геологических процессов меняют экотопы биогеоценозов через изменение геоморфологических условий (тектонические и другие движения земной коры, суффuzionные процессы, разработка речных долин и эрозионные процессы, осушительные и оросительные мероприятия и т. п.). Эти сукцессии необратимы. Они часто протекают медленными темпами, и тогда их можно отнести к вековым сукцессиям. К этой же группе надо отнести сукцессии, связанные с процессами расселения растений и животных, когда новый вид или новые виды их, расселяясь, внедряются в данный биогеоценоз, вытесняют некоторых его аборигенов и этим меняют весь биогеоценоз в целом. Этот процесс связан с историей формирования, сложения растительных сообществ, который был назван ранее селектоценогенезом (Сукачев, 1944). Он может происходить не только в фитоценозе, но и в зооценозе, т. е. может быть не только фитоселектоценогенезом, но и зооселектоценогенезом (в совокупности его можно назвать биоселектоценогенезом).

Сукцессии, вызванные этими процессами и охватывающие целые типы биогеоценозов, можно назвать фито- и зооареогенными. Они необратимы и, протекая то более медленно, то более быстро, приближаются часто к вековым сменам.

Бывают и такие случаи, когда организмы, входящие в определенный тип биогеоценоза, в котором абиогенные компоненты остаются весьма продолжительное время в неизменном виде, успевают в силу видообразовательных процессов измениться настолько, что превращаются в другие виды с особыми новыми свойствами, и тогда они меняют тип биогеоценоза. Такие процессы могут происходить лишь там, где климатические факторы остаются веками неизменными, и при этом имеются территории, которые сохраняют свои экотопы практически также неизменными очень длительное время. В природе такие условия, видимо, встречаются очень редко, так как при длительном промежутке времени экотопы успевают измениться под влиянием тех или других причин. Сукцессии, вызванные этими факторами, мы называем фито- и зоофилогенными. Есть основание предполагать, что они происходили в ряде мест юго-восточной Азии. Эти сукцессии надо отнести к вековым; они также необратимы. Они связаны с тем явлением, которое получило название филоценогенеза (Сукачев, 1944) и зависит от филогенетического развития видов, составляющих биоценоз.

Однако часто виды изменяются в самом процессе их расселения, и тогда биоценогенез, т. е. формирование новых биоценозов с новыми взаимоотношениями между организмами, а следовательно, и с абиогенными компонентами биогеоценозов, нельзя отделить от процесса селектоценогенеза. В этом случае селектоценогенетические (ареогенетические) сукцессии биогеоценоза сливаются с филоценогенетическими.

Наконец, последнюю крупную группу сукцессий составляют смены биогеоценотического покрова, носящие местный, локальный характер. Они обычно внезапно начинаются и быстро протекают, будучи вызваны каки-

ми-либо коротко, но сильно действующими причинами. Такие смены часто выделяются под названием катастрофических. Они действуют лишь на данный лесной биогеоценоз или на группу относительно близко расположенных биогеоценозов. После внезапного уничтожения или сильного нарушения лесного биогеоценоза на остатках его относительно быстро развивается производный лесной биогеоценоз или, при уничтожении древостоя или всего растительного покрова, начинается вновь сингенетический процесс. Эти сукцессии могут вызываться различными причинами. На первое место надо поставить воздействия человека, о мощности и широком распространении которых было сказано выше (рубки, распахка и вообще уничтожение первичного растительного покрова и создание вместо него нового рода насаждений, вытаптывание растительности и т. п.), т. е. смены антропогенные. К этой же группе надо отнести сукцессии лесного покрова, возникающие под влиянием пожаров в лесу, независимо от того, вызваны ли они человеком или естественными причинами. Такие же смены в лесу могут вызвать ветровал, селевые потоки, внезапные оползни торной породы и т. п. причины.

Более сложным является вопрос о том, к какой группе отнести сукцессии, обусловленные сильным воздействием животных, в частности размножением вредителей (например шелкопрядов, короедов, саранчи и т. п.). К только что рассмотренной группе, безусловно, принадлежат и те сукцессии, которые вызываются пастьбой домашнего скота. Когда же животные, которые обычно входят в том или ином ограниченном количестве в состав зооценотического компонента лесного биогеоценоза, размножаясь в известные периоды в очень сильной степени, приводят к гибели и древостоя и к сукцессии лесного биогеоценоза, то такого рода сукцессии надо считать эндогенными. Однако их, понятно, нельзя отнести к сменам, связанным с саморазвитием лесных биогеоценозов, так как они, в сущности, извращают естественный процесс развития лесного биогеоценотического покрова. В конечном счете такого рода сукцессии, связанные главным образом с инвазией вредителей, вызывают появление короткопроизводных лесных биогеоценозов. Они обратимы. Поэтому более правильно будет относить их к этой последней, локальной, катастрофической группе сукцессий.

Однако надо иметь в виду, что в ряде случаев наблюдаемое изменение биогеоценозов нелегко отнести к одному из основных подразделений динамики их, т. е. к сукцессиям или не к сукцессиям. К такому случаю, например, можно отнести изменение биогеоценоза, связанное с изменением погоды, т. е. климатических условий в различные годы (погодная или погодичная динамика). Если изменения климата затягиваются на несколько лет, следующих друг за другом, то изменения в лесном биогеоценозе становятся столь значительными и настолько относительно устойчивыми, что возникает основание говорить уже о появлении лесного биогеоценоза другого типа, который сохраняет свои особенности даже при наступлении годов с прежними погодными, климатическими условиями. В этом случае можно и должно говорить о происшедшей сукцессии лесных биогеоценозов. Однако дать вполне четкие, абсолютные критерии для установления того, появился ли новый тип лесного биогеоценоза или нет, часто бывает трудно. Поэтому всегда остается возможность расхождения во взглядах исследователей.

Не исключена возможность и того, что часто следующие (хотя бы и с промежутками) однородные погодичные смены погоды отражаются на лесном биогеоценозе так сильно и вызывают такие изменения, что в течение нескольких таких периодов приводят уже к сукцессии биогеоценозов. В этом случае можно сказать, что погодная динамика биогеоценозов подготавливает их к смене. На это явление, в частности, обратил внимание Ярошенко (1961) применительно к смене фитоценозов.

Можно привести еще следующий пример, когда циклическую динамику лесных биогеоценозов не легко отграничить от их сукцессий. После рубки древостоя или его уничтожения каким-либо другим катастрофически действующим агентом, как правило, с течением времени восстанавливается прежний тип леса. Однако не всегда сразу восстанавливаются все прежние признаки первичного лесного биогеоценоза. При изменении биогеоценоза он проходит стадии, которые в природе могут существовать и как самостоятельные типы лесных биогеоценозов. Так, К. В. Киселева (1962) описывает возрастные смены ельников на северо-западе Московской области, когда они, восстанавливаясь после рубки или пожара, последовательно проходят уже во взрослом состоянии стадии ельника-кисличника и ельника сложного с участием лещины. Но последние, как известно, нередко встречаются как уже сложившиеся, длительно существующие типы ельников.

И. Д. Ярошенко (1961) называет сукцессиями только местные смены фитоценозов, не охватывающие больших территорий и вызываемые только местными причинами. Местные смены, называемые им также частными сменами, он разделяет на: А) природные смены: 1) последовательные: а) эндоэкогенетические, б) гологенетические; 2) внезапные смены: а) климатогенные, б) эдафогенные, в) биогенные; Б) антропогенные смены: 1) последовательные; 2) внезапные. Под общими же сменами он подразумевает смены, связанные с общей историей растительного покрова, обусловленные геолого-историческим развитием ландшафтов.

Под эволюцией ценозов он подразумевает выработку новых, ранее не существовавших типов растительных сообществ, т. е. процесс, упомянутый уже выше и называемый ценогенезом. В сущности, его система смен фитоценозов мало отличается от предлагавшейся мной (Сукачев, 1944). Однако я предпочитаю придерживаться выше данной системы динамики как фитоценотического покрова, так и лесного биогеоценотического покрова.

Принимая приведенную систему динамики лесного биогеоценотического покрова, надо иметь в виду следующее.

1). Хотя первая категория циклических изменений и охватывает, как сказано было выше, обратимые изменения, но в то же время в них всегда протекает процесс автогенных смен, никогда не прекращающийся, пока есть живое население данной территории, т. е. процесс биогеоценогенеза. Могут одновременно происходить и гологенетические сукцессии. Но так как те и другие протекают медленно, мы их не замечаем на фоне резко бросающихся в глаза различных циклических изменений.

2. Между гологенетическими и локальными сукцессиями не всегда возможно провести резкую разницу, как это уже отчасти выше отмечалось.

3. Надо особенно подчеркнуть, что в каждом конкретном случае обычно наблюдаемая смена является результатом одновременного действия нескольких причин, и различные формы смен накладываются одна на другую. Однако, как правило, какая-либо одна причина в данный момент доминирует. Чтобы иметь возможность управлять изменениями биогеоценозов в интересах народного хозяйства, необходимо разносторонне проанализировать наблюдаемую смену и выделить причины, ее вызывающие, оценив значение каждой из них.

ПРИНЦИПЫ ПОСТРОЕНИЯ КЛАССИФИКАЦИИ
ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Несмотря на молодость биогеоценологии как науки и на общую слабую пока изученность основных свойств биосферы, в последнее время в литературе отмечается значительный интерес к проблеме типологии и классификации биогеоценозов, особенно применительно к лесу. В широком плане эта проблема обсуждалась на специальном симпозиуме IX Международного ботанического конгресса в 1959 г., в докладах Хиллса, Роу, Овингтона, Сукачева, Крайна, Дансероу и др. («*Silva Fennica*», 1960, № 105). Отдельные аспекты ее рассматривались в том же году на совещании по вопросам классификации растительности Урала в докладах В. Б. Сочавы, Н. В. Тимофеева-Рессовского, А. Г. Долуханова («Вопросы классификации растительности», 1961).

По мнению большинства исследователей, биогеоценологическая классификация лесов объективно может дать более глубокую и разностороннюю характеристику природы леса, чем, например, фитоценологическая, и может служить базой для согласования взглядов различных лесотипологических школ. Последняя мысль особенно привлекала внимание в докладах и в дискуссии Международного симпозиума по лесной типологии.

Практическое решение проблемы классификации экосистем (биогеоценозов) одни исследователи видят в объединении характеристик растительности, животного мира и среды их обитания на локальных и региональных уровнях, т. е. в рамках природного районирования (Halliday, 1937; Hills, 1952, 1961; Rowe, 1959; Coaldrake, 1961; Сочава, 1961), другие — в дифференциации биогеоценологической классификации, начиная со ступени «группа типов биогеоценозов», на самостоятельные части, раздельно отражающие черты растительности и экотопов (Долуханов, 1959, 1961), третьи — в систематизации разнообразия биосферы на базе типологии биогеоценологического обмена веществом и энергией (Сукачев, 1947, 1949; Тимофеев-Рессовский, 1959, 1961; по-существу, также Ovington, 1961).

Если исходить из представления о биогеоценозе как качественно особом явлении природы, главную специфику которого составляет взаимосвязанный метаболизм его компонентов, подход Сукачева и Тимофеева-Рессовского к классификации биогеоценозов следует считать принципиально более правильным.

Применительно к лесам этот подход должен привести в конечном счете к системе лесов мира, построенной на учете степени близости их подразделений по характеру обменных процессов веществом и энергией между компонентами биогеоценоза, или иначе, пользуясь терминологией Н. В. Тимофеева-Рессовского (1961), на типологии геохимической работы биогеоценологических систем. Само собой разумеется, что классификация должна

быть целостной и по принципу выдержанной во всех своих ступенях. Никак нельзя согласиться с мнением, что «более или менее полная и разносторонняя биогеоценотическая классификация должна состоять, по крайней мере, из *трех самостоятельных частей* (подчеркнуто нами.— Н. Д.); классификации биоценозов, классификации сукцессионных циклов развития и классификации физико-географических условий произрастания» (Долуханов, 1959). Биогеоценоз — не сумма биоценоза и среды, а целостное и качественно обособленное явление природы, действующее и развивающееся по своим собственным закономерностям, основу которых составляет метаболизм его компонентов, совершающийся под действием солнечной радиации.

В связи с этим классификация биогеоценозов может строиться только как классификация природных единств, а не механических сумм, и на основе признаков, присущих этим единствам, а не отдельным их компонентам. Не может быть поэтому биогеоценотических классификаций растительности (Долуханов, 1957), почв или животного мира и т. п., правомерна только биогеоценотическая оценка роли этих составляющих в метаболизме и развитии биогеоценозов.

Опыта построения биогеоценотических классификаций на основе типологии биогеоценотического обмена еще нет, хотя имеются методически интересные для их разработки системы типов биологического круговорота элементов, типов физико-географической среды, типов территории, геохимических типов ландшафтов, развиваемые рядом исследователей (Вильямс, 1936; Григорьев, 1938, 1939, 1942; Гожев, 1945, 1946, 1956; Перельман, 1960) на сходной с биогеоценологией основе — обмен (баланс, интенсивность) материей и энергией между составляющими физико-географической оболочки земного шара.

Ряд предлагаемых на этой основе указанными исследователями подразделений может быть даже непосредственно использован при построении биогеоценотических классификаций.

Еще больше возможностей для создания биогеоценотических классификаций на основе непосредственных индексов биогеоценотического метаболизма обещают усилившиеся за последнее время как у нас, так и за границей исследования по изучению материального обмена между отдельными компонентами биосферы. Особенно быстро накапливаются данные по круговороту веществ в системе растительность — почва. В лесном почвоведении эта тема стала едва ли не ведущей при всех современных исследованиях. Обобщение и сравнение получаемых материалов позволяет проводить четкие границы в характере круговорота ряда веществ не только между столь различными типами биосферы, как тундра, лес, степь, пустыня (Базилевич, 1955; Перельман, 1960, 1961), но и между более мелкими подразделениями ее, например, между сложными и зеленомошными ельниками, разного типа сосняками и др. (Смирнова, 1951а, б, 1952; Ремезов, Смирнова, Быкова, 1949; Ремезов, Быкова, Смирнова, 1959). Появляются отдельные работы, посвященные оценке и энергетической стороны биогеоценотического метаболизма (Ovington, 1961; Молчанов, 1961а, б; Ovington а. Heitkampff, 1960). Исследования Овингтона показали, например, существенные различия в накоплении энергии между экосистемами хвойных и лиственных лесов.

Конечно, накопленных данных пока еще явно не достаточно для фундаментального решения проблемы классификации биогеоценозов Земли и предстоит очень длительная работа по накоплению исходных материалов по всем сторонам биогеоценотического метаболизма. Однако возможность решения ее в указанном плане добытые материалы определяют уже достаточно четко и ясно. И можно думать, что при взятых темпах и размахе работ это уже не за горами.

В настоящее же время, ввиду недостатка прямых данных о масштабах,

интенсивности и направлении материально-энергетического обмена в биогеоценозах Земли, при попытках построения биогеоценологических классификаций возможно использовать ряд косвенных признаков биогеоценологического обмена, внешне хорошо выраженных и ясно и убедительно связывающихся с главным биогеоценологическим процессом. Таких признаков можно выбрать достаточно много, что, несмотря на досадное отсутствие в большинстве случаев прямых индексов обмена, дает широкую возможность взаимоконтроля выводов на всех ступенях классификации. Уместно использование, в частности, таких показателей, как: радиальная мощность биогеоценологического слоя; продолжительность и ритмика биогеоценологического обмена, и в частности и в особенности вегетации растительности и жизнедеятельности фауны; теплообмен; влагообмен; запасы живого вещества; текущая производительность и характер органической продукции; скорость и специфика его разложения; масштабы и формы отчуждения части вещества и энергии из текущего круговорота с накоплением их в древесине, торфе, подстилке, гумусе; соотношение и режимы нисходящих и восходящих токов в почве; направление, скорость и химизм выносов продуктов жизнедеятельности биогеоценозов через почву; дыхание почвы; аэрация и ее режим; температура почвы; ритмика и масштабы привноса в биогеоценоз вулканических продуктов, пыли, солей, речных и морских наилок; рельеф.

Одни из перечисленных признаков касаются крупных сторон обмена, другие, наоборот, деталей, что дает возможность разработки классификационной системы биогеоценозов на одном принципе во всех звеньях.

Касаясь принципов классификации биogeосферы, нельзя не подчеркнуть, что, в отличие от таких понятий, как физико-географическая оболочка (А. А. Григорьев), геохора (Ю. П. Бяллович), эпигенема (Р. И. Аболит), биogeосфера не имеет глобального распространения, а занимает только ту часть земной поверхности, на участках которой хотя бы на короткий срок в процессах обмена (круговорота, миграций) веществ и энергии активно и закономерно действует (но не просто присутствует в виде зачатков, или случайно забредших или занесенных организмов) живое вещество. В отличие от ландшафтов, хор, типов территории, эпигенов и т. д., биогеоценозы не могут быть в годичном цикле постоянно безжизненными. Из биogeосферы поэтому должны быть исключены: вечные льды и снега, некоторые разности горячих песчаных пустынь, особо соленые водоемы (?), молодые лавовые поля, молодые сели, молодые осыпи и размывы, молодые аллювии, многие песчаные и галечные пляжи морских побережий, промышленные карьеры, полотно железных и других дорог, городские территории (за исключением садов, парков, скверов). Значительно уже биogeосфера указанных выше понятий и в радиальном направлении. В. Н. Сукачев (1960) считает, что радиальная граница биogeосферы должна совпадать с верхним и нижним пределами фитogeосферы в понимании Е. М. Лавренко (1949), которая обнимает нижний слой тропосферы, как пронизанный растениями, так и выше полого последних на несколько десятков метров (10—30 м), и почву с подпочвой. Теоретически, вероятно, правильнее было бы ограничивать вертикальную толщу биogeосферы теми слоями тропосферы и литосферы, где исчезает специфика горизонтальной анизотропности биогеоценологического метаболизма, но, к сожалению, фактических данных об этом у нас еще нет. Для целей практической дифференциации биogeосферы на однородные природные индивидуумы — биогеоценозы, вероятно, целесообразнее принимать во внимание не всю толщу биogeосферы, а внешне более резко ее очерченную часть — фитосферу, в смысле В. Б. Сочавы, и почву.

Хотя биогеоценогенез идет на Земле непрерывно с отдаленных геологических времен, далеко не на всех участках современной биogeосферы мы встречаем сейчас полноразвитые и в полную меру «работающие» дей-

связующие) биогеоценозы. Даже в оптимальных для жизни условиях водно-теплового обмена встречаются участки, слабо заселенные растениями и животными в силу молодости субстрата: зарастающие аллювии, отмели, зарастающие растениями осыпи, размывы, дюны, лавы, рифы и т. п. Биогеоценоотический комплекс здесь еще недоразвит, структура и связи в нем еще не устоялись, обмен функционирует неполно, особенно ослаблено биологическое плечо круговорота. В связи с этим целесообразно различать *зрелые*, или сложившиеся биогеоценозы с хорошо выработавшимися и действующими через обмен связями и структурами и *молодые*, недоразвитые в этом отношении хоры. По происхождению целесообразно различать *коренные* биогеоценозы, сформировавшиеся на той или другой хоре в ходе естественного исторического развития и отличающиеся особенно глубокими и устойчивыми адаптациями между компонентами биогеоценоза, и *производные* биогеоценозы, возникающие на месте первых в силу разнообразных нарушений нормального течения биогеоценогенеза, часто с коренной перестройкой всех взаимодействий и биогеоценоотического обмена, что особенно резко проявляется в искусственно создаваемых человеком посевах и посадках, с применением высокой агротехники — культурбиогеоценозах.

Среди естественных биогеоценозов есть состоящие из полного набора биогеоценоотических компонентов (атмосферы, литосферы, педосферы, растительности, животного и микробного населения) и отличающиеся поэтому особо сложным биогеоценоотическим метаболизмом и наиболее сложной морфологической структурой — *полночленные* биогеоценозы и биогеоценозы, лишенные какого-нибудь компонента, с обедненной структурой и упрощенным обменом (например, без почвы, без атмосферы, без растительности) — *неполночленные* биогеоценозы. Последние закономерны для водного сектора биогеоценоотической сферы, где нет почвы, а за отдельными исключениями и атмосферы (*биогидроценозы*), но встречаются и на суше (например, биогеоценозы птичьих базаров, где нет растительности, если не считать выбрасываемых морем на скалы водорослей, и где поэтому нет сбалансированного *in situ* автотрофно-гетеротрофного циклов биологического круговорота). К этой же категории тяготеют прибрежно-водные биогеоценозы и торфяноболотные биогеоценозы, где отсутствует такой компонент, как почва, и, возможно, некоторые другие.

Важно обратить внимание на то, что как среди водных биогеоценозов, так и особенно среди биогеоценозов суши есть такие, в которых автотрофное живое вещество развито сплошной и плотной массой и где, в силу этого, не только очень мощно протекает биологический круговорот веществ и энергии, но вообще все стороны биогеоценоотического взаимообмена *полностью* опосредованы и преобразованы фитоценозами. В таких биогеоценозах в сущности совершенно нет *прямой связи*, а стало быть и *прямого обмена* между, например, атмосферой и литосферой. Их контакт и взаимодействие целиком контролируются и изменяются деятельностью зеленого ковра растений. Таковы биогеоценозы леса, луга, болота. Наряду с такими биогеоценозами, которые можно было бы назвать *биологически закрытыми*, широко распространены биогеоценозы с очень ограниченной массой живого вещества автотрофов, распределенной на хоре не сплошь, а пятнами, или диффузно. Они отличаются пониженной интенсивностью биологического круговорота, резко ослабленным влиянием его на общий биогеоценоотический обмен и *постоянным прямым контактом и прямым обменом* между атмосферой и почвой или вообще субстратом. Такие биогеоценозы характерны, с одной стороны, для разнообразно пессимальных для жизни территорий (жаркие и холодные пустыни, каменистые высокогорья и т. п.), с другой — для первых этапов развития биогеоценогенеза на геологических молодых субстратах. Такие биогеоценозы можно назвать *биологически открытыми*.

По особенностям своей структуры и характера биогеоценотического метаболизма вся биогеосфера разделяется на два обширных сектора (отдела, поля, системы): сухопутный и водный. Возможно обособление и промежуточной прибрежно-водной зоны биогеосферы.

Учитывая направленность настоящей книги, мы не будем останавливаться на возможных подразделениях водного отдела биогеосферы, биогеоценотически к тому же почти не изученных, а ограничимся рассмотрением только сухопутной ее части.

В большом разнообразии биогеоценотического покрова суши прежде всего обращает внимание дифференцировка его по толщине (радикальной мощности) того слоя земной оболочки, в котором разворачивается главный биологический метаболизм в атмосфере и почве (мощность ландшафта, по Перельману) и по *плотности* его заселения автотрофными организмами (по степени биологической закрытости). Чем толще этот слой и чем гуще, плотнее он заселен организмами, тем больше его биомасса и тем сильнее роль живого вещества не только в общем обмене, но и во влиянии его на взаимодействие между собой других компонентов биогеоценозов.

Толщина этого слоя на суше колеблется от миллиметров, сантиметров (например, на скалах среди накипных лишайников) и десятков сантиметров (например, в моховых и лишайниковых тундрах, на пустошных лугах и т. п.) до метров (в степях, на лугах, в зарослях альпийских и других кустарников, в криволесьях), десятков и даже сотен метров (в лесах). На дифференцирующее значение данного признака для «живой пленки» Земли обращал внимание В. И. Вернадский (1926); под названием «мощности ландшафта» этот признак был использован А. И. Перельманом (1960) при разработке основ геохимической классификации ландшафтов. Не все подразделения биогеосферы могут быть, конечно, отличны по данному признаку, но для интересующего нас сейчас лесного типа ее он очень четко и наглядно или, пользуясь терминологией Ю. К. Ефремова (1960), предствительно обособляет данный тип от всего остального разнообразия биогеосферы.

Наряду с этим для лесного типа биогеосферы характерны в сравнении с другими ее разновидностями еще некоторые специфические черты, отражающие в той или другой степени особенности биогеоценотического метаболизма в лесах.

1. Хорошо сбалансированный тепло-влагообмен. Коэффициент увлажнения, по Н. Н. Иванову (1948), здесь равен 1 или больше.

2. Максимальная и *круглогодовая* опосредованность живым веществом контактов радиации, воды и газов атмосферы с литосферой и максимальное и *круглогодное* изменение внутреннего климата биогеоценозов, тогда как в большинстве других типов биогеосферы наблюдается в этом отношении четкая периодичность.

3. Максимально выраженное отчуждение части вещества и энергии из годовичного биологического круговорота (в результате аккумуляции их на длительные сроки в древесине стволов, ветвей, корней, в коре, а в отдельных случаях в листьях) в виде наивысших в биогеосфере запасов живой растительной массы, измеряемой сотнями и тысячами центнеров органического вещества на гектар (сухой вес), против единиц и десятков центнеров в других типах биогеосферы.

4. Подчеркнуто выраженное преобладание надземных запасов органического вещества над подземными — в 3—4 раза. Этой чертой лесные биогеоценозы четко отличаются, например, от степных и пустынных биогеоценозов, где соотношение надземных и подземных масс фитоценоза имеет обратный характер — в степях корней больше, чем надземных частей, в 2 раза, в пустынях в 3 раза (Базилевич, 1955).

5. Повышенная подвижность почвенных растворов и повышенный вынос части легкорастворимых элементов минерального питания с водами за пределы биогеоценозов суши.

6. Доминирование грибных аэробов в процессах разложения органического вещества и высвобождения энергии и минеральных соединений — обстоятельство, особенно подчеркиваемое В. Р. Вильямсом (1936).

7. Доминирование в превращениях почвенного азота процесса аммонификации.

8. Наличие специфической подстилки, являющейся следствием некоторой замедленности в условиях леса разложения органического опада, поступающего на почву как из текущего прироста растений, так и из отчужденного ранее многолетнего запаса органического вещества, главным образом деревьями и кустарниками.

Возможно, что в ходе дальнейших обобщений отыщутся еще и некоторые другие специфические для лесных биогеоценозов черты, однако правильное решение этой задачи может быть достигнуто только через углубленное сравнительное изучение всех вообще разновидностей биосферы с синтезом получающихся данных в единой для суши биогеоценологической классификации.

Лесной тип биосферы занимает огромные площади и, естественно, очень неоднороден по условиям, характеру и формам проявления биогеоценологического метаболизма, однако по современному состоянию фактических материалов мы еще очень далеки от реальной возможности распределить это разнообразие лесных биогеоценозов в виде стройной системы соподчиненных единиц.

Ниже приводятся отдельные примеры возможного решения биогеоценологической классификации лесов для различных ее ступеней на основе системы перечисленных выше «представительных» признаков биогеоценологического метаболизма в целом или отдельных его частей. Среди этих признаков особо важное место следует отнести *ритмике биогеоценологического обмена*. Наиболее отчетливо этот показатель фиксируется в ходе годичного развития фитоценоза и в годичном ходе тепла и влаги, но может проследиваться в «поведении» и других компонентов (например, фауны, почвы). Систематическое значение данного признака действительно для всех ступеней биогеоценологической классификации лесов, однако с особенной четкостью его дифференцирующее значение выступает на самых высоких уровнях классификации. Так, на основе данного признака лесной тип биосферы очень естественно расчленяется на два подтипа:

1) леса с равномерно непрерывным в годичном цикле биогеоценологическим метаболизмом, благодаря более или менее непрерывному и равномерному поступлению в биогеоценозы тепла и влаги;

2) леса с более или менее отчетливо выраженным прерывистым биогеоценологическим метаболизмом, благодаря паузам в притоке тепла или влаги.

Первому подразделению отвечают леса постоянно влажных экваториальных и тропических районов земного шара, очень хорошая обобщающая биогеоценологическая характеристика которых дана в работах А. А. Григорьева (1938, 1939) и А. Д. Гожева (1946, 1956).

Второму подразделению отвечают, во-первых, все леса умеренных широт, и, во-вторых, большая часть лесов тропического и субтропического поясов Земли, испытывающих значительные перерывы в поступлении осадков, а в горах и тепла.

Оба подтипа лесной биосферы очень разнообразны и могут быть разделены на многие более однородные по своему метаболизму таксоны. Отметим для примера, что с биогеоценологической точки зрения среди лесов первого подтипа (с равномерно непрерывным в году обменом) хорошо различаются на уровне группы классов следующие категории.

1. Влажнотропические и экваториальные леса, или гилеи, с их наиболее равномерным и интенсивным тепло- и влагообменом, особо высокой продуктивностью и непрерывной обменной активностью фитоценозов, наиболее интенсивным и глубоким выветриванием в почве в силу непрерывности и мощности нисходящего тока влаги, крайне быстротечным и полным разложением органического опада, совершенно не успевающего накапливаться сплошной подстилкой на поверхности почвы. Весь биогеоценоотический обмен в лесу идет под преимущественным влиянием лесной растительности.

2. Мангровые леса, резко выделяющиеся тем, что часть суточного обмена между компонентами их биогеоценозов идет в воздушно-сухопутной среде, а часть в воздушно-водной, благодаря ежесуточному затоплению участков этой группы морской водой; по этой же причине почвы в строгом смысле слова здесь нет, заменяющий же ее субстрат образован морскими наилками, всегда пересыщен соленой водой, плохо аэрируется и имеет повышенное содержание сульфатов и хлоридов натрия и сероводорода, обильно насыщающего воду и грунт. По характеру обменных процессов стоят на грани сухопутного и водного секторов биогеосферы.

3. Заболоченные тропические леса, или, по другой терминологии, лесные тропические болота. Как биогеоценоотические системы выделяются накоплением и малой подвижностью очень кислой почвенной влаги, резко выраженным недостатком кислорода в почвах и грунтах, замедленным разложением органического вещества с аккумуляцией его на поверхности земли в виде слоя мокрого древесно-травяного торфа иногда значительной мощности.

В таком же ранге могут быть намечены и некоторые другие категории подтипа биогеоценоотически равномерно функционирующих лесов.

В лесах с прерывистым биогеоценоотическим метаболизмом четко могут быть различены:

1. Группа классов со спадом биогеоценоотического метаболизма, обусловленным периодическим прекращением притока влаги (гидропериодические леса).

2. Группа классов с глубокой биогеоценоотической паузой, вызванной сменой теплого периода года холодным (термопериодические леса).

К первой группе относятся саванные, муссонные тропические, отчасти муссонные субтропические леса. Благодаря непрерывности теплого времени года пауза биогеоценоотического обмена здесь не имеет характера глубокого и всеобщего оцепенения. Даже наиболее чувствительный к притоку влаги компонент — растительность — не свертывает полностью свою метаболическую деятельность на сухое время года. Даже к концу сухого периода, когда запасы доступной влаги в почве кажутся совсем исчерпанными, многие растения не сбрасывают листьев и продолжают, хотя и в замедленном темпе, функционировать. Сплошь и рядом в это время можно наблюдать обильное цветение многих деревьев и кустарников и даже рост побегов. Не прекращаются также работа фауны и течение почвенных процессов (дыхание, движение растворов в связи, например, с нисходящими токами влаги и др.). Во влажные же периоды биогеоценоотический метаболизм в лесах данной группы разворачивается в масштабах и со скоростью, вероятно, не уступающих подтипу лесов с равномерно непрерывным метаболизмом.

Иной характер имеет прерывистость биогеоценоотического обмена в группе лесов с паузой, обусловленной сменой теплого времени года холодным. Наступление устойчивых холодов практически совершенно прекращает биогеоценоотическую работу даже вечнозеленых растений, резко сокращает деятельность фауны (отлет, спячка), сковывает течение почти всех почвенных процессов, работу микроорганизмов, газообмен почвы с атмосферой. Наиболее ярко биогеоценоотические особенности лесов этой

категории выражены в лесах холодного и умеренно холодного климатов Земли с более или менее продолжительным снеговым покровом и умеренно теплым или теплым вегетационным периодами. К этому подразделению относятся почти все леса Советского Союза. Как биогеоценологические системы они чрезвычайно разнообразны, и среди них можно выделить много отдельных биогеоценологических классов в зависимости от продолжительности теплопаузы, от суточного и сезонного режимов биогеоценологического метаболизма, обусловленных фотопериодизмом местности, количеством тепла и влаги, в зависимости от биологической продуктивности и ряда других условий. Среди таких классов могут быть обособлены следующие.

1. Класс северных лесотундровых, северотаежных и высокогорных лесных биогеоценозов, выделяющийся: наиболее коротким периодом биогеоценологического метаболизма (около 3 месяцев); низкой годовой продуктивностью органического вещества, особенно деревьями, вследствие недостатка атмосферного и почвенного тепла, малыми запасами органического вещества в древесине (хвое), несмотря на частично круглосуточный фотосинтез зеленых растений; неглубоким выветриванием грунтов и очень малым выносом за пределы биогеосферы подвижных продуктов почвообразования, особенно в случаях неглубоко залегающей вечной мерзлоты; малой мощностью воздушно-почвенной оболочки, затронутой биогеоценологическим метаболизмом (5—15 м).

2. Класс таежных биогеоценозов, отличающийся: более длинным периодом биогеоценологического метаболизма (4,5—5 месяцев) и большей его интенсивностью; значительно более высокой годовой продуктивностью органического вещества и большими запасами его в древесине (хвое); глубоким выветриванием грунтов и высокой подвижностью химических элементов в почвах благодаря обилию атмосферных осадков и лучшему прогреванию почв; значительным выносом части подвижных продуктов почвообразования за пределы биогеосферы, несмотря на довольно интенсивную биологическую аккумуляцию многих из них в горизонтах A_1 и A_0 ; большой мощностью биогеоценологического слоя (20—30—40 м) при высокой степени его биологической закрытости и сравнительной горизонтальной однородности.

3. Класс широколиственных биогеоценозов, отличающийся: наиболее длинным периодом биогеоценологического метаболизма (5—6 месяцев); наивысшей в данной группе классов годовой производительностью органического вещества и его запасами в древесине фитоценозов; более высокой, чем в классе таежных биогеоценозов, биогенной аккумуляцией многих химических элементов в верхних горизонтах почвы и значительно меньшим выносом их за пределы биогеосферы; наибольшей мощностью биогеоценологического слоя (30—40—50—55 м), при наивысшей его неоднородности как в горизонтальном, так и вертикальном направлениях в силу прежде всего повышенной биогеоценологической разнокачественности фитомассы.

Классы лесных биогеоценозов могут разделяться на группы биогеоценологических формаций или какие-либо другие их заменяющие единицы в соответствии с различиями в биогеоценологическом метаболизме, порождаемыми различиями в количестве и формах поступающей в круговорот атмосферной влаги, а также крупными качественными биоценологическими особенностями основных строителей фитомассы лесного биогеоценоза. В классе таежных биогеоценозов Евразии с этих позиций можно, например, различать следующие.

1. Группа формаций вечнозеленой темнохвойной тайги, распространенной в областях интенсивного влияния океанов. Как биогеоценологические системы формации этой группы выделяются: наличием фазы «холодного фотосинтеза», существенно удлиняющего период биогеоценологического обмена в системе фитоценоз — атмосфера за счет ранневесеннего и позднесеннего времени года; обильным притоком влаги как за счет жидких

летне-осенних осадков, так и за счет обильных снеговых вод, обеспечивающих глубокое промачивание почв, высокую подвижность почвенных растворов и вынос значительной части растворенных веществ за пределы местного биогеоценотического круговорота; равномерным в течение всего года сложением растительной массы благодаря вечнозелености главной синузии фитоценозов; особо глубоким круглогодовым преобразованием его внутреннего климата биогеоценозов.

2. Группа формаций летнезеленой тайги, распространенной в областях более контрастного континентального режима, с меньшим количеством осадков, особенно зимних. От предыдущей группы отличаются: отсутствием фазы «холодного фотосинтеза»; резкой сменой в сложении растительной массы, благодаря листопадности главной синузии фитоценозов, и в связи с этим с резко выраженной периодичностью в трансформации его внутреннего климата биогеоценозов и разделением на летнюю (сильного влияния) и зимнюю (очень слабого влияния) фазы; сильным промачиванием почв, существенно снижающим подвижность почвенных растворов, особенно в весеннее и осеннее время года, и вынос их за пределы местного биогеоценотического круговорота.

Наиболее типично перечисленные черты биогеоценотического метаболизма каждой группы формаций выражены в биогеоценозах, занимающих так называемые плакорные местообитания — дренированные водоразделы с суглинистыми бескарбонатными почвами. Во всех остальных случаях наблюдаются различные отклонения в ходе биогеоценотического метаболизма, обусловленные местным разнообразием в притоке и распределении тепла, света, влаги, элементов минеральной пищи растений, притока в почву воздуха и т. п. В связи с этим в пределах групп можно различать ряд биогеоценотических формаций. Например, в группе формаций вечнозеленой тайги в районах равнинного рельефа выделяются:

1. Формация плакорной вечнозеленой тайги, занимающей дренированные водоразделы с суглинистым почво-грунтом и отличающейся наиболее «нормальными» для группы формаций ходом тепла, освещения, увлажнения, движений воздуха, миграций почвенных растворов, аэрации почв, составом, производительностью, накоплением и разложением органического вещества.

2. Формация вечнозеленой тайги на более или менее крутосклонных световых экспозициях в долинах рек. От формации плакоров отличается большим количеством тепла, большей освещенностью, более длительным периодом вегетации растений и общего биогеоценотического метаболизма, меньшим увлажнением (благодаря усиленному стоку и повышенному расходу воды на испарение и транспирацию), большей сухостью воздуха, меньшей выщелоченностью почв, более богатым составом и более высокой производительностью органического вещества, более быстрым разложением органического опада и слабо развитой подстилкой.

3. Формация более или менее крутосклонных теневых экспозиций в долинах рек. От формации плакоров отличается меньшим количеством тепла, меньшей освещенностью, большей влажностью воздуха, более коротким периодом биогеоценотической деятельности растений, менее быстрым разложением органического опада, накапливающегося в форме довольно мощной подстилки.

4. Формация заболоченных или торфянистых лесов в понижениях или на плохо дренируемых плоских участках междуречей и террас. Выделяется ухудшенным тепло- и воздухообменом в системе атмосфера — почва, сильно замедленным движением бедной кислородом почвенной влаги, существенно сниженной продуктивностью древесных пород (III—IV—V бонитет), замедленным и неполным разложением органического опада, с накоплением на поверхности почвы торфянистых прослоек, а в почве фульвокислот, закисного железа и водорода.

5. Формация таежных лесов на карбонатных породах. Выделяется особенно высокой продуктивностью и разнообразием состава органического вещества, высокими запасами его в древесине стволов и корней, быстрой и глубокой минерализацией органического опада, благодаря интенсивной деятельности обильной почвенной фауны и микроорганизмов (особенно бактерий) и благоприятным для окислительных процессов физико-химическим свойствам почв (структура, водо- и воздухопроницаемость, повышенный тепловой режим).

6. Формация пойменной тайги. Выделяется прежде всего тем, что биогеоценотический метаболизм усложняется здесь и обогащается привнесом со стороны минеральных и органических веществ и воды (с весенним или летним половодьем и с грунтовыми водами). Благодаря этому значительно ускоряется рост древесных растений, развиваются многочисленные кустарниковые и травянистые эутрофы, многие тигрофиты. Вместе с тем в развитии биогеоценозов данной формации отчетливо проявляет себя тенденция «оамериковывания» экологических режимов и всего биогеоценотического обмена в связи с понижением базиса эрозии, уровня грунтовых вод и усилением дренажа поверхностных горизонтов почв в ходе эволюционного развития пойменной террасы. В растительности это нередко отражается образованием конвергентно сходных с водораздельными хорами растительных сообществ (например, ельники кисличники на высоких уровнях поймы).

Хорошо выделяются на уровне формаций также таежные леса на кварцевых песках, с их олиготрофным режимом, сухостью, резко сниженной продуктивностью органического вещества растениями и бедной флорой и фауной. Местами четко обособляется формация лесов на вулканических пеплах и других вулканических продуктах, имеющая, как показали, например, исследования камчатских лесов, глубокие биогеоценологические особенности.

Внутри формаций дифференциация биогеоценологического обмена между компонентами идет уже под доминирующим влиянием породного состава лесов на уровне родов (иногда видов) преобладающих древесных пород, по-разному использующих (в силу генетически обусловленной избирательности поглощения) и по-разному преобразующих (через образование специфического опада, специфических коллинов, фитонцидов, транспирацию) даже совершенно сходную среду.

На основе этого каждая формация расчленяется на группы типов еловых, пихтовых, кедровых и т. п. лесов.

Низшей таксономической единицей в лесной биогеоценологии, согласно предложению В. Н. Сукачева, одобренному Советанием по лесной типологии в 1950 г., следует считать тип лесного биогеоценоза, или тип леса, в который объединяются участки леса, однородные по составу древесных пород, по другим ярусам растительности и фауне, по комплексу лесорастительных условий (климатических, почвенных и гидрологических), по взаимоотношениям между растениями и средой, по восстановительным процессам и по направлению смен в этих участках леса (Подробнее см. главу первую настоящей книги, стр. 39).

Если границы отдельного биогеоценоза обычно полностью совпадают с границами соответствующего фитоценоза и по последним легко отделяются от соседних биогеоценозов, то объем типа лесного биогеоценоза, выделяемого на основании однородности всех перечисленных его составляющих, далеко не всегда будет отвечать объему типа лесного фитоценоза, или лесной ассоциации, выделяемым по сходству отдельных сообществ в составе доминант и субдоминант и строению растительности. Сходство различных участков земли по этим признакам растительного покрова может достигаться при значительном несходстве их по другим компонентам биогеоценоза. Известно, например, немало случаев высокого сходства ра-

стительности лесов водоразделов и определенных уровней пойменных террас, супесчаных и суглинистых участков, в климате тайги и в климате лесостепя (например, мшистые и лишайниковые сосняки) и т. п., объединяемых в геоботанике в понятии конвергенции растительных сообществ.

Очень интересный пример в этом отношении представляют черничные ельники в Родопских горах Болгарии и в северной тайге Европы. С фитоценотической точки зрения они крайне сходны друг с другом: эдификаторная сингузия образована одним и тем же видом ели (*Picea excelsa* Link.), она одинаково сомкнута, продуктивность ее бонитируется одним и тем же классом (III—IV), структура леса одинаково трехъярусная, причем в травяном покрове везде доминирует морфологически неразличимая черника с рядом общих сопутствующих видов (*Goodyera repens*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Deschampsia flexuosa*, *Fragaria vesca*, *Oxalis acetosella*, *Ramischia secunda*, *Moehringia pendula* и др.), в сильно развитом моховом покрове тоже доминируют одинаковые растения (*Hylocomium proliperum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*) с примесью столь же общих видов (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Sphagnum girgensohnii* и др.) (Дылис, Чернявски и Горелков, 1959).

Имеются, конечно, некоторые особенности в составе второстепенных видов растений между болгарскими и северотаежными черничными ельниками, но они совершенно не затрагивают отмеченного высокого сходства их по главному ядру видов и общему строю сообществ. Основываясь на этом, их следует считать с фитоценотической точки зрения относящимися к одной ассоциации — на правах, вероятно, географически замещающих вариантов или субассоциаций. Иначе решается вопрос с биогеоценотической точки зрения, учитывающей, наряду с растительностью, другие компоненты биогеоценоза и, в первую очередь, климат и почву. Болгарские черничные ельники развиваются в несравнимо более мягком климате (средние температуры самых холодных месяцев — января, февраля — не понижаются ниже $-4,4^{\circ}$), осадков получают в $1\frac{1}{2}$ раза больше (до 1000 мм), почвы под ними практически не промерзают и круговорот влаги идет в течение всего года. Как следствие этого — интенсивное выветривание горных пород и образование мощной коры выветривания даже на крутых склонах. Но самая главная особенность болгарских черничных ельников кроется в почвах. В них нет оподзоленности (!), сильно развит темный гумусовый горизонт, достигающий мощности 26—36 см (!), с высоким содержанием гумуса и великолепно выраженной пороховидно-комковато-зернистой структурой. Эти особенности настолько велики и неоспоримы, что побудили почвоведов такие почвы выделять в качестве особого эндемичного для Болгарии типа горнолесных темноцветных почв (Зонн, 1957).

Если почва — зеркало биогеоценотического метаболизма и если она интегрирует в себе биогеохимическую работу отдельных компонентов биогеоценоза, то отмеченные особенности почв под болгарскими черничными ельниками не могут не говорить о каких-то очень глубоких, хотя близко пока и не раскрытых отличиях их метаболизма от северотаежных лесов, особенно в части разложения органического вещества и его взаимодействия с почвой. Они заставляют при биогеоценотической оценке таких лесов отделять их от таежных черничников не только в разные типы леса, но и в разные классы биогеоценотических формаций. Помимо почвы, об особенностях метаболизма болгарских черничных ельников свидетельствует еще отсутствие у них смены ели березой или осиной после рубки леса, что постоянно наблюдается в таежной зоне Евразии и что всегда вносит в ход и характер биогеоценотического обмена в лесу существенные изменения.

Анализ этого, а также и ряда других случаев глубокой конвергенции растительности на экотопах, резко различающихся по рельефу, климату

или составу почв, подводит к выводу что применительно к биосфере о явлении конвергенции говорить не приходится. Оно ей не присуще, и при классификации биосферы биогеоценозы, близко сходные по растительности, но отличающиеся по состоянию и характеру других компонентов, следует рассматривать как явления разных, а иногда и довольно далеких таксономических подразделений.

С другой стороны, между типом биогеоценоза и типом фитоценоза (ассоциацией) иногда наблюдаются и обратные соотношения, т. е. тип биогеоценоза оказывается категорией более широкого объема, чем ассоциация. Например, с фитоценотической точки зрения два участка черничных ельников будут относиться к разным ассоциациям (да и не только к ассоциациям!), если в одном из них будет господствовать *Picea excelsa* Link, в другом (может быть, рядом расположенном) — *Picea obovata* Ledeb. С биогеоценотической — точки зрения для различения таких лесов едва ли может найтись какое-нибудь оправдание: они должны объединяться в один тип.

Хотя тип лесного биогеоценоза — очень дробная единица биосферы и отличается высокой однородностью своих компонентов и тенденций развития, тем не менее участки, объединяемые в один тип леса, не являются биогеоценотически абсолютно тождественными, или иначе говоря, типу лесного биогеоценоза как и вообще всем явлениям природы, присуща определенная степень изменчивости своих признаков и свойств. Даже в девственных лесах от одного участка леса к другому, типологически сходному, наблюдаются те или другие отклонения в составе встречающихся растений, в их соотношениях, жизненности, то же и в фаунистическом компоненте биогеоценоза, в мощности почвы и ее отдельных горизонтов, величине рН и т. д. и т. п. Иногда можно наблюдать существенные изменения в пределах одного типа леса и в структуре растительного сообщества, а стало-быть и в характере биогеоценотического метаболизма. В девственных лесах Тибета, например, нам встречались ельники с густым подлеском из монокарпических бамбуков (*Sinarundinaria*). Внешний вид таких лесов крайне своеобразен, и они по подлеску очень четко отличаются от других типов. Но вот на каком-то участке их вся популяция бамбука внезапно зацветает, растения приносят плоды, затем засыхают вместе с корневыми системами и почками возобновления и падают на землю. От пышного и густого бамбукового подлеска остаются гниющие остатки на поверхности почвы. Внешний вид и структура леса на какой-то срок неузнаваемо изменяются, делаются ближе к ельникам другой местной биогеоценотической группы — мшистым ельникам. Одновременно с этим в лесу естественно меняется и биогеоценотический обмен — сильно уменьшаются общая биомасса фитоценоза и ее прирост, возрастают освещенность поверхности почвы, увлажнение и нагрев ее, меняется состав подстилки, активизируется деятельность ряда напочвенных растений (особенно мхов).

Очень большие изменения в состоянии и работе отдельных компонентов в пределах одного типа леса наблюдаются в связи с возрастными преобразованиями эдификаторной синузиды леса — древостоя. С возрастом в лесу увеличивается запас органического вещества в надземных и подземных частях фитоценоза, увеличивается радиальная мощность биогеоценоза, меняются (обычно увеличиваются) разнообразие и масса растений в нижних ярусах фитоценоза, сильно изменяется структура сообщества, возрастают масса опада и запасы подстилки, сильно преобразуется фитосреда — освещенность, влажность воздуха, его нагрев, снеготаяние, проникновение жидких осадков и т. п., меняются статьи расхода влаги, газов, минеральных веществ, состав и обилие фауны, как это отчасти можно видеть на изменениях ряда существенных признаков лесных биогеоценозов на рисунке-схеме, составленном для одного из основных типов лесостепных дубрав (рис. 85) (см. также Сахаров, 1948; Молчанов, 1961а).

В связи с этим классификация биогеоценозов должна учитывать однородность не только выше перечисленных статических признаков леса, но и их динамические преобразования, режимы компонентов и ход их изменений во времени. В пределах одного типа леса все эти стороны должны иметь однородный характер.

Природная изменчивость признаков и свойств лесных биогеоценозов значительно усиливается под влиянием, например, инвазий вредителей, животных, а также хозяйственной деятельности человека (рубки ухода, мелиорации, сенокосение, пастьба скота и т. д.). Изменения, связанные с этими внешними по отношению к биогеоценозам данного типа леса факторами могут касаться любого компонента и затрагивать любые стороны биогеоценозического метаболизма, хотя преимущественное и первоначальное действие их направляется обычно на фитоценоз, его работу и его связи с другими компонентами. Во многих случаях изменения первичных биогеоценозов могут достигать таких высоких степеней, что объединение их с биогеоценозами того же исходного типа, но не затронутыми влиянием указанных факторов, становится невозможным. Возникает необходимость обособления разных типов лесных биогеоценозов — коренного и так или иначе преобразованных — производных. В лесах это связывается прежде всего со сменой древесных пород, образующих главную edificаторную синузию леса после пожаров и рубок главного пользования. Такова, например, смена хвойных лесов лиственными, идущая на огромных пространствах тайги. Следует подчеркнуть, что смена пород это не механическая замена популяций одного вида другим, а очень сложный, многоплановый процесс изменений, затрагивающих через изменение состава и биогеохимических свойств растительного сообщества все стороны лесного биогеоценоза, что подчеркивалось еще Г. Ф. Морозовым (1912). Например, при занятии березой или осиной участка вырубленного или сгоревшего ельника происходит чрезвычайно крутой поворот в ходе всего биогеоценозического обмена на длинный ряд лет: исчезает фаза «холодного фотосинтеза» и стало быть существенно сокращается период многостороннего биогеоценозического метаболизма, резко меняется сезонная структура фитомассы и в связи с этим резко дифференцируется трансформация ею внутреннего климата биогеоценоза на летнюю и осенне-зимнюю фазы, меняются количество, качество и скорость минерализации опада, флористический и синузальный состав, состав и обилие фауны, микроорганизмов, возрастают движение воздуха, освещенность (включая летнее время), нагрев воздуха, существенно увеличивается количество осадков, достигающих поверхности почвы, изменяется химизм, состав и движение почвенных растворов. При демутиациях, в ходе развития ели под пологом березы, эти изменения постепенно ликвидируются, и в конце концов восстанавливается исходный коренной тип биогеоценозического обмена. Однако полная реставрация режима и строя биогеоценозов в ходе дигрессивно-демутационных смен происходит в природе не всегда, даже в тех случаях, когда ее ход не прерывается новым вмешательством человека. Известны, в частности, факты необратимого заболачивания лесосек и гарей в тайге с превращением некоторых разностей суходольных хвойных лесов в болотистые леса с торфянисто-глеевыми почвами, с качественно иным направлением биогеоценозического метаболизма.

Ввиду непрерывности восстановительных и возрастных изменений биогеоценозов и разнообразия форм и глубины воздействия на них хозяйственной деятельности человека, границы между коренными и производными типами леса как во времени, так и в пространстве часто носят очень условный характер. Они очевидны и отчетливы только для крайних этапов их развития. В связи с этим некоторые исследователи совершенно отрицают возможность сохранения типом леса морфологической однородности на протяжении достаточно длинного промежутка времени. Соот-

ветственно выдвигается идея замены естественных классификаций, основывающихся на морфологической однородности участков леса, объединяемых в один тип и конструктивно не использующих показателей динамичности леса, классификацией генетической, или точнее, онтогенетической, основанной на учете всех перестроек типа леса во времени (Колесников, 1956, 1958а, б, 1961). Сторонники построения генетических классификаций значительно расширяют объем понятия типа леса в сравнении с принятым на Советском Союзе по лесной типологии в 1950 г. По Б. П. Колесникову, тип леса охватывает все стадии своего развития от зарождения до отмирания, в первую очередь все возрастные и восстановительные стадии, и таким образом включает в себя ряд типов биогеоценозов.

Превращение классификации лесов в систему, не только устанавливающую сходство и различие их по статическим признакам, но отражающую и пути их становления и тенденции развития, в принципе — задача весьма заманчивая. Однако она крайне трудна в своем конструктивном решении, как это уже отмечалось в литературе (Долуханов, 1961), причем независимо от того, будем мы рассматривать лес как растительное сообщество или как биогеоценоз. Попытки построения подобных систем, несомненно, рациональны. Представляется, однако, что достижение этих целей возможно без весьма нежелательной ломки объема основной таксономической единицы лесного покрова — типа леса. Напомним, например, что удачное решение вопроса о преемственности коренных и производных типов леса в классификации лесов дает введенное С. Я. Соколовым (1938) понятие серии, объединяющей коренную ассоциацию и все ее производные. Это понятие с этой же целью целесообразно сохранить и в биогеоценотической классификации лесов, несколько сузив его за счет исключения всех тех вариантов производных типов, которые в ходе дальнейшего развития не восстанавливаются полностью до биогеоценозов исходного характера, а начинают новые, уводящие от этого линии биогеоценогенеза. Обобщение типов лесных биогеоценозов в серии в идеале должно показывать ряды последовательной демутиации производных типов леса до исходного, коренного.

Нежелательным представляется также противопоставление Колесниковым основной и низшей элементарных единиц лесного покрова. Они должны, конечно, совпадать на уровне типа лесного биогеоценоза. Одновременно эта единица должна быть и исходной для любых группировок леса, осуществляемых с научными или практическими целями.

Разработка биогеоценотической классификации лесов в настоящее время находится еще в самом зачаточном состоянии и для своего форсированного движения вперед нуждается в накоплении более обширных фактических данных по материально-энергетическому обмену в лесных биогеоценозах Земли. Параллельно с этим необходима разработка и особой номенклатуры таксономических подразделений биогеосферы и картирование их, особенно с целью выявления географических закономерностей биогеоценотического метаболизма.

О ВОЗМОЖНОСТИ ПРИМЕНЕНИЯ ИДЕЙ
И МЕТОДОВ КИБЕРНЕТИКИ
В ЛЕСНОЙ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ

Идеи и методы кибернетики за последнее время получили широкое и плодотворное применение не только в технике, но и в различных областях биологических, экономических и гуманитарных наук.

В биологии кибернетический подход успешно применяется по отношению к объектам разных уровней организации, от молекулярного внутриклеточного уровня (Гамов, Рич и Икас, 1956; Крик, 1956; Тимофеев-Ресовский и Ромпе, 1959; Ляпунов и Маленков, 1962; Спириин, 1962, и др.) до надорганизменного уровня, включающего видовые популяции и биоценозы (Шмальгаузен, 1958а, б, 1959, 1960; Тахтаджян, 1959; Александрова, 1961; Старобогатов, 1962; Виленкин, 1963; Margalef, 1957, 1958, 1961; Quästler, 1959; Patten, 1959; Odum a. Pinkerton, 1955; Odum, Carlon and Korniker, 1960, и др.); широкого развития достигли к настоящему времени работы по нейрокибернетике. Успешно применяется кибернетика в области экономики, языкознания, литературоведения и др.

К числу объектов кибернетики относятся системы самой различной степени сложности, от простых систем, таких, как кран или рубильник (Греневский, 1959), или формулы, которыми могут быть заданы несложные арифметические операции (Ляпунов и Яблонский, 1961), или таких, как центробежный регулятор Уатта, кибернетическая схема которого проста, до систем чрезвычайно высокой степени сложности или «очень больших систем», по выражению Эшби. Эшби дает следующую характеристику последним: «Слова „очень большая система“, ... будут означать следующее: дан какой-то определенный наблюдатель, с определенными средствами и методикой, и система, которая в чем-либо практически велика для него; например, он не может наблюдать ее полностью, или управлять ею полностью, или выполнять все вычисления, необходимые для предсказания ее поведения»... «Такие системы, слишком большие по отношению к нашим современным средствам наблюдения и управления, весьма обычны в биологическом мире и его социально-экономических параллелях» (1959; стр. 94). Подход, применяемый в кибернетике, позволяет рассматривать «очень большие системы» с позиций вполне строгого научного метода и разрабатывать приемы их изучения, основанные на строгих доказательствах, несмотря на невозможность изучить систему во всех ее деталях (Эшби, 1959; Ляпунов и Яблонский, 1961).

Лесной биогеоценоз — типичный пример «очень большой системы», в смысле Эшби. Явления саморегуляции, которые наблюдаются при развитии этой сложной системы, дают право рассматривать ее как объект кибернетики и, следовательно, считать биогеоценоз кибернетической системой.

Регуляция находит свое выражение прежде всего в том, что в сходных условиях среды наблюдаются однотипные биогеоценозы, характеризующиеся сходством видового состава, структуры и продуктивности их биологических компонентов, морфологии почвенного профиля, химизма и плодородия почвы, типа обмена веществ со средой и влияния на среду и т. д. Надо заметить, что только подобное сходство позволяет выделять типы биогеоценозов и затем их классифицировать, а также учитывать их продуктивность и давать практические нормы по их использованию и улучшению на основании учета и опытных исследований, проводимых на пробных площадях. Регуляция проявляется также в закономерных сменах во времени при формировании биогеоценозов как на первично свободной территории (отмели, обнажения, застывшие лавовые потоки и т. п.), так и после разрушения биогеоценоза каким-либо фактором (вырубка, выкорчевка, вспашка, пожар и т. п.). В этих случаях наблюдаются сукцессионные ряды, слагающиеся из закономерно сменяющихся друг друга стадий и приводящие к развитию «климаксового» биогеоценоза, отличающегося «зрелой» почвой и выработанностью биологического компонента биогеоценоза, его видового состава и продуктивности. Несмотря на то, что в ходе сукцессии, если ее проследить на разных, хотя и однотипных по своим условиям участках, и наблюдаются известные флюктуации, зависящие как от вариаций в условиях среды, так и от самых разнообразных, случайных обстоятельств, стадии смен происходят достаточно однотипно. Регуляция в биогеоценозах проявляется также в том, что климаксовые биогеоценозы, достигшие наибольшей степени «выработанности», приобретают черты устойчивости, способность сохранять на протяжении неопределенно долгого времени сбалансированность своих компонентов, сохранять типичный для них видовой состав, продуктивность и структуру растительного покрова и животного населения, морфологию, химизм и плодородие почвы, сохранять и поддерживать особенности микроклимата в своих пределах, характер обмена веществ и энергией со средой и характер влияния на окружающую среду. Эти отчетливо выраженные явления показывают, что биогеоценоз, несомненно, представляет собой такую природную систему, в которой осуществляются связи, ведущие к эффекту регуляции, и которая таким образом относится к числу объектов кибернетики.

Принципы изучения кибернетических систем, высказанные в 1948 г. Н. Винером (Винер, 1958), были разработаны в их наиболее абстрактном, общем аспекте У. Р. Эшби (1958, 1962, и др.). Более конкретная конструктивная их разработка была дана выдающимися советскими кибернетиками А. А. Ляпуновым и С. В. Яблонским в ряде их работ (Ляпунов, 1958; Яблонский, 1959; Ляпунов и Яблонский, 1961, и др.). По А. А. Ляпунову и С. В. Яблонскому, при изучении кибернетических систем¹ различаются макроподход и микроподход.

При «макроподходе» (Ляпунов и Яблонский, 1961) кибернетическая система рассматривается как «черный ящик»². В этом случае исследователь не ставит своей целью полный просмотр всей системы, но ограничивается выяснением нескольких задач, связанных с изучением внешнего поведения системы. Сюда относится прежде всего выяснение потоков информации, получаемой системой от внешней среды. При этом важно точно

¹ Для таких сложных объектов, как биогеоценоз, рассматриваемых в целом, термин «кибернетическая система» (Полетаев, 1958) применять удобнее, чем термин «управляющая система», употребляемый А. А. Ляпуновым и С. В. Яблонским (1961). Если же принять последний термин, то биогеоценоз, собственно, надо было бы называть не «управляющей», а «самоуправляющейся» системой ввиду того, что в нем наиболее существенны явления авторегуляции.

² Выражение «черный ящик» (black box) употребляется для обозначения системы, внутреннее строение которой неизвестно или почти неизвестно, или недостаточно полно изучено, или не принимается во внимание, исходя из задач данного этапа исследования.

сформулировать цель регуляции, достигаемой путем переработки информации, чтобы судить о том, какая информация, поступающая извне, существенна для системы, а какая несущественна. Выявляются входы системы, т. е. те ее элементы, которые воспринимают стимулы или воздействия внешней среды, содержащие информацию. Так как любая система имеет неограниченно большое число возможных входов (при неограниченно большом числе возможных воздействий извне), то выделяются те входы, которые воспринимают существенную информацию. Выявляются подобным же образом основные, или существенные, выходы системы, через которые осуществляется то воздействие системы на среду, которое явилось результатом переработки входной информации.

Устанавливаются шкалы времени, связанные с переработкой информации: «шаги», или «такты», или «элементы времени», работы системы. Устанавливается (как для входной, так и для выходной информации) система «сигналов», т. е. набор состояний внешних воздействий, состояний входов, состояний выходов («репертуар» системы, по Грневскому, 1959). Выявляется наличие или отсутствие обратных связей системы с ее средой. Производится описание внешних обратных связей и выясняется их роль в регулировании поведения системы. Ряд задач, выясняемых при макроподходе, решается, по существу, на чисто содержательном, не формальном уровне (Ляпунов и Яблонский, 1961).

Для полного изучения структуры системы, что необходимо для ее математического описания, макроподход недостаточен, необходим и микроподход.

При микроподходе производится расчленение кибернетической системы на элементы. Элементы кибернетической системы, по выражению Ляпунова и Яблонского, суть «элементарные кирпичики» по переработке информации. Каждый из элементов имеет свои собственные входы и выходы, через которые между ними осуществляются связи. Поскольку для кибернетических систем характерно большое число элементов, через которые идет поток информации, обеспечивающей регуляцию, сложная система связей между ними, наличие элементов разного масштаба (разных уровней), иерархичность связей и уровней, то при выделении элементов прежде всего выявляются их классы. С этого начинается микроподход. Выделение элементов кибернетической системы может быть осуществлено разным способом и в разном «масштабе». После того, как все элементы кибернетической системы найдены и расклассифицированы, их надо детально изучить. Для каждого класса элементов кибернетической системы находят алгоритмы¹ преобразования информации. Для установления алгоритмов может быть применен эксперимент. В задачи микроподхода входит изучение алгоритмов синтеза кибернетических систем, их эволюции (т. е. преобразования кибернетической системы под воздействием ее функции в новую кибернетическую систему), изучение надежности кибернетических систем, их устойчивости за счет подходящей структуры (осуществляемой в системах типа гомеостата), поиски алгоритмов надежных кибернетических систем (Ляпунов и Яблонский, 1961).

Задачи изучения биогеоценоза как кибернетической системы применительно к схеме, предложенной А. А. Ляпуновым и С. В. Яблонским, приведены в табл. 145.

Осуществление этих задач пока еще никем не было предпринято, и мы можем лишь поставить вопрос о выяснении некоторых путей к их разрешению и привести примеры имеющихся попыток кибернетического анализа отдельных компонентов биогеоценоза.

Из перечисленных задач видно, что центральное место в проблеме анализа структуры и функций системы биогеоценоза занимает выяснение

¹ Алгоритмами называют правила, по которым происходит преобразование. Примером алгоритма может служить любая математическая формула.

Задачи изучения кибернетических систем

В области вычислительных и управляющих машин (по Ляпунову и Яблонскому, 1961)	В области биологии (по Ляпунову и Яблонскому, 1961)			В области биогеоценологии (ориг.)
	Генетика	Теория эволюции	Физиология нервной системы и рецепторов	
<p>Выяснение потоков информации в машине</p> <p>Разработка способов кодирования чисел команд и др. в машине</p> <p>Выявление соответствия работы вычислительной машины замыслу</p> <p>Количественные оценки информации в машине. Оценка производительности. Оценка запаздывания. Статистика выполнения операции</p> <p>Разработка элементов запоминающих устройств</p>	<p>Выявление способов передачи наследственной информации (хромосомная теория наследственности)</p> <p>Раскрытие способов кодирования наследственной информации (выделение типов, цитология)</p> <p>Изучение способов проявления генотипа (феногенетика)</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Оценка количества генетической информации у особи из определенной группы животных определенного вида 2. Статистический анализ генотипов потомков, когда известны генотипы предков 3. Передача наследственной информации как средство обеспечить устойчивость живых форм и их эволюцию 4. Отбор и мутационный процесс (популяционная генетика) 5. Изучение строения генотипа — строения групп сцепления, взаимодействия генов <p>Проблема гена. Выявление биохимических носителей наследственной информации</p>	<p>Изучение потоков информации, управляющей эволюцией</p> <p>Изучение способов кодирования информации, управляющей эволюцией</p> <p>Изучение судьбы популяции или таксона в зависимости от внешних условий и наследственных свойств</p> <p>Оценка количества информации, управляющей эволюцией. Статистические вопросы динамики популяций. Изучение характеристик режимов процесса эволюции (стабилизирующий отбор, движущий отбор). Эволюция как средство, обеспечивающее устойчивое существование жизни. Суждение об условиях отбора по кинетике популяций</p> <p>Выявление элементарных актов, лежащих в основе эволюционного процесса (фактор эволюции)</p>	<p>Изучение потоков информации, циркулирующей в нервной системе и рецепторах</p> <p>Изучение способов кодирования информации в нервной системе и рецепторах</p> <p>Изучение реакций, рефлексов и поведения животных</p> <p>Оценка количества информации и пропускной способности каналов нервной сети. Проблемы взаимодействия человека и автомата. Работа организма в экстремальных внешних условиях. Изучение целенаправленных действий высших животных и человека, физиология активных движений, комплексы рефлексов, экстраполяционные рефлексы. Физиология обучения и накопления опыта, иерархичность функционирования, коллективное поведение. Суждение о строении нервной системы или ее отделов по функционированию</p> <p>Выделение элементарных составляющих нервной системы и ее составных частей, вплоть до отдельных клеток, а также рецепторов и их элементарных реакций</p>	<p>Выявление потоков информации, поступающей в биогеоценоз из окружающей среды и перерабатываемой в нем</p> <p>Раскрытие способов переработки информации в биогеоценозе</p> <p>Изучение способов достижения биогеоценозом наибольшего использования вещества и энергии на данном участке территории и устойчивости структуры биогеоценоза</p> <p>Оценка количества информации, поступающей на входы биогеоценоза, и информации, перерабатываемой в биогеоценозе</p> <p>Выделение в биогеоценозе элементов разного масштаба, обеспечивающих прием, переработку и выход информации и элементов памяти биогеоценоза</p>

Таблица 145 (окончание)

В области вычислительных и управляющих машин (по Ляпунову и Яблонскому, 1961)	В области биологии (по Ляпунову и Яблонскому, 1961)			В области биогеоценологии (ориг.)
	Генетика	Теория эволюции	Физиология нервной системы и рецепторов	
<p>Изучение взаимодействия элементов</p> <p>Формализация описания строения и функционирования машин</p> <p>Статистика подсхем. Статистика работы подсхем</p> <p>Разработка методов синтеза машин и их блоков (использование макетного и программного моделирования). Проблема быстродействия</p> <p>Разработка и изучение самонастраивающихся машин</p> <p>Статистика сбоев. Обеспечение схемной надежности. Методы контроля машин (т.ст.)</p>	<p>Изучение строения генотипов нормальных и поврежденных клеток. Строение групп сцепления генов и цитология хромосом. Локализация генов в хромосомах, строение молекул ДНК</p> <p>Алгоритмическое описание процессов, протекающих под воздействием носителей наследственной информации. Изучение биохимической роли ДНК</p> <p>Генетический анализ особей и популяций</p> <p>Методы селекционного синтеза желательных генотипов</p> <p>Изучение эволюции генов и генотипов</p> <p>Изучение обеспечения надежности хранения и передачи наследственной информации</p>	<p>Изучение взаимодействия факторов эволюции</p> <p>Раскрытие способов функционирования информации, управляющей эволюционным процессом</p> <p>Изучение динамики популяций. Теория борьбы за существование</p> <p>Методы синтеза желательных биотипов</p> <p>Изучение изменений режимов отбора при изменении внешних условий</p> <p>Изучение способов обеспечения устойчивости популяций, биотипов, таксонов и т. п.</p>	<p>Изучение связей между отдельными органами нервной системы</p> <p>Алгоритмическое описание функционирования нервной системы и рецепторов</p> <p>Изучение алгоритмов переработки информации в нервной системе</p> <p>Вопросы эволюции нервной системы</p> <p>Вопросы изучения надежности функционирования нервной системы. Компенсация функций нервной системы</p>	<p>Изучение взаимодействия компонентов биогеоценоза на разных уровнях его организации. Изучение характера их взаимосвязей, обеспечивающих регуляцию устойчивости биогеоценоза или его прогрессивного развития при сукцессии</p> <p>Формализация описания строения и функционирования биогеоценоза как кибернетической системы, обеспечивающей переработку информации и управление. Выявление и описание сложной иерархичности структурных элементов биогеоценоза</p> <p>Выявление алгоритмов переработки информации в биогеоценозе. Использование макетных и программных моделей для изучения биогеоценозов; реконструкция биогеоценозов, создание новых биогеоценозов</p> <p>Проблема филогенеза и эволюции почв</p> <p>Изучение способов обеспечения устойчивости системы биогеоценоза</p>

потоков информации, поступающей в систему, и установление способов переработки (кодирования) информации в системе. Другим вопросом большой принципиальной важности является выявление обратных связей системы биогеоценоза, играющих решающую роль в достижении эффекта регулирования.

Говоря об информации в применении к биогеоценозу, прежде всего уместно напомнить предостережение, сделанное И. И. Шмальгаузенем по поводу того, что распространение термина информация в биологии «происходит без достаточной критики, и его применение не всегда оправдано. Это приводит к тому, что понятия „информация“, ценное именно своей определенностью, быстро теряет свои границы и становится таким же неопределенным, как и большинство биологических понятий, являющихся поэтому источником бесконечных и совершенно бесплодных „дискуссий“. Чтобы избежать последних, представляется совершенно необходимым твердо держаться того содержания понятия „информация“, которое принято в общей теории информации. Вся ценность понятия „информация“ заключается в его определенности, в возможности измерения количества информации и оценки ее качества. Это возможно, однако, только на основе, разработанной Шенноном статистической теории информации» (1960, стр. 121—122).

Понятие информации связано с выбором или осуществлением тех или иных возможностей или событий из определенного ряда. Количество информации исчисляется в зависимости от вероятности этих событий: Количество информации I_i одного события i , или одного выбора, или осуществления одной из ряда возможностей равно, по Шеннону, логарифму вероятности этого события p_i , взятому с обратным знаком (вероятность всегда выражается дробью, а так как логарифм дроби — число отрицательное, то перемена знака делает его положительным числом).

$$I_i = -k \log p_i \dots \dots \dots \quad (1)$$

Коэффициент k — постоянная, определяющая единицу измерения.

Среднее количество информации I , получающееся при осуществлении любой из n имеющихся возможностей, по Шеннону, равно:

$$I = -k \sum_{i=1}^n p_i \log p_i \dots \dots \dots \quad (2)$$

Если единицей количества информации считать двоичную единицу, или бит (сокращение от binary digit — двоичный разряд), равную количеству информации, которое можно получить при выборе или осуществлении двух равновероятных возможностей (например, при бросании монеты: «герб» или «решетка»), то коэффициент в формулах (1) и (2) равен единице и формулы приобретают вид:

$$I_i = -\log_2 p_i \dots \dots \dots \quad (3)$$

$$I = \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i \dots \dots \dots \quad (4)$$

Такой статистический подход к понятию информации ставит определенные условия при выявлении информации, поступающей в биогеоценоз и перерабатываемой в нем. Так, для определения количества информации должен существовать дискретный ряд событий. Носителями информации, поступающей на вход биогеоценоза, могут рассматриваться поток вещества и энергии, вливающийся в биогеоценоз и перерабатываемый в нем, а также стимулы, которые создаются при изменении условий среды биогеоценоза. Большинство этих явлений не имеет дискретной природы, и изменение их происходит непрерывно. Для рассмотрения их как источников информации необходимо преобразовать эти непрерывные изменения в дискретные ряды. Это можно сделать выделением градиентов в пределах ам-

плитуды изменений интересующей нас величины. Разбивка на градиенты имеет не условное, а принципиальное, существенное значение, так как она должна выражать те пределы изменения величины интересующего нас фактора, которые влекут преобразования, имеющие существенные значения в регуляции. Даже для факторов, имеющих не непрерывную, а дискретную природу, вопрос о «цене» элементарного члена ряда, для которого может вычисляться количество информации, не решается просто. Так, биологические компоненты среды биогеоценоза в виде макроскопических и микроскопических растений и животных, внедряясь в биогеоценоз, вносят в него определенную информацию. Биологические компоненты среды дискретны по самой своей природе, так как они состоят из особей или из зачатков особей. Однако следует ли считать элементом информационного ряда отдельную особь или видовую популяцию — вопрос, который требует специального решения.

Следующая принципиальная трудность заключается в том, что отдельное событие всегда может трактоваться как член самых разнообразных рядов событий в зависимости от того, в каком отношении оно рассматривается. Так, например, особь или популяцию с заложенными в ней наследственными свойствами, проникающую в биогеоценоз и являющуюся носителем определенной информации, можно рассматривать с разных точек зрения: с точки зрения эколого-физиологической (ее отношения к влаге, теплу и т. д.), или с точки зрения ее эдификаторных свойств и конкурентной мощности, или с точки зрения продукции массы, которую она может дать, или с точки зрения участия в зольном обмене, которое она может занять и т. д.

В зависимости от того, в каком из этих отношений будет рассматриваться особь или популяция, она явится членом разных рядов, с разным распределением вероятностей (определяемых наблюдением или экспериментом) и с разной оценкой информации, которую она при этом будет содержать.

Не меньше трудностей связано с необходимостью установить временные единицы «работы» системы биогеоценоза, ее «шаги», или «такты» («календарь» системы, по выражению Греневского, 1959). За какой элемент времени совершается «шаг», или «такт», системы биогеоценоза в процессе ее регулирования? Будет ли иметь значение суточный ритм? Или только сезонный в связи с годичным циклом круговорота веществ и трансформации биомассы? Или важны смены генераций в биологическом компоненте биогеоценоза как в его наиболее существенной, активной части? Эти вопросы еще не разрешены и требуют специального анализа. Только при правильном определении элементов времени, или «шагов», системы биогеоценоза, только при правильном выделении рядов событий, несущих информацию, может быть вскрыта кибернетическая структура биогеоценоза и построена его логическая модель, преобразования которой будут адекватны преобразованиям, совершающимся в биогеоценозе. При допущении ошибок, при неправильном установлении «календаря» системы и при неправильном выделении рядов существенных событий, несущих информацию, такой адекватности не получится и придется переопределять систему. На принципиальные трудности подобного рода особое внимание обращает Эшби (1959).

К числу задач, разрешаемых при макроподходе, относится выявление обратных связей, сущность которых состоит в том, что изменения системы, возникшие в ней под влиянием условий, оказывают влияние на сами эти условия, в свою очередь, изменяя их; или, как говорят, обратная связь заключается во влиянии выхода системы на ее вход. При осуществлении макроподхода должны быть выявлены положительные, поддерживающие обратные связи биогеоценоза и отрицательные, ограничивающие обратные связи.

Попыток применить макроподход¹ по отношению к биогеоценозу, а также описать структурную иерархию кибернетических элементов биогеоценоза и выявить по этапам информацию, входящую в биогеоценоз и перерабатываемую в нем, никем еще предпринято не было. Существует попытка Пэттена (Patten, 1959) подсчитать для биологического компонента водного биогеоценоза озера «Серебряные ручьи» (Флорида) количество информации, содержащееся в нем на молекулярном уровне. По расчетам Пэттена, информация, (негэнтропия)², содержащаяся в биоценозе на 1 см^2 поверхности озера, в год равна $3,1 \times 10^{24}$ битов, из них $1,8 \times 10^{24}$ битов тратится растениями на катаболизм, остальная — идет по пищевым цепям и, наконец, большая ее часть превращается микрофлорой в энтропию (т. е. в неопределенность), а часть выносится из биоценоза, так как озеро проточное. Количество информации, подсчитанное подобным образом, показывает количество перемен микросостояний, совершающиеся в биоценозе на 1 см^2 за год, в предположении, если бы они были равновероятны. Пэттен основывал свой расчет на данных энергетического баланса этого биоценоза, полученных Одумом (Odum, 1957). По Одуму, приход энергии биогеоценоза составил $3129,6 \text{ ккал}$ на 1 см^2 в год. Так как озеро оказалось термостатичным, с температурой 290° К , то Пэттен получил возможность составить расчет физической энтропии биоценоза на 1 см^2 в год, оказавшийся равной $7,19 \text{ ккал/градус}$ на 1 см^2 в год. Переход от энтропии к информации был им совершен при помощи соотношения, полученного Оженстином (Augenstine, 1953),

$$I = 0,726 S,$$

согласно которому умножение данных в единицах энтропии на 0,726 и на число Авогадро ($6,02 \times 10^{23}$) дает количество информации в битах³.

Выкладки Пэттена дают очень мало прежде всего потому, что они произведены для молекулярного уровня, а не для биологических структур. Кроме того, они сделаны в предположении, что все микросостояния равновероятны, чего нет на самом деле. Представляется сомнительным также непосредственный переход от физической энтропии (и негэнтропии, с которой оперирует Пэттен) размерностью в *ккал/градус* к энтропии информационной как мере неопределенности опыта и информации, подсчитанных в битах, поскольку количественное выражение для физической энтропии связано с термодинамической замкнутой системой, биоценоз же является открытой системой с внешним источником энергии (по этому вопросу см. также Эшби, 1959).

В. Д. Александрова (1961) показала наличие обратных связей внутри биогеоценоза, регулирующих видовой состав, структуру и продуктивность его растительного компонента. Ею также было указано на стохастический (связанный со случайностями) характер преобразований, совершающихся в пределах фитоценоза на уровне особей, и детерминированный характер преобразований, осуществляющихся на уровнях видовых популяций и фитоценоза в целом. Было отмечено, что детерминированность системы фитоценоза, имеющая статистическое происхождение, выражается не только в однотипности фитоценозов, развивающихся в сходных условиях местобитания, но и в том, что однотипные фитоценозы реагируют в достаточ-

¹ Такая попытка была предпринята по отношению к фитоценозу (Александрова, 1961); по отношению к биогеоценозу она является одним из приемов макроподхода.

² Негэнтропия (сокращение от *om negative entropy* — отрицательная энтропия) — величина, обратная энтропии ($N = S$; Бриллюэн, 1960), характеризующая возможность системы совершить работу. Она увеличивается при возрастании организованности системы и при переходе последней в состояние, менее вероятное.

³ Цифры в битах показывают в данном случае, по существу, количество разнообразия (информационной энтропии), которое рассчитывается так же, как информация и численно равно ей.

ной мере однозначно на воздействия, оказываемые на них извне. Указывалось также, что детерминированность, проявляемая фитоценозом, как и входящими в его состав видовыми популяциями, является не совершенно точной, а как бы колеблющейся или размазанной, размытой и поэтому ответ фитоценоза на определенное воздействие может быть предсказан не абсолютно точно, а варьирует в некоторых пределах.

К различным формам микроподхода в изучении кибернетической структуры биогеоценозы должны быть отнесены также работы И. И. Шмальгаузена (1958 а, б, 1959, 1960, и др.), посвященные регулирующей роли биогеоценоза в процессе микроэволюции видовых популяций путем осуществления обратных связей между последними и биогеоценозом в целом, а также количеству фенотипической информации, содержащейся в популяции как элементарной эволюирующей единице. Сюда не примыкают работы Маргалевы (Margalef, 1957, 1958, 1961), Макартюра (Mac Arthur, 1955), Одума, Кентлона и Корникера (Odum, Cantlon a. Korniker, 1960), Я. И. Старобогатова (1962), Б. Я. Виленкина (1963) и других, касающиеся количества информации на уровне организма и ее перекодирования на другие уровни (популяционный, биоценотический), а также применения критерия информационного баланса биоценоза для количественной оценки динамического состояния последнего. Так, например, по Макартюру, Пэттену, Старобогатову, положительный баланс количества информации характеризует прогрессивные стадии сукцессии, нулевой — климаксовое состояние, отрицательный — состояние регрессивной сукцессии. Упомянутые работы представляют значимость для раскрытия кибернетической структуры биогеоценоза на некоторых ее уровнях. В настоящее время интерес к этой проблеме среди биологов, экологов и географов (А. Д. Арманд, Г. Ф. Хельми и др.) усиливается, и в ближайшее время следует ожидать новых публикаций, относящихся к вопросам, связанным с применением кибернетики в биогеоценологии.

Применение идей и методов кибернетики в биогеоценологии должно явиться одним из существенных дополнений ко всей совокупности приемов комплексных исследований биогеоценоза. Анализ структуры биогеоценоза, рассматриваемого как кибернетическая система, должен привести к четкому выделению элементарных явлений в этом очень сложном процессе и способствовать уточнению и строгому определению понятий. Вскрытие существенных связей в системе биогеоценоза, от которых зависит осуществление механизма регуляции, должно обратить внимание, на какие именно стороны взаимосвязей и взаимозависимостей в пределах биогеоценоза, а также и в связях его с его средой следует особенно направить усилия комплексных работ средствами экологических, физиологических и других специальных исследований. Весьма важно, что кибернетический подход даст возможность получить количественный критерий для объективной оценки и сравнения как отдельных сторон очень сложной системы биогеоценоза, так и всей системы в целом. Наконец, осуществление математического описания системы биогеоценоза позволит широко применять моделирование как метод научного исследования различных свойств биогеоценоза. Применением моделирования кибернетика использует экспериментальные методы исследования, играющие в ней важную роль наряду с методами математическими. Поэтому моделирование называют кибернетическим экспериментом (Ляпунов и Яблонский, 1961).

Моделирование заключается в замене основного объекта изоморфной моделью, которая затем изучается. Модели могут быть физическими, представляющими собой макет оригинала, а также абстрактными (математическими или логическими) и, наконец, моделями, созданными путем программирования электронных вычислительных машин. Последний способ — наиболее перспективный вид кибернетического эксперимента.

Моделирование как способ изучения биогеоценоза сулит большие возможности. Нельзя не согласиться с Н. В. Тимофеевым-Ресовским, который говорит, что «внедрение кибернетических принципов и понятий на популяционно-генетическом и биогеоценологически-биохорологическом уровнях жизни... создаст возможность почти неограниченного применения машинных моделей в целях анализа наиболее комплексных биологических явлений» (1962, стр. 44).

В заключение следует отметить еще один аспект применения кибернетики в биогеоценологии — использование современных кибернетических счетно-решающих устройств: как электронных вычислительных машин со сложным программированием, так и счетно-аналитических машин с перфокартами (или с перфолентами). Счетно-перфорационные машины, производя вычисления и соответствующим образом сортируя перфокарты, способны совершать логические операции, выполняя, таким образом, функции кибернетического устройства. Еще более велики возможности электронных вычислительных машин, которые, соответствующим образом запрограммированные, могут не только с большой быстротой производить обычную статистическую обработку материалов, но и вычерчивать карты ареалов, дешифрировать аэрофотоснимки, составлять геоботанические карты и т. д. Обработка лесотаксационных материалов при помощи счетно-решающих устройств уже широко применяется. Использование электронных и счетно-перфорационных машин должно не только экономить время и труд биогеоценологов, но также способствовать объективизации и унификации методов сбора первичной информации, касающейся изучения биогеоценоза и его компонентов, и способствовать повышению ответственности за качество и количество собираемого материала.

Применение кибернетических методов, являющихся точными методами, надо рассматривать как прогрессивное направление в биогеоценологии. Это направление, наряду с широким и все более усиливающимся внедрением методов физиологии, биофизики, физики, химии, должно способствовать превращению биогеоценологии в точную науку. Это ясно намечающаяся сейчас тенденция совпадает с общей тенденцией в развитии наук в наше время, когда, по выражению А. И. Берга (1961), рушится стена, существовавшая между «точными» и «описательными» науками и методы, критерии и логика точных наук все более властно стучатся и в социально-экономические области знания и в двери биологических лабораторий.

ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ И ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЛЕСНОЙ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ

Итак, мы видели, что биогеоценотический покров Земли, составляющий наиболее активную часть биосферы, согласно В. И. Вернадскому, названную Е. М. Лавренко фитогеосферой, представляет ту арену, где синтезируется органическое вещество, где происходят сложнейшие процессы возникновения новых веществ, где все время идут накопление энергии и превращение ее и вещества из одних форм в другие и обмен ими как внутри биогеоценозов, так между ними и другими явлениями природы. Это — следствие того, что биогеоценотический покров есть арена жизни. Все указанные процессы происходят при прямом или косвенном участии живых организмов. В биогеоценотическом покрове осуществляется не только земная, но и космическая роль живых организмов, роль «живого вещества», как говорил В. И. Вернадский. Вся хозяйственная деятельность человека прямо или косвенно зависит от процессов, происходящих в биогеоценозах.

Поэтому эти процессы в той или иной мере издавна изучались человеком. В течение веков выделилось большое число наук, изучающих природу с разных ее сторон. Хотя мысль о том, что все явления природы находятся во взаимодействии, во взаимосвязи высказывалась еще в древности, однако идея об универсальности и значении этих связей получила свое особенно ясное выражение лишь в философии диалектического материализма. Мысль же о необходимости иметь особую науку, которая изучала бы, базируясь на данных частных наук, все взаимосвязи природных явлений на земной поверхности и изучала бы то целое, то единство, которое создается этими взаимосвязями, ведет свое начало от гениального русского ученого В. В. Докучаева, выдвинувшего ее в последние годы прошлого столетия. Развитие же свое она получила лишь в XX столетии. Эти представления привели в ряде зарубежных стран к разработке учения об экосистемах, а в нашем отечестве к развитию учения о биогеоценозах, которое приобретает все большее теоретическое познавательное, философское значение и в то же время становится все более действенной научной основой для преобразования природы в интересах человека, для более рационального использования ее ресурсов, главным образом почвы, растительности и животного мира, для повышения их продуктивности, для улучшения природных ресурсов и их хранения.

По мере дальнейшего продвижения по пути к коммунизму и повышения уровня хозяйственной деятельности человека роль и значение биогеоценологии будет все возрастать. Сама жизнь уже ныне требует дальнейшей и более глубокой разработки проблем биогеоценологии. Это обусловлено тем, что, изменяя ту или иную часть природы в наших интересах, мы всегда должны знать, как это отразится на других сторонах природы, не произойдут ли в ней в силу коррелятивных взаимосвязей всех ее явлений и процессы нежелательные, вредные для человека изменения природы.

По мере изучения взаимодействий всех компонентов биогеоценозов открываются все более глубокие их связи, их взаимозависимости. Для познания закономерностей, им свойственных, необходимо использование новейших достижений и методов физики, химии, биологии на всех ее уровнях, математики и кибернетики. Биогеоценология будет все более полно объединять достижения многих других наук, перерабатывать их под своим углом зрения и создавать новые крупные обобщения большого теоретического и практического значения.

Если В. И. Вернадский блестяще развивал мысль о необходимости все глубже познавать роль «живого вещества» биосферы не только в планетарном масштабе, но и в космическом, то теперь стало ясным, что это изучение может быть успешным лишь тогда, когда оно будет привязано к биогеоценолотическому покрову Земли с учетом его изменчивости в географическом и топографическом направлении.

Если вообще биогеоценолотический покров Земли является лабораторией, где осуществляются рассмотренные выше биогеохимические реакции живого вещества, то лесной покров, лесные биогеоценозы играют в этом процессе исключительно большую роль, так как ни в одном типе живого покрова Земли этот процесс не идет с такой интенсивностью и в такой сложной форме, как в лесу.

Становится ясным, почему в последнее время, когда со стороны как философов, так и естествоиспытателей, в том числе и биологов, проявляется стремление совместно решать общие проблемы естествознания, начинает возникать интерес к проблеме биогеоценоза и с философской стороны. Так, в сборнике «Очерк диалектики живой природы» эта идея в той или иной форме находит свое отражение в нескольких статьях, но особенно определенно высказался Н. П. Наумов. Он пишет: «Связи биоценоза со средой столь тесны и глубоки, что представляют собой несомненное единство, названное В. Н. Сукачевым биогеоценозом, и за рубежом получившее название экосистемы (Тенсли, Дайс)» (1963, стр. 123).

Отмечая это общее теоретическое значение биогеоценологии, нельзя забывать еще и того, что вся эволюция органического мира, весь процесс видообразования у растений и животных проходит в популяциях, приуроченных к тем или другим биоценозам, а тем самым связан и с определенными типами биогеоценозов, со всем комплексом факторов их, влияющих на популяции. Можно определенно сказать, что ареной видообразования является почти всегда биогеоценоз.

И. И. Шмальгаузен (1958, 1961) впервые описал регулирующий механизм эволюции популяций в биогеоценозах в терминах кибернетики, дав в результате следующую короткую его формулировку: «Регуляция эволюционного процесса осуществляется, таким образом, внутри системы популяции путем естественного отбора вариантов (сигналов) на основании их сравнительной оценки в биогеоценозе. Это означает наличие входной связи со средой. Результат регуляции передается через посредство сигналов наследственного кода половых клеток, усиливается в процессе размножения и преобразуется в сигналы обратной информации (фенотипы), поступающие в биогеоценоз по выходному каналу связи для контроля исполнения (фенотипов)» (1961, стр. 124, 125).

Дав наглядную графическую схему этого процесса, Шмальгаузен замечает: «Этот „кибернетический“ цикл является лишь перефразировкой дарвиновского понимания эволюции. Применение понятий кибернетики позволяет, однако, внести большую ясность в понимание отдельных звеньев этого цикла, и в особенности в определении места, занимаемого «борьбой за существование» как сложной системой контроля, в расчленении этого понятия и в количественной оценке многообразия форм как материала для естественного отбора» (1961, стр. 126).

В свете этих положений становится ясным, какое большое значение имеет биогеоценология для эволюционной теории и учения о видообразовании, а тем самым и для практической селекции растений и животных.

Когда же мы переходим к непосредственному практическому значению биогеоценологии как теоретической науки, то нам необходимо вспомнить слова, приведенные в начале книги, такого крупного теоретика, ученого, в то же время так много сделавшего для применения новейших достижений физики в практике, в разных отраслях производства, как Жюлио Кюри, а именно: «...справедливо признать, что почти все великие технические и промышленные изобретения и нововведения основываются на знаниях и открытых, достигнутых в теоретических лабораториях». Ту же примерно мысль высказал недавно Н. Н. Семенов: «То, что особенно важно для теории, всегда, как показывает опыт, оказывается в дальнейшем наиболее важным и для практики» («Правда», 6 февраля 1964 г.).

Для практики лесоводства прежде всего существенно то, что лес, как и всякий биогеоценоз, представляет собой сложную систему, в которой имеются очень разнообразные взаимоотношения ее компонентов. Эти взаимоотношения выражаются либо во взаимодействии, взаимовлиянии компонентов и их элементов, либо во взаимной связи их. Взаимовлияния могут быть полезны для обоих взаимодействующих компонентов или их элементов (в этом случае оба компонента или элемента живые), либо односторонне полезны (это может быть, когда оба реагента живые или один из них живой), либо эти влияния могут быть для одного полезны, для другого вредны, но полезность превышает вред, поэтому система не разрушается, наконец может быть случай, когда взаимодействия для обоих реагентов вредны, но они от сожительства получают в каком-либо ином отношении пользу, поэтому система и удерживается, сохраняется.

Изучение всех этих форм взаимодействий, механизма их взаимовлияния и взаимосвязи дает возможность управлять ими и перестраивать их или создавать новые биогеоценозы с полезным использованием выясненных закономерностей.

В последнее время для широких кругов лесоводов становится все более ясным практическое значение лесной биогеоценологии. В вводной главе уже отмечалось такого рода высказывание чехословацкого ученого Крайины, когда он подводил итог работы лесного симпозиума на Международном ботаническом конгрессе в Канаде в 1962 г.

В 1963 г. в ГДР был опубликован курс лесоводства («Der Wald und die Forstwirtschaft»), составленный на базе лесной биогеоценологии коллективом Высшей лесной школы в Тарандте (близ Дрездена) под редакцией профессоров И. Бланкмейстера (Blankmeister) и Э. Киница (Kienitz). Первая часть этой книги посвящена рассмотрению природы леса как биогеоценоза. Во второй части излагаются на этой основе вопросы лесного хозяйства. Заканчивается книга изложением общей программы изучения лесного биогеоценоза. Авторы, между прочим, пишут: «Практическое значение лесной биогеоценологии состоит в том, что она открывает закономерности процессов, протекающих в биогеоценозе, и помогает их использовать. Когда открыты закономерности, свойственные лесу, возможно рационализировать лесное хозяйство и вести лесоводство на научном основании, а не только эмпирически» (стр. 19). Профессор А. Скамони (Scamoni, 1960, p. 921) из Лесного исследовательского центра в Эберсвальде (близ Берлина) пишет: «Для практики растениеводства (Bodenkultur) биогеоценологический подход имеет большое значение. Хотя новейшая техника земледелия может создавать крайне измененные фитоценозы, однако остается необходимым для всякого повышения растительной продукции изучить биогеоценоз в его строении и закономерности его развития, чтобы провести надлежащие растениеводческие мероприятия».

Насколько своевременен и необходим биогеоценотический подход к лесу с точки зрения практики лесного хозяйства, свидетельствует статья Г. Ф. Старикова и А. А. Степанова, в которой они ставят проблему реконструкции лесных ландшафтов Приамурья. Хотя редакционная коллегия «Вопросов географии Дальнего Востока», где напечатана эта статья, и отметила, что в ней имеется ряд дискуссионных утверждений и что она не исчерпывает содержание всей проблемы, однако эта статья правильно намечает общий путь «прогнозирования, регулирования и управления процессом преобразования во многом еще первобытной природы района Дальнего Востока, показывая в то же время, что, в сущности, только комплексное биогеоценотическое изучение леса может дать правильное научное обоснование хозяйственным мероприятиям по целесообразной с точки зрения народного хозяйства реконструкции лесных ландшафтов Дальнего Востока, т. е. реконструкции, направленной в конечном счете на усиление и расширение эксплуатации природных богатств Дальнего Востока, сочетаемое с мерами, облегчающими условия самовосстановления всех восстанавливаемых ресурсов» (1963, стр. 72, 73, 157).

Нельзя также не отметить, что В. С. Шумаков (1963), рассмотрев влияние культур различных древесных пород на почву и ее плодородие и на основании этого наметив практические пути наиболее целесообразного создания искусственных лесных насаждений, отмечает, что идея о биогеоценозе «по своей глубине и диалектической сущности наиболее плодотворна в современном лесоводстве» (стр. 167).

Аналогичных высказываний ученых и практиков лесоводов о важности изучения леса с биогеоценотической точки зрения можно было бы привести немало. В зарубежной печати также неоднократно давалась положительная оценка учения об экосистеме, которое, как это было показано в вводной главе, очень близко к учению о биогеоценозах.

Однако именно такой подход к лесу уже много ранее настойчиво пропагандовал Г. Ф. Морозов. В своем знаменитом «Учении о лесе» он блестяще провел ту мысль, что для всех основных лесохозяйственных мероприятий (рубки главного и промежуточного пользования, уход за лесом, содействие естественному возобновлению, искусственное разведение леса, защита от вредителей, борьба с пожарами и др.) необходимо знать не только биологические особенности древостоя и других ярусов лесной растительности, но и климатические (в том числе и микроклиматические), почвенные и гидрологические условия, а также фауну и микробное их население. Чем глубже мы знаем свойства этих образующих лес компонентов, тем более будут обоснованы лесохозяйственные мероприятия и тем больший они дадут практический эффект.

Хозяйственная деятельность человека в природе большей частью и сводится к управлению биогеоценотическими процессами в таком направлении, чтобы от биогеоценозов получить максимум полезности. В частности, и лесохозяйственные мероприятия сводятся, в сущности, к изменению направления и интенсивности биогеоценотических процессов так, чтобы получать от леса продукцию в наибольшем количестве и наилучшего качества (древесина, растительные пищевые вещества, продукты животного мира) или повышать его другие полезные свойства (защитную, противоэрозионную, водоохранную, санитарную роль).

Вместе с тем необходимо еще раз указать на то, что организация всякого рода экспериментальных исследований будет иметь значение только тогда, когда они приурочены к определенному типу леса, понимаемому именно как тип лесного биогеоценоза. Эксперимент, заложенный в лесу вообще без указания типа его, не имеет цены. В разных типах леса один и тот же эксперимент может дать совершенно различные результаты. Поэтому лесохозяйственные мероприятия, основанные на известном опыте, могут дать ожидаемый эффект только в пределах того типа, в каком был

заложен опыт, или в типах со сходными биогеоценоотическими условиями. И биогеоценоотическая лесная типология, сопровождаемая составлением карты типов леса, является необходимой основой мероприятий по применению в практике достижений лесного исследовательского дела.

Как было отмечено в вводной главе, наличие так называемого континуума растительного покрова, в том числе и лесного, выражающегося в том, что растительность непрерывно занимает все пригодные для нее места, а слагающие ее растительные ассоциации часто очень постепенно переходят друг в друга, не избавляет исследователя от выделения и разграничения их в натуре с нанесением их на карту или план.

Это целиком относится и к биогеоценозам. Однако переоценивать трудность выделения типов биогеоценозов не следует, так как в природе во многих случаях, при постепенно меняющихся условиях среды существования растений, сообщества их оказываются достаточно резко разграничены, так как в распределении сообществ играет, как мы знаем, существенную роль межвидовая борьба за существование между растениями. В силу этого нередко наблюдается, что при постепенном изменении среды фитоценоз захватывает всю ту территорию, на которой растения, его составляющие, могут быть победителями в борьбе за существование с растениями других сообществ. Хорошим примером такого рода сообществ может служить сосновый лес, покрывающий дюнные всхолмления. Часто вершины дюн заняты лишайниковым сосняком, склоны дюн — мшистым сосняком, а междюнные котловины — травяным сосняком. Границы между этими тремя типами сосновых биогеоценозов обычно бывают резки, хотя рельеф, а вместе с ним и почвенные, и микроклиматические условия меняются очень постепенно.

Нельзя также переоценивать и подвижность, т. е. динамичность биогеоценозов как якобы затрудняющую выделение их типов. Хотя процессы развития и вообще изменения биогеоценозов никогда не прекращаются и лишь их темпы временами замедляются, как правило, лесные биогеоценозы сохраняют свою однотипность столь долго, что даже такие долговечные растительные организмы, как деревья, успевают сменить много поколений. Это в значительной степени зависит от того, что всем биогеоценозам присуще в той или иной мере свойство саморегуляции. Биогеоценозы представляют собой, как мы уже видели, саморегулирующую систему. Эта черта дает возможность лесу противостоять до известной степени разрушающим влияниям со стороны и сохранять свои специфические черты длительное время. Можно сказать, что в лесном биогеоценозе, как, впрочем, и в других биогеоценозах, все время действуют две взаимно противоположные тенденции: с одной стороны, внутренние взаимодействия все время стремятся изменять, нарушать сложившиеся взаимоотношения компонентов и, с другой стороны, существует способность противостоять этому изменяющему воздействию, исправлять его и восстанавливать уже произведенное нарушение. В частности, лесной биогеоценоз особенно способен противодействовать внедрению в него новых видов организмов. Эта относительная стабильность сложившихся биогеоценозов и способность их к саморегулированию есть следствие того, что в число компонентов биогеоценозов входят организмы, которые в процессе своего эволюционного развития приспособились к определенной среде существования и к совместному существованию друг с другом, при котором, наряду с известными конкурентными отношениями между ними из-за средств существования или паразитическими отношениями, выработались и столь полезные влияния одних организмов на другие, что эти влияния стали для них необходимым условием существования.

Поэтому можно согласиться с В. К. и Л. К. Арнольди, когда они, понимая биоценоз, в сущности, как биогеоценоз, пишут: «Важнейшим признаком биоценоза является преемственно из года в год в течение многих

поколений повторяющая однотипность процесса продуцирования и общего круговорота органического вещества, основанная на постоянстве видового состава продуцентов и консументов, способность к саморегулированию этого состава» (1962, стр. 117).

Хотя комплексные лесные биогеоценотические исследования являются сложными, дорогостоящими и требующими участия в них высококвалифицированных исследователей разных специальностей, но только они могут обеспечить все необходимые условия для развития лесного хозяйства. Примером плодотворности для лесного хозяйства биогеоценотического направления в изучении лесов с учетом их типов могут служить исследования, которые были организованы и проводились под руководством А. А. Молчанова (1963 и др.) в Теллермановском опытном лесничестве Воронежской области. Они дали очень много для общей теории лесной биогеоценологии и позволили рекомендовать ряд важных практических мероприятий по рационализации лесного хозяйства в широколиственных лесах лесостепи¹. Если Г. Ф. Морозов в первое десятилетие текущего века указывал на то, что учение о лесных сообществах должно рассматриваться как главная теоретическая основа лесного хозяйства, то в последующее десятилетие он усиленно подчеркивал мысль, что именно учение о лесных сообществах совместно со всей их средой существования есть научная база лесного хозяйства, т. е. та совокупность знаний, которая ныне составляет содержание лесной биогеоценологии.

Можно согласиться с Н. В. Тимофеевым-Ресовским, когда он пишет, что «в общем плане решения проблем охраны природы, и особенно при изучении и использовании биологических ресурсов Земли, совершенно необходимо исходить из общебиогеоценотических концепций; лишь в этом случае, учитывая всю специфику явлений, протекающих на эволюционном и биохронологическом уровнях жизни, можно избежать крупных ошибок и резко повысить использование человеком биологической продуктивности Земли» (1962, стр. 45).

Не касаясь здесь программы лесных биогеоценотических исследований, следует лишь отметить, что комплексное исследование природных лесных биогеоценозов должно включать в себя следующие основные направления.

1. Изучение состава растительного (флоры) и животного (фауны) населения биогеоценозов. Это изучение не должно ограничиваться установлением только видового состава органического мира как высших, так и низших растений и животных, но и выяснением слагающих виды более мелких таксонов разных рангов, так как такие единицы, отличающиеся различными жизненными свойствами, имеют и различное народнохозяйственное значение. Это изучение таксонов разного объема должно сопровождаться и выяснением их филогенетических соотношений. Здесь большое место должен занять эксперимент.

2. Изучение экологических и биологических свойств растительных и животных организмов (их жизненных форм). Такое изучение требует глубокого их физиологического и химического изучения с широким применением экспериментального метода.

3. Глубокое изучение свойств присущих данному лесному биогеоценозу почвы, гидрологических условий на всю глубину фитогееосферы и атмосферы на всю высоту фитогееосферы.

4. Такое изучение должно быть дифференцировано не только по отдельным биогеоценозам, но и по составляющим их синузиям, и особенно по парцеллам. Эти исследования требуют стационарных и длительных эк-

¹ В книге А. А. Молчанова «Научные основы ведения хозяйства в дубравах лесостепи» (1964), вышедшей уже после составления этой книги, особенно ясно показано, насколько необходимо комплексное биогеоценотическое изучение леса для научного обоснования лесохозяйственных мероприятий.

спериментальных работ, рассчитанных на ряд лет, с разносторонним изучением взаимоотношений всех компонентов биогеоценозов между собой.

5. Изучение сложения, структуры лесных биогеоценозов, внутренних взаимовлияний и взаимосвязей слагающих их компонентов, взаимодействий с соседними биогеоценозами, топографического и географического распределения их и их динамики. При этом также должны быть широко использованы стационарный и экспериментальный методы, а также приемы мелко- и крупномасштабного картирования биогеоценозов.

На основании такого комплексного изучения природных лесных биогеоценозов должны быть выяснены процессы превращения вещества и энергии в них и вообще в фитогосфере и даны общие выводы теоретического значения как вклад в общую теорию биогеоценологии и намечены вытекающие из них практические предложения. Как правило, практические предложения должны быть направлены:

1) к наиболее рациональному комплексному использованию продукции леса как в отношении древесины, так и других ресурсов растительного и животного мира, к дальнейшему поднятию их продуктивности в интересах народного хозяйства, промышленности, городского зеленого строительства и здравоохранения;

2) к организации и проведению биологических, химических и других мероприятий по профилактике и борьбе с вредителями леса;

3) к максимальному использованию природных и искусственных лесных биогеоценозов и вообще древесной растительности в защитных и водоохранных целях, в борьбе с эрозией почв, селевыми потоками и горными лавинами, к борьбе с загрязнением почвы, вод и атмосферы, при учете способности растений к накоплению вредных радиоактивных элементов;

4) к разработке типов новых искусственно создаваемых и еще более производительных и ценных лесных биогеоценозов, к предложению конкретных практических мероприятий по обеспечению естественного возобновления и вообще по расширенному воспроизводству лесных ресурсов, к охране лесных ландшафтов и их воспроизводительных сил, а также к усилению их эстетического значения.

Биогеоценология — новая научная дисциплина, возникшая в недавнее время, как и ряд других дисциплин, на стыке нескольких наук. Она находится еще в первоначальной стадии своего развития. В дальнейшем она, несомненно, должна и будет применять новые исследовательские методы, создаваемые на базе как своих достижений, так и достижений ряда других наук, и будет вскрывать новые еще не используемые биологические ресурсы, в том числе и лесные. Вместе с тем она будет намечать новые и более эффективные пути использования природных биологических ресурсов, а также содействовать общей перестройке биосферы в интересах человечества, точнее, перестройке ее наиболее деятельной части, фитогосферы, в которой важнейшее место занимают и будут занимать леса.

ЛИТЕРАТУРА

- Аболин Р. И. 1914. Опыт эпигенетической классификации болот.— Болотоведение, № 3.
- Абрамов К. Г. 1954. Копытные звери Дальнего Востока. Хабаровск.
- Абрамова М. М. 1947. Сезонная изменчивость некоторых химических свойств лесной подзолистой почвы.— Труды Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева АН СССР, 25.
- Абрамова М. М. 1953. Передвижение воды в почве при испарении.— Труды Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева АН СССР, 41.
- Абрамова М. М., Большаков А. Ф., Орешкина Н. С., Роде А. А. 1956. Испарение из почвы подвешенной влаги.— Почвоведение, № 2.
- Акулова Е. А. 1962. Исследование энергетического обмена листьев высших растений. (Автореф. канд. дисс.). Петрозаводск.
- Акулова Е. А., Хазанов В. С., Цельникер Ю. Л. и Шипшов Д. М. Световой режим под пологом леса в зависимости от падающей радиации и сомкнутости крон.— Физиология растений (в печати).
- Александрова В. Д. 1961. Растительное сообщество в свете некоторых идей кибернетики.— Бюлл. МОИП, 66, № 3.
- Александрова В. Д. 1962. Проблема развития в геоботанике.— Бюлл. МОИП, 67, вып. 2.
- Александрова И. В. и Красовский Л. И. 1957. Наблюдения над летним питанием дося в Приокско-Террасном заповеднике.— Труды Приокско-Террасного заповедника, 1.
- Алексахин Р. М. 1963. Радиоактивное загрязнение почвы и растений. М., Изд-во АН СССР.
- Алексеев А. М. 1948. Водный режим растения и влияние на него засухи. Казань, Татгосиздат.
- Алексеев С. В., Молчанов А. А. 1938. Сплошные рубки на севере. Вологда.
- Алексеева Т. А. 1957а. Исследование фотосинтеза и дыхания некоторых древесных пород Теллермановского опытного лесничества (автореф. дисс.). М., Изд. Ин-та леса АН СССР.
- Алексеева Т. А. 1957б. Фотосинтез и дыхание древесных пород в различных экологических условиях Теллермановского лесничества. М., Изд. Ин-та леса АН СССР.
- Алпатыев А. М. 1954. Влагооборот культурных растений. Л., Гидрометиздат.
- Альбицкая М. А. 1960. Основные закономерности формирования травяного покрова в искусственных лесах степной зоны УССР. В кн.: «Искусственные леса степной зоны Украины». Харьков.
- Альбицкая М. А. и Бельгард А. Л. 1950. О взаимоотношениях древесно-кустарниковой и травянистой растительности в искусственных лесах Днепропетровщины.— Бот. журн., 35, № 3.
- Анохин П. К. 1961. Физиология и кибернетика. В кн. «Философские вопросы кибернетики». М.
- Анохин П. К. 1962. Теория функциональной системы как предпосылки к построению физиологической кибернетики. В сб.: «Биологические аспекты кибернетики». М., Изд-во АН СССР.
- Антипов В. Г. 1957. Влияние дыма и газа, выбрасываемых промышленными предприятиями, на сезонное развитие деревьев и кустарников.— Бот. журн., 42, № 1.
- Арефьева З. Н. 1963. Влияние огня на некоторые биохимические процессы в лесных почвах.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 36. Почвы и гидрологический режим лесов Урала.
- Арефьева З. Н. и Колесников Б. П. 1964. Влияние огня на нитратный и аммиачный режимы почв.— Почвоведение, № 3.

- Аристовская Т. В. и Паринкина О. М. 1962. Изучение микробных пейзажей почв Ленинградской области.— Микробиология, 31, вып. 3.
- Аристовская Т. В. и Паринкина О. М. 1961. Новые методические приемы изучения сообществ почвенных микроорганизмов.— Почвоведение, № 1.
- Арманд Д. Л. 1949. Функциональные и корреляционные связи в физической географии.— Изв. Всесоюз. геогр. общ-ва, № 1.
- Арманд Д. Л. 1950. Опыт математического анализа связи между типами растительности и климатом.— Изв. Всесоюз. геогр. об-ва, 82, вып. 1.
- Арнольди К. В. 1957. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций.— Зоол. журн., 36, вып. 11.
- Арнольди Л. В. 1960. Краткие методические указания по изучению консортивных связей насекомых при биокомплексных исследованиях. В кн.: «Программно-методические записки по биокомплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана». М., Изд-во АН СССР.
- Арнольди К. В. и Арнольди Л. В. 1962. О некоторых основных понятиях экологии применительно к учению о биоценозе.— Вопросы экологии, IV. Киев, Изд-во Киевск. ун-та.
- Арнольди К. В. и Арнольди Л. В. 1963. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме.— Зоол. журн., 42, вып. 2.
- Арнольди Л. В., Борисова И. В. 1962. О некоторых особенностях консортивных отношений растительности и насекомых. Доклад на Совещании по вопросам взаимодействия растений и животных в биоценозе. Московск. филиал Геогр. об-ва. М.
- Арнольди Л. В., Лавренко Е. М. 1960. Краткая программная записка по изучению консортивных связей животных и низших растений с доминантными видами высших растений в растительных сообществах. В кн.: «Программно-методические записки по биокомплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана». М., Изд-во АН СССР.
- Архангельский М. П. 1929. К вопросу о влиянии работы дождевых червей на урожай овса и ячменя в связи с внесением в почву некоторых удобрительных веществ.— Научно-агрон. журн., № 11.
- Афанасьева Е. А., Карандина С. Н., Киссис Т. Я. и Оловяникова И. Н. 1952. Лесорастительные свойства южных черноземов и произрастание на них древесных насаждений.— Труды Комплексной научн. экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, вып. 1.
- Афанасьева Е. А., Карандина С. Н., Киссис Т. Я., Оловяникова И. Н. 1955. Сопряженное изучение корневых систем и водного режима почв в дубово-кленовом насаждении на обыкновенных черноземах.— Труды Ин-та леса АН СССР, 39.
- Ахромейко А. И. 1936. Выделение корнями растений минеральных веществ.— Изв. АН СССР, отд. мат. и естеств. наук. Серия биол., № 1.
- Ахромейко А. И., Шестакова В. А. 1958. Изучение роли микроорганизмов в питании древесных растений.— Микробиология, 27, вып. 1.
- Базилевич Н. И. 1955. Особенности круговорота зольных элементов и азота в некоторых почвенно-растительных зонах СССР.— Почвоведение, № 4.
- Базилевич Н. И. и Родин Л. Е. 1954. Особенности лесного биологического круговорота в различных почвенно-растительных зонах.— Докл. АН СССР, 97, № 6.
- Бактериальное удобрение. 1961. М.—Л., Изд-во с.-х. литературы, журналов и плакатов.
- Банников А. Г. и Лебедева Л. С. 1956. О значении оленя в лесах Беловежской пушчи.— Бюлл. МОИП, отд. биол., вып. 4.
- Барабаш-Никифоров И. И. 1957. Звери юго-восточной части черноземного центра. Воронеж.
- Баракнов П. 1910. Содержание углекислоты в почвах в различные периоды роста растений.— Журн. опытной агрономии, 11, кн. 3.
- Бараней А. В. 1940. Опыты внесения микоризных грибов в почву.— Лесное хоз., № 10.
- Баранов П. А. 1960. Опыт анализа приспособительной эволюции лазящих растений.— Труды МОИП, отд. биол., 3.
- Бараскина Е. М. 1959. Взаимодействие корневых систем дуба и сосны с почвой.— Труды Воронежск. Гос. заповедника, вып. 8.
- Басурманова О. К. 1958. Биологические формы узкотелой златки (*Agrilus viridis* L.).— Зоол. журн., 37, вып. 7.
- Башенина Н. В. 1951. Материалы по динамике численности мелких грызунов лесной зоны.— Бюлл. МОИП, отд. биол., вып. 2.
- Бей-Биенко Г. Я. 1930. К вопросу о зонально-экологическом распределении саранговых в Западно-Сибирской и Зайсанской низменности.— Труды по защите растений, серия энтомол., 1. Л.
- Бей-Биенко Г. Я. 1962. Смена стадий наземных организмов как экологический принцип.— Вопросы экологии, 4. Киев.

- Бейлик И. Г. 1950. Омела в Западной Европе и в СССР.—Труды Ин-та леса АН СССР, 3.
- Беклемишев В. Н. 1931. Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ.—Труды по защите растений, 1, вып. 2.
- Беклемишев В. Н. 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей.—Бюлл. МОИП, отд. биол., 56, вып. 5.
- Белкин В. Д. 1961. Кибернетика и экономика. В сб.: «Кибернетика—на службу коммунизму». Под ред. акад. А. И. Берга. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Бельговский М. Л. 1955. Связь между систематическим положением вяза гладкого (*Ulmus laevis* Pall) и его повреждаемостью насекомыми.—Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 4.
- Берг А. И. 1961. Кибернетику — на службу коммунизму. В сб.: «Кибернетика — на службу коммунизму». Под ред. акад. А. И. Берга. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Берг Л. С. 1913. Опыт разделения Сибири и Туркестана на ландшафтные и морфологические зоны. Сборник в честь 75-летия Д. Н. Анучина. М.
- Берг Л. С. 1915. Предмет и задачи географии.—Изв. Русск. геогр. об-ва, 1, вып. 9.
- Берг Л. С. 1931. Ландшафтно-географические зоны СССР, ч. 1. М.—Л., Сельхозгиз.
- Берг Л. С. 1936. Физико-географические (ландшафтные) зоны СССР, ч. 1. М., Географгиз.
- Берг Л. С. 1945. Фации, географические аспекты и географические зоны.—Изв. Русск. геогр. об-ва, 77, вып. 3.
- Березина В. М. 1937. Размещение почвенной энтомофауны на песчаных и каштановых почвах Камышинского лесомелиоративного участка. Итоги научно-исслед. работ ВИЭР за 1936 г., ч. 1.
- Березова Е. Ф. 1950. Взаимоотношение растений с микрофлорой почвы.—Агробиология, № 5.
- Бернал Д. Д. 1960. Мир без войны. М.
- Бескаравайный М. М. 1955. Срастание корней некоторых древесных пород в районе г. Камышина.—Агробиология, № 3.
- Бибиков Д. И. 1948. К экологии кедровки.—Труды Печоро-Илычского заповедника, 4.
- Блауберг И. В. 1960. К проблеме целостности географической оболочки. Философские вопросы естествознания, ч. III. Геолого-географические науки. Изд. МГУ.
- Бобрицкая М. А. 1962. Поступление азота в почву с атмосферными осадками в различных зонах Европейской части СССР.—Почвоведение, № 12.
- Бодров В. А. 1951. Лесная мелиорация. М., Гослесбухмиздат.
- Большаков А. Ф. 1950. Водный режим мощных черноземов в период засухи 1946—1947 гг.—Труды Почвен. ин-та им. В. В. Докучаева АН СССР, 32.
- Большакова В. С. 1964. Микрофлора ризосферы древесных пород на дерново-подзолистых почвах Московской области. Сб. «Стационарные биогеоценологические исследования в южной подзоне тайги». Изд-во «Наука».
- Брайнес С. Н. 1961. Нейрокибернетика. В сб.: «Кибернетика — на службу коммунизму». Под ред. акад. А. И. Берга. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Брежнев И. Е. 1950а. Паразитная и сапротитная микрофлора древесных и кустарниковых пород ползащитных лесных полос.—Труды лесостепной станции «Лес на Ворскле».
- Брежнев И. Е. 1950б. Микрофлора почвы заповедника «Лес на Ворскле».—Труды лесостепной станции «Лес на Ворскле».
- Бриллюэн Л. 1960. Наука и теория информации. М.
- Будыко М. И. 1956. Тепловой баланс земной поверхности. М., Гидрометиздат.
- Будыко М. И. и Дроздов О. А. 1950. О влагообороте на ограниченной территории суши. В сб.: «Вопросы гидрометеорологической эффективности ползащитного лесоразведения».
- Бурнашева Н. Я. 1955. О различной повреждаемости тополей темнокрылой стеклянницей.—Труды Ин-та леса АН СССР, 25.
- Бурсова А. И. 1955. К познанию микрофлоры почв ельников, произрастающих в условиях Ленинградской обл.—Труды Всесоюз. заочн. лесотехн. ин-та, 1.
- Бхуванасвари, Суббо-Рао. 1959. Корневые выделения и ризосферный эффект.—Реф. журн. «Биология», № 4.
- Быков Б. А. 1957. Геоботаника. Алма-Ата.
- Быкова Л. Н. 1961. Иод в лесных почвах Воронежского государственного заповедника.—Труды Воронежск. гос. заповедника, вып. XIII.
- Бялович Ю. П. 1947. Метод фитомелиорации. Научный отчет за 1945 г. Киев—Харьков. Укр. научно-иссл. ин-т агролесомелиорации и лесн. хоз.
- Бялович Ю. П. 1954. Практическое значение неодновременности весеннего облистения различных видов деревьев и кустарников.—Научн. Труды Укр. научно-исслед. ин-та лесного хоз. и агролесомелиорации, вып. 16.
- Бялович Ю. П. 1960. Биогеоценологические горизонты. Сборник работ по геоботанике, ботанической географии, систематике растений и палеогеографии.—Труды МОИП, отд. биол., 3, секция ботаники.

- Вакин А. Т. 1954. Фитопатологическое состояние дубрав Теллермановского леса.— Труды Ин-та леса, 16.
- Ванин С. И. 1948. Лесная фитопатология. Изд. 2. М., Гослестехиздат, 1955.
- Варминг Е. 1901. Ойкологическая география растений. (Введение в изучение растительных сообществ). М.
- Васильев И. С. 1950. Водный режим подзолистых почв.— Труды Почвен. ин-та им. В. В. Докучаева АН СССР, 32.
- Васильев Н. Г. и Колесников Б. П. 1962. Чернопихово-широколиственные леса Южного Приморья, М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Васильев Я. Я. 1935. Объем понятия «тип леса» и схема классификации типов леса.— Сов. ботаника, № 1.
- Вассоевич Н. Б. 1963. Живое вещество и происхождение нефти. Материалы к научной сессии, посвященной 100-летию со дня рождения академика В. И. Вернадского. Л., Изд-во Геогр. об-ва СССР.
- Вернадский В. И. 1927. Биосфера. М.— Л.
- Вернадский В. И. 1934а. Биохимические очерки. М.
- Вернадский В. И. 1934б. Проблемы биогеохимии, ч. 1. Значение биогеохимии для изучения биосферы. Л., Изд-во АН СССР.
- Вернадский В. И. 1940. Биогеохимические очерки. М.— Л.
- Вернадский В. И. 1944. Несколько слов о ионосфере.— Усп. совр. биологии, 18, вып. 2.
- Взаимодействие наук при изучении Земли. 1963. М., Изд-во АН СССР.
- Взнуздаев Н. А., Карпачевский Л. О. 1961. Характеристика водно-физических свойств и водного режима лесных почв Центральной части долины р. Камчатки.— Почвоведение, № 10.
- Візір А. П. 1955. Вплив дубових насаджень на поширення і діяльність амоніфікуючих бактерій в південних чорноземах.— Праці Ун-ту лісівництва АН УРСР, 6.
- Визир А. П. 1956. Токсичность продуктов, выщелачиваемых из лесной подстилки, как фактор, подавляющий развитие азотобактера в лесных почвах. Тезисы докладов Совещания по лесному почвоведению при Ин-те леса АН УССР. Киев.
- Візір А. П. 1958. Мікрофлора лісової підстилки в дібровах Чорного лісу.— Праці ін-ту лісу АН УРСР, 7.
- Викторов Г. А. 1960. Биоценоз и вопросы численности насекомых.— Журн. общ. биологии, 21, № 6.
- Викторов Г. А. 1962. Содержание понятия биоценозов в современной экологии.— Вопросы экологии, IV. Киев., Изд-во Киевск. ун-та.
- Виленкин Б. Я. 1963. Некоторые новые аспекты изучения сообществ водных организмов. Тезисы доклада. Севастопольская биол. станция.
- Вилли К. 1964. Биология. Пер. с англ. М., Изд-во «Мир».
- Вильямс В. Р. 1936. Почвоведение. М., Сельхозгиз.
- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, Изд-во Белорус. ун-та.
- Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Минск.
- Винберг Г. Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экосистемах.— Зоол. журн. 41, вып. 11.
- Винер Н. 1958. Кибернетика, или управление и связь в животном и машине. М.
- Винер Н. и Розенблют А. 1961. Проведение импульсов в сердечной мышце. Математическая формулировка проведения импульсов в сети связанных возбуждаемых элементов, в частности в сердечной мышце. Киберн. сб., 3. М., ИЛ.
- Винник М. А. 1961. Биологическая аккумуляция микроэлементов в почвах под пологом леса.— Труды Воронежск. гос. заповедника, вып. XIII.
- Віноградів Б. С. 1937. До вивчення баїбака як землерія.— Журн. біозоол. циклу УАН.
- Виноградский С. Н. 1875. Об усвоении свободного азота атмосферы микробами.— Арх. биол. наук, 3.
- Виноградский С. Н. 1892. К морфологии организмов процесса образования селитры в почве.— Арх. биол. наук, 1.
- Виноградский С. Н. 1952. Микробиология почвы. М., Изд-во АН СССР.
- Винокуров М. А., Даутов Р. К., Колоскова А. В. 1959. Влияние ползающих лесных полос на почвы. Казань, Татарское книж. изд-во.
- Власов А. А. 1955. Значение микориз древесных пород и приемы по их стимулированию.— Труды Конф. по микотрофии растений. М.
- Воейков А. И. 1957. Влияние растительности на климат. Избр. соч. Л., Гидрометеоздат.
- Волобуев В. Р. 1953. Почвы и климат. Баку.
- Волчанецкий И. Б. 1950. О формировании фауны птиц и млекопитающих молодых ползающих лесных полос в засушливых районах левобережной Украины.— Уч. зап. Харьковск. ун-та, 44; Труды научно-исслед. ин-та биологии, 16.
- Воробьев Д. В. 1959. Методика типологических исследований. Харьков.
- Воробьева М. и Щепетильникова А. 1936. Клевероутомление и частичная стерилизация.— Химиз. соцземлед., № 2.

- Воронин М. С. 1961. Избранные произведения. М., Изд-во сельскохозяйств. лит., журналов и плакатов.
- Воронцов А. Г. 1959. Взаимоотношения животных и растений в разных географических зонах.— Уч. зап. МГУ, биогеография, вып. 189.
- Воронцов А. Г. 1960. Биоценологические наблюдения в субтропических лесах Юнана (Китайская Народная Республика).— Труды МОИП, отд. биол., 3. Сборник работ по геоботанике, ботанической географии, систематике растений и палеогеографии.
- Воронцов И. П. 1953. Из наблюдений над роющей деятельностью грызунов в лесу.— Почвоведение, № 10.
- Воронцов Н. П. 1958. Влияние роющей деятельности млекопитающих на жизнь леса.— Изв. Казанск. филиала АН СССР, серия биол., вып. 6.
- Воронцов А. И. 1955. Малоизвестные вредители молодых лесных посадок и питомников из отряда чешуекрылых.— Научно-техн. информация, № 8. Изд. Моск. лесотехн. ин-та.
- Воронцов А. И. 1960. Биологические основы защиты леса. М.
- Воронцов Н. Н. 1956. О запасании корма красной полевкой.— Бюлл. МОИП, отд. биол., № 4.
- Ворошилов В. Н. 1960. Ритм развития у растений. М.
- Воскресенская Н. П. 1962. Зависимость поглощения кислорода зелеными и незелеными листьями от интенсивности и спектрального состава света. Физиология древесных растений. К 90-летию Л. А. Иванова. М., Изд-во АН СССР.
- Вотчал Е. Ф., Кену х А. М. 1928. Транспирационные коэффициенты ассимиляции. Дневник Всесоюз. съезда ботаников. Л.
- Врублевский К. И. 1912. Теоретическая дифференциация некоторых копытных на древесноядных и травоядных и ее практическое значение.— Арх. вет. наук, 8.
- Высоцкий Г. Н. 1898. Дождевой червь.— Земледельческая газ., № 42, 43, 44.
- Высоцкий Г. Н. 1912а. Лесные культуры степных опытных лесничеств с 1898 по 1907 г.— Труды по лесному опытному делу в России, вып. 16. СПб.
- Высоцкий Г. Н. 1912б. К вопросу о причинах усыхания лесных насаждений на степном черноземе.— Труды по лесному опытному делу в России, вып. 40. СПб.
- Высоцкий Г. Н. 1915. Ергеня. Культурно-фитологический очерк.— Труды Бюро по прикладной ботанике, вып. 10—11. СПб.
- Высоцкий Г. Н. 1925. Покрововедение.— Зап. Белорусск. гос. ин-та сельск. и лесного хоз., вып. 4. Минск.
- Высоцкий Г. Н. 1928. Лес (проблемы его изучения). В сб.: «Естественные производительные силы УССР». Харьков.
- Высоцкий Г. Н. 1929. Напоминание степным лесоводам о микоризе.— Лесное хоз., № 10—11.
- Высоцкий Г. Н. 1938. О гидрологическом и метеорологическом влиянии лесов. М.
- Высоцкий Г. Н. 1950. Учение о влиянии леса на изменение среды его произрастания и на окружающее пространство. (Учение о лесной пертиненции). Изд. 2, переработ. М.— Л., Гослесбумиздат.
- Высоцкий Г. Н. 1952. О гидрологическом и метеорологическом влиянии лесов. М.
- Гаврилов К. А. 1950. Влияние состава лесонасаждений на микрофлору и фауну лесных почв.— Почвоведение, № 3.
- Гаврилов К. И. 1962. Роль дождевых червей в обогащении почвы биологически активными веществами. Вопросы экологии, т. 7.
- Галкин Г. И. 1960. Некоторые вопросы формирования резерваций и первичных очагов сибирского шелкопряда в лесах Красноярского края. В сб.: «Материалы по проблемам сибирского шелкопряда». Новосибирск, Изд. Сиб. отд. АН СССР.
- Галкин Г. И. 1963. Сибирский шелкопряд в лесах Красноярского края.— Труды Вост.-Сиб. научно-исслед. и проектн. ин-та лесной и деревообработ. пром., вып. 7.
- Гамов Г., Рич А., Икас М. 1956. Проблемы передачи информации от нуклеиновых кислот к протеинам.— Хим. наука и пром., № 4.
- Гар К. А. 1954. Освещенность под пологом дубняков разного возраста и различных типов леса.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 3.
- Гардер Л. А. 1927. О влиянии температуры на развитие азотобактера и усвоение им молекулярного азота.— Труды отдела с.-х. микробиологии, 2.
- Гаузе Г. Ф. 1944. Некоторые проблемы химической биоценологии.— Усп. совр. биологии, 17, вып. 2.
- Гаузе Г. Ф., Преображенская Т. П. и др. 1957. Вопросы классификации актиномицетов-антагонистов. М., Медгиз.
- Гейгер Р. 1960. Климат приземного слоя. М.
- Геллер И. Ф. 1961. Методы и проблемы природно-территориального (физико-географического) расчленения земель Бранденбург и Альтмарк (ГДР).— Вестн. МГУ. География, № 4.
- Генкель П. А. и Бутылин Е. И. 1935. О процессе нитрификации по методу Ваксмана в образцах почв с ненарушенной структурой. Микробиология, 4, вып. 3.
- Герасимов И. П. 1954. Состояние и задачи советской географии на современном

- этапе ее развития. Материалы ко второму съезду Географического общества СССР. (Тезисы). М.
- Гильяров М. С. 1939. Влияние почвенных условий на фауну почвенных вредителей.— Почвоведение, № 9.
- Гильяров М. С. 1942. Сравнительная заселенность беспозвоночными темноцветной и подзолистой почв.— Почвоведение, № 9—10.
- Гильяров М. С. 1947. Распределение гумуса, корневых систем и почвенных беспозвоночных в почвах орехово-плодовых лесов Ферганского хребта.— Докл. АН СССР, 55. № 1.
- Гильяров М. С. 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Гильяров М. С. 1953а. Почвенная фауна и плодородие почв. Труды Конф. по вопросам почв. микробиологии. М., Изд-во АН СССР.
- Гильяров М. С. 1953б. Почвенная фауна байрачных лесов и ее значение для диагностики почв.— Зоол. журн., 32, № 3.
- Гильяров М. С. 1954. Вид, популяция и биоценоз.— Зоол. журн., 33, вып. 4.
- Гильяров М. С. 1956а. Почвенная фауна лесных насаждений и открытых степных пространств бассейна р. Деркул.— Труды Ин-та леса АН СССР, 30.
- Гильяров М. С. 1956б. Исследование почвенной энтомофауны как метод диагностики почвенных типов.— Энтомол. обозрение, 35, № 3.
- Гильяров М. С. 1957. Кивсяки (Juloidea) и их роль в почвообразовании.— Почвоведение, № 6.
- Гильяров М. С. 1959а. Почвенно-зоологические исследования и их задачи.— Вестн. АН СССР, № 6.
- Гильяров М. С. 1959б. Проблемы современной экологии и теория естественного отбора.— Усп. совр. биологии, 48, вып. 3 (6).
- Гильяров М. С. 1960. Почвенные беспозвоночные как показатели особенностей почвенного и растительного покрова лесостепи.— Труды Центрально-Черноземного гос. заповедника, вып. 6.
- Гирник Д. В. 1955. Водный режим древесных пород зимой и зимняя засуха.— Труды Ин-та леса АН СССР, 27.
- Глазовская М. А. 1953. О биологическом поглощении минеральных элементов и возможностях использования растений для мелиорации почв.— Вопросы географии (физ. география), сб. 33.
- Глазовская М. А., Макунина А. А. и др. 1961. Геохимия ландшафтов и поиски полезных ископаемых на Южном Урале. Изд. МГУ.
- Глезер В. Д. и Цуккерман И. И. 1961. Информация и зрение. М.— Л.
- Гожев А. Д. 1930. Типы песков западной части Терско-Дагестанского массива и их хозяйственное использование.— Изв. РГО, 62, вып. 4.
- Гожев А. Д. 1934. К методологии физической географии.— Изв. Русск. геогр. об-ва, 16, № 4.
- Гожев А. Д. 1945. О природе поверхности суши.— Изв. ВГО, 77, вып. 1—2.
- Гожев А. Д. 1946. О некоторых закономерностях развития природы поверхности суши.— Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. Герцена, 49.
- Гожев А. Д. 1948а. Южная Америка. М., Географгиз.
- Гожев А. Д. 1948б. О вариациях типов территории.— Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та, 73.
- Гожев А. Д. 1956. Зонально-провинциальная природа поверхности суши.— Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та, 116.
- Головянко Э. С. 1926. К мелодике учета зараженности сосен короедами.— Труды по лесному опытному делу Украины, вып. 4.
- Головянко Э. С. 1952. Вторичные вредители сосны на нижнеднепровских песках.— Лес и степь, № 8.
- Гольцберг А. А. 1957. Микроклимат и его значение в сельском хозяйстве. Л., Гидрометеиздат.
- Гордягин А. Я. 1900. Материалы к познанию почв и растительности Западной Сибири.— Труды Об-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те, 34, вып. 3.
- Горленко М. В. 1946. Токсины у плесневых грибов.— Докл. АН СССР, 54, № 5.
- Городков Б. Н. 1916. Наблюдения над жизнью кедра в Западной Сибири.— Труды Бот. музея Академии наук, вып. 16.
- Городков Б. Н. 1944. Учение о сукцессиях и климаксе в ботанике.— Природа, № 3.
- Гортинский Г. Б. 1963. Аллелопатия и биогеоценология (о биогеоценологическом подходе к проблемам аллелопатии).— Бюлл. МОИП, отд. биол., № 6.
- Горшенин К. П. 1960. К вопросу о классификации почв.— Почвоведение, № 1.
- Горшенин Н. М. 1962. Противоречия и их роль в развитии растительных формаций. Научные доклады высшей школы.— Философские науки, № 4.
- Грениевский Г. 1959. Элементы кибернетики, изложенные нематематическим способом. Варшава (на польск. яз.). Цит. по Поварову, 1960.
- Григорьев А. А. 1938—1942. Опыт характеристики основных типов физико-географической среды. Проблемы физической географии, ч. I, 1938, вып. 5; ч. II, 1938, вып. 6; ч. III, 1938, вып. 6; ч. IV, 1939, вып. 8; ч. V, 1942, вып. 11.

- Григорьев А. А. 1956. О взаимосвязи и обусловленности компонентов географической среды и о роли в них обмена веществ и энергии.— Изв. АН СССР, серия геогр., № 4.
- Григорьева О. З. 1950. Роль растительного покрова в формировании почвенной фауны.— Почвоведение, № 11.
- Гримальский В. И. 1959. До питания про стойкость сосновых насаждений проти соснового шелкопряда.— Проблеми ентомол. України. Київ.
- Гримальский В. И. 1961а. Причины устойчивости сосновых насаждений к хвоегрызающим вредителям.— Зоол. журн., 40, № 11.
- Гримальский В. И. 1961б. Вплив ефірних агій на стойкість соснових насаждений проти «первинних» шкідників.— Вісн. сільськогоспод. науки. Укр. акад. сільськогоспод. наук.
- Гродзинський А. М. 1962. Фітоценотична роль фізіологічно активних виділених рослин.— Укр. бот. журн., 29, № 5.
- Громыко Е. П. 1960. Причины токсичности подзолистой почвы в отношении азотобактера.— Изв. АН СССР, серия биол., № 2.
- Грудзинская И. А. 1956. Корневые системы древесных пород в деркульских лесных насаждениях.— Труды Ин-та леса, 30.
- Грюммер Г. 1957. Взаимное влияние высших растений — аллелопатия. Пер. с нем. А. Н. Бояркина. М., ИЛ.
- Губарева В. А. 1962. Взаимосвязь круговорота воды с ее химическим составом, корневыми, листовыми выделениями и ростом дуба.— Сообщ. Лаборатории лесоведения, вып. 7.
- Гукасян А. Б. 1960. О микробиологическом методе борьбы с сибирским шелкопрядом.— Защита растений от вредителей и болезней, № 12.
- Гукасян А. Б. 1963а. Бактериологический метод борьбы с сибирским шелкопрядом. В сб.: «Микробиологические методы борьбы с вредными насекомыми». М., Изд-во АН СССР.
- Гукасян А. Б. 1963б. Бактериологический метод борьбы с сибирским шелкопрядом в Туве.— Изв. АН СССР, серия биол., № 1.
- Гукасян А. Б., Домб Н. С. 1961. Сохранение вирулентности возбудителя болезни сибирского шелкопряда на хвое. В сб.: «Материалы Плано-методического совещания по защите растений зоны Урала и Сибири, 1960». Новосибирск.
- Гулидова И. В. 1955. О транспирации древесных и кустарниковых пород в подзоне южных черноземов.— Труды Ин-та леса, 27.
- Гулидова И. В. 1958. Транспирация деревьев и трав в зоне средней тайги и ее зависимость от метеорологических условий.— Труды Ин-та леса, 41.
- Гулидова И. В. и Цельникер Ю. Л. 1962. Обмен веществ и процессы роста у березы и ели. Физиология древесных растений. В сб.: «К 90-летию Л. А. Иванова». М., Изд-во АН СССР.
- Гулисашвили В. Э. 1962. Запасные вещества и их превращения в древесных породах. Физиология древесных растений. В сб.: К 90-летию Л. А. Иванова. М., Изд-во АН СССР.
- Гурский А. В. 1939а. Корневые системы древесных пород на степных и пустынных почвах.— Докл. ВАСХНИЛ, вып. 5—6.
- Гурский А. В. 1939б. Опыт неорошаемого древоводства в пустыне.— Докл. ВАСХНИЛ, вып. 2—3.
- Гурьянова Н. И. 1954. Влияние состава пищи на физиологическое состояние восточного майского хруща (*M. hippocastani* Fabr.).— Труды ВИЗР, вып. 6.
- Гусейнов Б. З. 1952. Физиология засухоустойчивости древесных пород Апшерона. (Докт. дисс.). М.
- Давыдова Ю. А. 1964. Транспирация некоторых видов древесных и травянистых растений в липо-дубняке кленово-лещиновом и сосняке дубняково-лещиновом. В кн. «Стационарные биогеоценотические исследования в южной подзоне тайги». М., Изд-во «Наука».
- Давыдова Ю. А., Павлова Н. Н., Цельникер Ю. Л. 1964. Продуктивность и транспирационный коэффициент фотосинтеза разных ярусов растительности в липо-дубняке кленово-лещиновом и сосняке дубняково-лещиновом. В кн. «Стационарные биогеоценотические исследования в южной подзоне тайги». М., Изд-во «Наука».
- Дадькин В. П. 1950. К познанию корневых систем растений, развивающихся на постоянно холодных почвах.— Бюлл. МОИП, № 8.
- Данилевский А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.
- Данилевский А. С., Бей-Биенко И. Г. 1958. Дубовая листовёртка (*Tortrix viridana* L.) и вопрос об устойчивости форм дуба к повреждениям.— Уч. зап. ЛГУ, № 240.
- Данилов Д. Н. 1934. Охотничьи угодья. М.
- Данилов Д. Н. 1937. Урожай семян ели и его использование белкой, клестами и дятлами.— Бюлл. МОИП, отд. биол., № 5.
- Данилов Д. Н. 1944. Кормовые ресурсы елового леса и их использование белкой.— Труды Центр. лаборатории биол. и охотн. промысла, вып. 6.

- Данилов М. Д. 1953. Закономерность развития чистых древостоев в связи с динамикой лиственной массы.— Лесн. хоз., № 6.
- Дарвин Ч. 1941. Сочинения, т. 8. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Декастов Н. Е. 1957. Вопросы сенокосения и пастьба скота в лесах.— Лесное хоз., № 9.
- Декастов Н. Е. 1959. Лесные пастбища и сенокосы. М.—Л.
- Денисов И. А. 1962. Использование тропических почв Африки в сельском хозяйстве.— Почвоведение, № 7.
- Джафаров Б. А. 1960. Сезонная динамика накопления опада и разложение подстилки в буковых лесах южного склона Большого Кавказа.— Изв. АН Азерб. ССР, серия биол., № 6.
- Джеймс В. 1956. Дыхание растений. М., ИЛ.
- Дианова Н. В. 1959. Вредная деятельность копытных в лесхозах СССР.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 13.
- Дианова Н. В. и Ворошилова А. А. 1925. Поглощение бактерий почвой и влияние его на микробиологическую деятельность.— Научно-агрон. журн., № 11.
- Динесман Л. Г. 1959а. Вредная деятельность копытных в лесхозах СССР.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 13.
- Динесман Л. Г. 1959б. Влияние зайца-беляка на возобновление лиственничных лесов Центральной Якутии.— Бюлл. МОИП, отд. биол., вып. 5.
- Динесман Л. Г. 1961. Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев. М.
- Динесман Л. Г. и Шмальгаузен В. И. 1961. Роль лесей в круговороте и превращении веществ в лесном биогеоценозе.— Сообщ. Лаборатории лесоведения, вып. 3.
- Доброгаев И. И. 1939. Микробиологическая жизнь лесной почвы в связи с ее заболачиванием.— Почвоведение, № 5.
- Докучаев В. В. 1898а. Место и роль современного почвоведения.— Ежегодн. по геол. и минерал. России, вып. 10.
- Докучаев В. В. 1898б. Учение о зонах природы. СПб., изд. 2. 1948. М., Географгиз.
- Долуханов А. Г. 1957. Вопросы ценотической классификации лесов в связи с явлениями конвергентной растительности. Тезисы докладов, вып. IV, секция флоры и растительности, ч. 2. М., Изд-во АН СССР.
- Долуханов А. Г. 1959. Вопросы естественной классификации лесных ценозов.— Труды Тбилисск. бот. ин-та, 20.
- Долуханов А. Г. 1961. Принципы классификации растительных сообществ.— Труды Ин-та биологии. Вопросы классификации растительности, вып. 27. Свердловск.
- Доппельмайр Г. Г. 1915. Биологическая дифференциация пространства в лесу и изучение фауны леса.— Лесной журн., вып. 3.
- Драбкин Б. С., Баловнев В. М. 1952. О действии фитонцидов на дождевых червей. В сб.: «Фитонциды, их роль в природе и значение для медицины». М., Изд-во АН СССР.
- Дроботько В. Г. и Айзенман П. Е. 1958. Антимикробные вещества высших растений. Киев. Изд-во АН УССР.
- Дубинин Н. П., Сидоров В. Н., Соколов Н. Н. 1961. Физическо-химические и структурные основы биологических явлений. М., Изд-во АН СССР.
- Дубинин Н. П. и Торопанова Т. А. 1960. Некоторые закономерности распределения птиц лесной зоны.— Орнитология, вып. 3.
- Душечкин А. И. 1911. Результаты лабораторных опытов по изучению влияния температуры и влажности на процесс накопления нитратов в почве. Всероссийское об-во сахарозаводчиков. СПб.
- Дылис Н. В., Уткин А. И. и Успенская И. М. 1964. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов.— Бюлл. МОИП. Отд. биологии, LXIX (4).
- Дылис Н. В., Черныявскии П. и Горелков Д. 1959. Лесоводства характеристика на типовате Гора, установлени в иглолиствените гори на Западното Родоппи. В кн.: «Организация на Горско стопанство...» София, Изд. Болгар. Ската Академия на Науките.
- Егоров Н. Н., Рубцова Н. Н., Соложеникина Т. Н. 1961. Дубовая листовертка в Воронежской области.— Зоол. журн., 40, № 8.
- Егоров О. В. 1961. Экология и промысел Якутской белки. М.
- Егорова С. В. 1962. Влияние корневых систем древесных пород на микрофлору почв.— Сообщ. Лаборатории лесоведения, 6. М., Изд-во АН СССР.
- Елагин И. Н. и Мина В. Н. 1953. Строение корневых систем дуба на темно-серых почвах и солонцах.— Труды Ин-та леса, 12.
- Еникеева М. Г. 1947. Влажность почвы и деятельность микроорганизмов. (Канд. дисс.). М.
- Еникеева М. Г. 1952. Влажность почвы и деятельность микроорганизмов.— Труды Ин-та микробиологии АН СССР, вып. 2.
- Еремеев Г. Н. 1936. Роль корневой системы в стойкости растений к избыточному и недостаточному увлажнению почвы.— Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, сер. А. Социалистическое растениеводство, № 18.

- Еремеев Г. Н. 1938. Засухоустойчивость и стойкость растений к обезвоживанию.— Докл. АН СССР, 18, № 3.
- Ефремов Ю. К. 1960. Два логических этапа в процессе физико-географического районирования.— Вестн. МГУ, № 4.
- Жарков И. В. 1938. Материалы по значению лесных мышей в лесах кавказского заповедника.— Труды Кавказск. заповедника, вып. 1.
- Жданникова Е. Н. и Попова Ж. П. 1961. Влияние осушительной мелиорации на микрофлору лесных почв.— Труды Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 50.
- Жолкевич В. Н. 1961. Энергетический баланс при дыхании растительных тканей в условиях различного водоснабжения.— Физиология растений, 8, вып. 4.
- Жохов П. И., Гречкин В. П., Коломиец Н. Г., Высотская А. В., Лонщиков С. С. 1961. Сибирский шелкопряд и меры борьбы с ним. М.—Л.
- Жукова Р. А. 1959. Токсичность почв Кольского полуострова для аэробных целлюлозных бактерий.— Микробиология, 28, № 6.
- Жукова Р. А. 1960. Роль биологического фактора в токсичности почв Кольского полуострова для аэробных целлюлозоразрушающих бактерий.— Микробиология, 29, № 2.
- Журавлева М. В. 1953. Поглощение минеральных питательных веществ сеянцами древесных растений. (Автореф. дисс.). М., Изд-во АН СССР.
- Забелин И. М. 1960. Физическая география, астрогеография и эволюционное учение о вселенной. Философские вопросы естествознания, III. Геолого-географические науки. Изд-во МГУ.
- Забелин И. М. 1963. Физическая география и наука будущего. М.
- Заблоцкая Л. В. 1957а. Растаскивание семян хвойных и липы землеройками-бурозубками.— Труды Приокско-Террасного заповедника, вып. 1.
- Заблоцкая Л. В. 1957б. Питание и естественные корма зубров.— Труды Приокско-Террасного заповедника, вып. 1.
- Загайкевич И. К. 1959. До вивчення кормових зв'язків шкідливих лісових комах.— Наук. зап. наук.-природозн. музей АН УРСР, 7.
- Заленский О. В. 1940. Распространение и экологические особенности фисташки (*Pistacea vera*) и миндаля (*Amygdalus communis*) в Западном Копет-Даре.— Бот. журн. СССР, 25, № 1.
- Заленский О. В. 1954. Фотосинтез растений в естественных условиях.— Вопросы ботаники, вып. 1. М—Л., Изд-во АН СССР.
- Заленский О. В. 1956. Об эколого-физиологическом изучении факторов продуктивности дикорастущих многолетних растений. Сборник посвящ. академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Заленский О. В. 1957. О взаимоотношении между фотосинтезом и дыханием.— Бот. журн. СССР, 42, № 11.
- Звягинцев Д. Г. 1959. Об активности бактерий, адсорбированных почвенными частицами.— Микробиология, 28, вып. 4.
- Згуровская Л. Н. 1958. Анатомо-физиологические исследования корней древесных пород.— Труды Ин-та леса, 41.
- Згуровская Л. Н. 1961. Строение и рост корневой системы сосны на горных склонах.— Труды Ин-та леса и древесины, 50. Красноярское книжн. изд-во.
- Згуровская Л. Н. 1962. Пропускные клетки в сосущих корнях, находящихся в состоянии зимнего или летнего покоя. Физиология древесных растений. В сб.: «К 90-летию Л. А. Иванова». М., Изд-во АН СССР.
- Зиновьев Г. А. 1958. О структуре, динамике и типологии очагов размножения короедов.— Зоол. журн., 37, вып. 3.
- Зиновьев Г. А. 1959. О значении комплекса энтомофагов в ограничении размножения короедов хвойного леса. Чтения памяти Н. А. Холодковского, 1956—1957 гг, М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Зиновьева Л. А. 1955. Почвенная фауна в различных типах леса Белорусского Полесья.— Зоол. журн., 34, вып. 5.
- Зонн С. В. 1950а. Горнолесные почвы северо-западного Кавказа. М., Изд-во АН СССР.
- Зонн С. В. 1950б. Геоморфологические и почвенные условия произрастания леса в Теллермановском опытном лесничестве.— Труды Ин-та леса АН СССР, 3.
- Зонн С. В. 1951. Водный режим почв дубовых лесов.— Труды Ин-та леса АН СССР, 7.
- Зонн С. В. 1954а. Влияние леса на почву. М., Изд-во АН СССР.
- Зонн С. В. 1954б. Материалы по изучению водного режима черноземов под лесными насаждениями.— Труды Ин-та леса АН СССР, 15.
- Зонн С. В. 1959. Почвенная влага и лесные насаждения. М., Изд-во АН СССР.
- Зонн С. В. 1960. О взаимодействиях лесной растительности с почвами в свете новых биогеоценотических исследований.— Труды МОИП, 3.
- Зонн С. В. 1961. Горнолесные почвы хвойных и буковых лесов Болгарии. София, Изд. Болгарск. АН.
- Зонн С. В. 1964. Высокогорнолесные почвы Восточного Тибета. М., Изд-во «Наука».
- Зонн С. В., Алешина А. К. 1953. К вопросу о разложении опада дубовых лесов и взаимодействии зольных элементов его с почвами.— Труды Ин-та леса АН СССР, 12.

- Зонн С. В., Георгиев А., Наумов З. и Стоянов Ж. 1958. Некоторые вопросы развития горнолесных почв под еловыми лесами в Западных Родопах.— Изв. Ин-та почвоведения, кн. V.
- Зонн С. В., Карпачевский Л. О., Стефин В. В. 1963. Лесные вулканические почвы Камчатки. М., Изд-во АН СССР.
- Зонн С. В. и Кузьмина Е. А. 1960. Влияние хвойных и лиственных пород на физические свойства и водный режим выщелоченных чернозёмов.— Труды Лаборатории лесоведения, 1. Изд-во АН СССР.
- Зонн С. В., Ли Чен-квей. 1960. К характеристике энергетики биологических процессов в тропических лесных почвах.— Почвоведение, № 12.
- Зонн С. В., Ли Чен-квей. 1962. Динамика разложения подстилок и сезонные изменения их зольного состава в двух типах тропического леса.— Сообщ. Лаборатории лесоведения, вып. 6.
- Зражевский А. И. 1957. Дождевые черви как фактор плодородия лесных почв. Киев, Изд-во АН УССР.
- Иванов В. В. и Шаумян С. К. 1961. Лингвистические проблемы кибернетики и структурная лингвистика. В сб.: «Кибернетика — на службу коммунизму». Под ред. акад. А. И. Берга, М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Иванов Л. А. 1916а. Об оценке испарения древесных пород.— Лесной журн., вып. XVI.
- Иванов Л. А. 1916б. Об анатомическом строении корневых окончаний сосны.— Изв. Лесного ин-та, вып. 30.
- Иванов Л. А. 1929. Солнечная энергия и ее использование растениями.— Научное слово, № 3.
- Иванов Л. А. 1932. О закономерностях распределения света в лесных ассоциациях.— Бот. журн. СССР, 17, № 4.
- Иванов Л. А. 1936. Физиология растений. Л., Гослестехиздат.
- Иванов Л. А. 1941а. Фотосинтез и урожай. Сборник работ по физиологии растений. Памяти Тимирязева. М., Изд-во АН СССР.
- Иванов Л. А. 1941б. Об изменении транспирационной способности древесных пород зимой.— Бот. журн. СССР, 26, № 2.
- Иванов Л. А. 1946б. Свет и влага в жизни наших древесных пород. Тимирязевские чтения, V. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Иванов Л. А. 1953. О сосущем аппарате основных древесных пород.— Докл. АН СССР, 18, № 4.
- Иванов Л. А. 1956а. О транспирации полезащитных пород в Деркульской степи.— Труды Ин-та леса, 30.
- Иванов Л. А. 1956б. Снижение транспирации древесных пород при суховеях как результат транспирационного сопротивления. Сборник, посвящ. академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М., Изд-во АН СССР.
- Иванов Л. А., Гулидова И. В., Цельникер Ю. Л. и Юрина Е. В. 1963. Фотосинтез и транспирация древесных пород в различных климатических зонах. В сб.: «Водный режим растений в связи с обменом вещества и продуктивностью». М., Изд-во АН СССР.
- Иванов Л. А., Коссович Н. Л. 1930. О работе ассимиляционного аппарата различных древесных пород. I. Сосна.— Журн. Русск. бот. об-ва, 15, № 3.
- Иванов Л. А., Коссович Н. Л. 1932. О работе ассимиляционного аппарата древесных пород. II.— Бот. журн. СССР, 17.
- Иванов Л. А. и Орлова М. М. 1931. К вопросу о зимнем фотосинтезе наших хвойных пород.— Журн. Русск. бот. об-ва, 16.
- Иванов Л. А. и Силина А. А. 1951. Об актинометрическом методе определения транспирации леса.— Бот. журн., 36, № 5.
- Иванов Л. А., Силина А. А., Жмур Д. Г., Цельникер Ю. Л. 1951. Об определении транспирационного расхода древостоем леса.— Бот. журн., 36, № 1.
- Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. 1953. О транспирации полезащитных полос в условиях Деркульской степи.— Бот. журн., 38, № 2.
- Иванов Л. А. и Юрина Е. В. 1961. Влияние спектрального состава света на интенсивность транспирации древесных пород.— Сообщ. Лаборатории лесоведения, вып. 5.
- Иванов Н. Н. 1948. Ландшафтно-климатические зоны земного шара.— Зап. Всесоюз. геогр. об-ва, 1. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Иванов С. Л. 1961. Климатическая теория образования органических веществ. М.
- Иванова Е. Н. и Розов Н. Н. 1959. Опыт систематики почв степной зоны, ч. I, II.— Почвоведение, № 1.
- Иванова Н. Е. 1950. Естественное возобновление ясени и дуба в опытном Теллермановском лесничестве.— Труды Ин-та леса АН СССР, 3.
- Ивлиев В. С. 1962. Энергетические основы проблемы биологической продуктивности.— Вопросы экологии. 4. Киев. Изд-во Киевск. ун-та.
- Ивлиев Л. А. 1960. Сибирский шелкопряд в лесах Дальнего Востока. В сб.: «Материалы по проблеме сибирского шелкопряда». Новосибирск. Изд. Сиб. отд. АН СССР.

- Ильинская С. А. 1963. Изучение синузальной структуры сообществ. В сб.: «Типы лесов Сибири». М.
- Тльїнський А. Й. 1931. До питання про типи відмирання заселення шкідниками соснових стовбурів у лісах на Україні. Серія научн. изд. Укр. зон. НІІ лесн. хоз. і лесної пром., вып. 1. Харьков.
- Ильинский А. И. 1928. Закономерности в размножении малого соснового лубоеда и теоретическое обоснование методов борьбы с ним в лесах.— Труды по лесному опытному делу Украины, вып. IX.
- Ильинский А. И. 1949. О сосновой совке, сосновой пяденице и непарном шелкопряде.— Лесное хоз., № 1.
- Ильинский А. И. 1958. Вторичные вредители сосны и ели и меры борьбы с ними. Сборник работ по лесному хоз., вып. 36, М., Гослесбумиздат.
- Ильинский А. И. 1959. Непарный шелкопряд и меры борьбы с ним. М., Гослесбумиздат.
- Имшенецкий А. А. 1953. Микробиология целлюлозы. М., Изд-во АН СССР.
- Иоганзен Б. Г. 1962. О единстве биотопа и биоценоза. В сб.: «Проблемы зоологических исследований в Сибири». Горно-Алтайск.
- Исаев Е. М. 1959. О состоянии поголовья диких копытных животных на территории РСФСР.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 13.
- Исаченко А. Г. 1953. Основные вопросы физической географии. Л.
- Исаченко Б. Л. и Симакова Т. Н. 1934. Бактериологические исследования арктических почв.— Бюлл. ВИЭМ, № 8—9.
- Ищереков В. 1910. Почвенные растворы.— Уч. зап. Казанск. ун-та, 77, № 4—6.
- Казневский П. Ф. 1958. Проблема сохранения численности оленей в заповедниках СССР. В сб.: «Охрана природы центрально-черноземных областей», № 1.
- Казневский П. Ф. 1959. Взаимоотношения леса и настоящих оленей в заповедниках СССР.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 13.
- Калесник С. В. 1940. Задачи географии и полевые географические исследования.— Уч. зап. ЛГУ. Серия геогр. наук, вып. 2.
- Калесник В. С. 1955. Основы общего земледелия. М., Учпедгиз.
- Калецкая М. Л. 1959. Повреждение лесом сосновых молодяков в Дарвинском заповеднике.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 13.
- Калитин Н. Н. 1938. Актинометрия. М., Гидрометеиздат.
- Каменский Ф. М. 1886. О симбиотическом соединении мицелия грибов с корнями высших растений.— Труды СПб. об-ва естествоиспытателей, 17, № 34.
- Капанов Л. Г. 1948. Тигр, лось и изюбр. М., Изд-во МОИП.
- Карандина С. Н. 1953. Корневые системы древесных пород широколиственных лесов лесостепи.— Уч. зап. ЛГУ, серия биол., вып. 25.
- Карандина С. Н. 1953. Рост семян дуба в зависимости от количества высеянных в лунку желудей.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 1.
- Карандина С. Н. 1962. Экологическая дифференцировка дуба в густых посевах.— Сообщ. Лаборатории лесоведения АН СССР, вып. 8.
- Карандина С. Н. 1963. Особенности роста дуба черешчатого в Прикаспийской низменности. М., Изд-во АН СССР.
- Карандина С. Н. и Эрперт С. Д. 1961. Влияние травяного покрова и материнского полога на рост семенного подростка клена ясенелистного.— Сообщ. Лаборатории лесоведения АН СССР, вып. 5.
- Карпинская Н. С. 1925. К вопросу о поглощении бактерий в почве.— Научно-агроном. журн., № 9.
- Карпионова Р. А. 1962. Изменения в растительном покрове Останкинской дубравы.— Бюлл. ГБС АН СССР, вып. 46.
- Карпов В. Г. 1952. К экологии роста древесных пород в пустынно-степной зоне.— Бот. журн. АН СССР, 37, № 5.
- Карпов В. Г. 1954. О влиянии среды степных боров на устойчивость подростка сосны к засухе.— Уч. зап. ЛГУ, № 166, вып. 9.
- Карпов В. Г. 1955а. О конкуренции между древостоем и подростом в насаждении засушливой степи.— Бот. журн. АН СССР, 40, № 3.
- Карпов В. Г. 1955б. О корневой конкуренции древостоя в насаждении засушливой степи.— Докл. АН СССР, 104, № 3.
- Карпов В. Г. 1956. О факторах, регулирующих взаимоотношения между древостоем и травостоем в насаждениях засушливой степи. В сб.: «Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения». М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Карпов В. Г. 1958. Конкуренция корней древостоя и строение травяно-кустарничкового яруса в таежных лесах.— Докл. АН СССР, 119, № 2.
- Карпов В. Г. 1959а. Конкуренция за питательные вещества и возобновительные процессы в насаждениях степной зоны.— Докл. АН СССР, 125, № 6.
- Карпов В. Г. 1959б. Конкуренция корней деревьев и содержание питательных веществ в листьях растений травяно-кустарничкового яруса таежных лесов.— Докл. АН СССР, 129, № 5.
- Карпов В. Г. 1960а. Опыт экспериментального решения некоторых вопросов фитоденологии елового леса.— Докл. АН СССР, 182, № 3.

- Карпов В. Г. 1960б. Основные итоги экспериментальных исследований взаимоотношений между растениями в лесах средней тайги.— Бот. журн., 45, № 2.
- Карпов В. Г. 1962. Некоторые вопросы фитоценологии еловых лесов в экспериментальном освещении.— Сообщ. Лаборатории лесоведения, вып. 8.
- Карцев Г. К. 1903. Беловежская пуца. СПб.
- Каудис А. Р. 1956. Лесохозяйственное значение трофобиоза муравьев и тлей. Сборник Трудов по защите растений. Рига, Изд-во АН Латв. ССР.
- Кашкаров Д. Н. 1945. Экология животных. М.
- Кашин К. И. и Погосян Х. П. 1950. О влагообороте в атмосфере.— Метеорология и гидрология, № 2.
- Керзина М. Н. 1956. Роль вырубок и гарей в формировании лесной фауны. В сб.: «Роль животных в жизни леса». М.
- Киршенблатт Я. Д. 1962. Телергоны как средство воздействия животных на биотические факторы окружающей среды.— Вопросы экологии, 4. Киев.
- Киселева К. В. 1962. К вопросу о взаимоотношениях ели и дуба в Московской обл.— Вестн. МГУ, № 4.
- Китредж Дж. 1951. Влияние леса на климат, почвы и водный режим. М., ИЛ.
- Кишко Я. Г. 1961. Распределение бактериальной флоры в воздухе над населенными пунктами и вдали от них.— Микробиология, 30, № 1.
- Клешнин А. Ф. 1954. Растение и свет. М., Изд-во АН СССР.
- Клешнин А. Ф. и Шульгин И. А. 1963. О транспирации и температуре листьев растений в условиях солнечного освещения. В кн.: «Водный режим растений в связи с обменом вещества и продуктивностью». М., Изд-во АН СССР.
- Ключников Л. Ю., Петрова А. П. 1960. Влияние многократного применения гербицидов на микрофлору почвы. Микробиология, т. 29, вып. 2.
- Ковальский В. В. 1962. Геохимическая экология.— Вопросы экологии, 4. Киев, Изд. Киевск. ун-та.
- Ковальский В. В. 1963. Геохимическая экология и ее эволюционные направления.— Изв. АН СССР, серия биол., № 6.
- Ковригин С. А. 1952. Динамика нитратов аммония и подвижных форм фосфора и калия в почвах под различными древесными породами.— Почвоведение, № 7.
- Кожанчиков И. В. 1951. К пониманию массовых размножений насекомых.— Зоол. журн., 32, вып. 2.
- Кожанчиков И. В. 1960. Основные черты фенологии чешуекрылых лесной зоны и некоторые практические задачи фенологии насекомых.— Труды фенол. совещания. Л., Гидрометеоиздат.
- Кожевников В. А. 1950. Весна и осень в жизни растений. М., Изд-во МОИП.
- Козлов К. А. 1962. К проблеме микробиологии ландшафта.— Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока, № 2. Иркутск.
- Козлова Е. И. 1955. Изучение родовой и видовой состава микроорганизмов ризосферы дуба.— Микробиология, 24, вып. 5.
- Козлова Е. И. 1958. Микробиологическая характеристика ризосферы дуба.— Вестн. МГУ, серия биол., № 1.
- Козловская Л. С. 1957а. Фауна лесных почв Котласского лесхоза.— Труды Ин-та леса АН СССР, 36.
- Козловская Л. С. 1957б. Сравнительная характеристика почвенной фауны заповярной части бассейна Усы.— Труды Ин-та леса АН СССР, 36.
- Козловская Л. С. 1959. Роль почвенной фауны в разложении органических остатков заболоченных лесных почв.— Труды Ин-та леса АН СССР, 49.
- Козловская Л. С. и Жданникова Е. В. 1961. Совместная деятельность дождевых червей и микрофлоры в лесных почвах.— Докл. АН СССР, 139, № 2.
- Козловский А. А. 1960. Лось и лес. Охрана леса от повреждений лосями. М., Изд. ВНИИЛМ.
- Кокина С. И. 1926. К вопросу о влиянии влажности почвы на растение.— Изв. Главн. бот. сада СССР, 26, вып. 1.
- Колданов В. Я. 1958. Гнездовые посевы древесных пород и сращание их корневых систем.— Бот. журн., 43, № 5.
- Колесников Б. П. 1956. Кедровые леса Дальнего Востока, т. 2.— Труды Дальневост. филиала АН СССР, 14. М.— Л.
- Колесников Б. П. 1958а. Состояние советской лесной типологии и проблема генетической классификации типов леса.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 2.
- Колесников Б. П. 1958б. О генетической классификации типов леса и задачах лесной типологии в восточных районах СССР.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 4.
- Колесников Б. П. 1961. Генетическая классификация типов леса и ее задачи на Урале.— Труды Ин-та биологии. Вопросы классификации растительности, вып. 27. Свердловск.
- Колесниченко М. В. 1960. Влияние выделений березы бородавчатой (*Betula verrucosa* Ehrh.) на фотосинтез дуба черешчатого (*Quercus robur* L.).— Докл. АН СССР, 132, № 1.
- Колесниченко М. В. 1962. Биохимические взаимовлияния сосны и березы.— Лесное хоз., № 2.

- Коломиец Н. Г. 1957. Сибирский шелкопряд — вредитель равнинной тайги.— Труды по лесному хоз. Зап. Сибири.— Сиб. отд. АН СССР, вып. 3.
- Коломиец Н. Г. 1960а. Сибирский шелкопряд в Туве.— Труды по лесному хоз. Зап. Сибири.— Сиб. отд. АН СССР, вып. 5.
- Коломиец Н. Г. 1960б. Изучение сибирского шелкопряда в Западной Сибири и перспективы использования его паразитов. В сб.: «Материалы по проблеме сибирского шелкопряда». Новосибирск, Изд. Сиб. отд. АН СССР.
- Колосов И. И. 1962. Поглощительная деятельность корневых систем растений. М., Изд-во АН СССР.
- Колчева Б. 1954. Микробиологическая характеристика основных почвенных типов Болгарии. (Канд. дисс.). М.
- Кольцов В. Ф. 1954. Водный режим дубовых насаждений на черноземах Донского лесхоза. (Автореф. канд. дисс.). М.
- Комаров В. Л. 1961. Происхождение растений. М., Изд-во АН СССР.
- Кондаков Ю. П. 1963. Непарный шелкопряд (*Ocneria dispar* L.) в лесах Красноярского края. В сб.: «Защита лесов Сибири от насекомых-вредителей». М., Изд-во АН СССР.
- Кондратьев П. С. 1939. Влияние густоты посадки на рост сосновых насаждений.— Лесное хоз., № 12.
- Кононова М. М. 1951. Проблема почвенного гумуса и современные задачи ее изучения. М., Изд-во АН СССР.
- Константинов А. Р., Федоров С. Ф. 1960. Опыт применения градиентных мачт для определения испарения и теплообмена в лесу.— Труды Гос. гидр. ин-та, вып. 81.
- Кораб И. И. и Бутковский А. Б. 1939. Главнейшие итоги изучения свекловичной нематоды. В сборнике работ по нематодам с.-х. растений. Под ред. Е. С. Кирьяновой. М.—Л., Сельхозгиз.
- Корелов М. Н. 1947. О значении кабана в жизни моховых ельников Тянь-Шаня.— Вестн. АН Казахск. ССР, № 3.
- Коржинский С. И. 1888. Северная граница черноземной области восточной полосы Европейской России, ч. 1.— Труды Об-ва естествоиспыт. Казанск. ун-та.
- Королькова Г. Е. 1957. Деятельность насекомоядных птиц в дубравах. В кн.: «Молодые лесоводы — 40-летию октября». М.
- Королькова Г. Е. 1961. Привлечение насекомоядных птиц в лесные полосы, в байрочные леса и островные леса.— Сообщ. Лаборатории лесоведения, вып. 3.
- Королькова Г. Е. 1963. Влияние птиц на численность насекомых — вредителей леса. М.
- Корчагин А. А. 1956. К вопросу о характере взаимоотношений растений в сообществе. В сб.: «Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения». М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Коссович Н. Л. 1940. Влияние рубок ухода за лесом на ассимиляцию, освещение и пророст ели в елово-лиственном древостое. Сборник Трудов ЦНИИЛХ. Л.
- Коссович Н. Л. 1945. О фотосинтезе ели и связи его с проростом при сильном прореживании в лесных биоценозах.— Докл. на Всесоюзн. совещ. по физиологии растений, вып. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Коссович Н. Л. 1952. Динамика световых условий под пологом елово-лиственного древостоя в связи с рубками ухода за лесом. В сб.: «Физиология древесных растений». М., Изд-во АН СССР.
- Костин И. А. 1958. О вспышке массового размножения сибирского шелкопряда в горных лесах Восточного Казахстана.— Труды Ин-та зоол. АН Каз. ССР, 8. Алма-Ата, Изд-во Каз. ССР.
- Костычев С. П. 1933. Физиология растений, т. 1. М.—Л., Сельхозгиз.
- Костычев С. П. и Холкин И. 1929. Минерализация почвенного азота и нитрификация в бухарских селетряных залежах.— Труды Отд. с.-х. микробиологии, 4, вып. 2.
- Котелев В. В. 1955. Значение микрофлоры почвы в передвижении и усвоении фосфора растениями при его очаговом внесении.— Изв. Молд. ФАН СССР, № 1.
- Кочмарек В. 1962. Биоценологические отношения между хищниками почвенной фауны.— Вопросы экологии, 4. Киев.
- Кوشельков С. П. 1961. О формировании и подразделении подстилок в хвойных южнотаежных лесах.— Почвоведение, № 10.
- Кожкина Т. В. Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге.— Фауна и экология грызунов, вып. 5.
- Кощеев А. Л. 1955. Транспирационная деятельность возобновляющихся древостоев ели — основной фактор разболачивания вырубок.— Труды Ин-та леса АН СССР, 26.
- Кравчинский Д. М. 1903. Лесовозращение. Изд. 2. СПб.
- Крайнова Л. В. 1951. Питание зубров Кавказского заповедника.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 56, № 6.
- Красильников Н. А. 1944а. Бактериальная масса ризосферы растений.— Микробиология, 13, вып. 4.

- Красильников Н. А. 1944б. Влияние растительного покрова на микробный состав в почве.— Микробиология, 13, вып. 5.
- Красильников Н. А. 1954. Микроорганизмы и плодородие почв.— Изв. АН СССР, серия биол., вып. 2.
- Красильников Н. А. 1958. Микроорганизмы почвы и высшие растения. М., Изд-во АН СССР.
- Красильников Н. А. и Гаркина Н. Р. 1946. Микробиологические факторы утомления почв. Микробиология, 15, № 2.
- Красильников Н. А., Кореняко А. И., Мирчинк Т. Г. 1955. О токсикозе подзолистых почв.— Изв. АН СССР, серия биол., вып. 3.
- Красильников Н. А., Котелев В. В. 1956. Влияние почвенных бактерий на усвоение растением соединений фосфора.— Докл. АН СССР, 110, № 5.
- Красильников Н. А., Крисс А. Е. и Литвинов М. А. 1936. Микробиологическая характеристика ризосферы культурных растений.— Микробиология, 5, вып. 1.
- Красильников Н. А., Рыбалкина А. В., Габриэлян М. С. и Кондратьева Т. М. 1934. К микробиологической характеристике почв Заволжья.— Труды комиссии по ирригации, сб. 3. М., Изд-во АН СССР.
- Красовская И. В. и Смирнова А. Д. 1950. Использование микоризы при посеве желудей дуба в засушливых условиях Саратовской области.— Лес и степь, № 2.
- Красовская Н. В. 1931. К вопросу о соревновании первичных и вторичных культур в совместных посевах.— Труды по прикладной бот., ген. и сел., 25, вып. 3.
- Крик Ф. 1956. Структура наследственного вещества.— Хим. наука и пром., № 4.
- Кримальский В. И. 1959. До питания про стійкість соснових насаджень проти соснового шовкопряда.— Проблеми ентомології на Україні. Київ.
- Крокер В. 1951. Рост растений. М., ИЛ.
- Кругликов Г. Г. 1939. Вред, причиняемый белкой и дятлом лесному хозяйству.— Лесное хоз., № 1.
- Крупеников И. А. 1951. Наблюдение над влиянием насекомых на почву.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 56, № 1.
- Крыштель А. Ф. 1955. Состояние и задачи разработки экологической терминологии. Тезисы докладов III экол. конф., ч. IV, 1954. Киев.
- Кудрявцева А. А. 1925. Накопление нитратов в почве путем обработки.— Научно-агроном. журн., № 4.
- Кузьмин С. П. 1929—1930. Водный баланс и засухоустойчивость растений Апшерона в связи с особенностями строения их корневой системы.— Труды по прикладной бот., ген. и сел., 23, вып. 2.
- Кулик М. С. 1957. Критерии суховеев. В сб.: «Суховеи, их происхождение и борьба с ними». М., Изд-во АН СССР.
- Кунтц Д. Э. и Райкер А. Д. 1956. Применение радиоактивных изотопов для изучения роли срастания корней лесных деревьев в передвижении воды, питательных веществ и болезнетворных организмов. В сб.: «Применение радиоактивных изотопов в промышленности, медицине и сельском хозяйстве». М., Изд-во АН СССР.
- Купревич В. Ф. 1947. Физиология большого растения. М., Изд-во АН СССР.
- Купревич В. Ф. 1949. Внеклеточные ферменты корней высших автотрофных растений.— Докл. АН СССР, 68, № 5.
- Купревич В. Ф. 1952. О физиологической роли микоризы.— Труды Комплексной науч. экспедиции по вопросам полезашитного лесоразведения, 2, вып. 2.
- Курсанов А. Л., Благовещенский В. и Казакова М. 1933. Влияние влажности почвы на физиологические процессы и химический состав сахарной свеклы.— Бюлл. МОИП, Новая серия, отд. биол., 42, вып. 2.
- Курчева Г. Ф. 1960. Роль беспозвоночных животных в разложении дубового опада.— Почвоведение, № 4.
- Кутузов П. К., Конев Г. И., Савченко А. М. 1963. Последствия вредной деятельности пихтовой яденицы в Тувинском лесном массиве.— Труды Вост.-Сиб. научно-исслед. и проектно ин-та лесной и деревообработ. пром., вып. 7.
- Кучерук В. В. 1960. Типы убежищ млекопитающих и их распространение по природным зонам внетропической Евразии.— Вопросы географии, вып. 48. М.
- Кучерявых Е. Г. 1954. О корневых системах и транспирации древесных пород.— Научные труды Укр. научно-исслед. ин-та лесоводства и агролесомелиорации, вып. 16.
- Лабунский И. М. 1951. Некоторые особенности строения и роста корневых систем дуба.— Агробиология, № 5.
- Лавренко Е. М. 1945. О значении биогеохимических работ акад. Вернадского для познания растительного покрова Земли.— Природа, № 5.
- Лавренко Е. М. 1949. О фитогеосфере.— Вопросы географии, вып. 15. М.
- Лавренко Е. М. 1955. Об изучении продуктивности наземного растительного покрова.— Бот. журн., 40, № 3.
- Лавренко Е. М. 1959. Полевая геоботаника, т. 1. М.— Л., Изд-во АН СССР.

- Лавренко Е. М. 1962. Учение В. Н. Сукачева о биогеоценозе.— *Сообщ. Лаборатории лесоведения АН СССР*, вып. 6. М., Изд-во АН СССР.
- Лавренко Е. М., Андреев В. Н., Леонтьев В. Л. 1955. Профиль продуктивности надземной части природного растительного покрова СССР.— *Бот. журн.*, 10, № 3.
- Ларин Б. А. 1955. Влияние интенсивности рубок леса на продуктивность охотничьих угодий.— *Труды ВНИО*, вып. 14.
- Ларин И. В. 1926. Опыт определения по растительному покрову почв, материнских пород, сельскохозяйственных угодий и других элементов ландшафта в средней части Уральской губ.— *Труды об-ва изучения Казахстана; отд. естествознания и географии*, 7, вып. 1.
- Лящинский Н. Н. и Раймерс Н. Ф. 1959. Роль животных в жизни лиственных лесов Алтая.— *Изв. СО АН СССР*, № 2.
- Лебедев А. Ф. 1921. Об ассимиляции углерода сапрофитами.— *Изв. Ростовск. гос. ун-та*, 1.
- Лебедева Л. С. 1956. Экологические особенности кабана в Беловежской пушче.— *Уч. зап. Моск. Гор. пед. ин-та*, вып. 4—5.
- Лебле Б. Б. 1959. Изменение численности копытных в Архангельской области под влиянием рубки леса.— *Сообщ. Ин-та леса АН СССР*, вып. 13.
- Левина В. И. 1960а. Масса ежегодного опада надземной части растительного покрова в двух типах сосновых лесов Кольского полуострова.— *Бот. журн.*, 45, № 3.
- Левина В. И. 1960б. Особенности обмена минеральных элементов между мохово-лишайниково-кустарниковым покровом и почвой в двух типах сосновых лесов Кольского полуострова.— *Почвоведение*, № 5.
- Левина Р. Е. 1957. Способы распространения плодов и семян. М.
- Левицкая К. И. 1961. Влияние взрослых деревьев на анатомическое строение листьев сеянцев дуба черешчатого в насаждениях засушливой степи.— *Бот. журн.*, 46, № 11.
- Леман В. М. 1961. Курс светокультуры растений. М., Изд-во «Высшая школа».
- Ликвентов А. В. 1954. Влияние конструкции лесных полезащитных полос на распределение листогрызущих вредителей.— *Труды ВИЗР*, вып. 6.
- Линдеман Г. В. 1963. Заселение ильмовых пород стволовыми вредителями в очагах голландской болезни в Теллермановском лесу Воронежской области.— *Вопросы лесозащиты*, 2. М.
- Линдеман Г. В. 1964. Заселение стволовыми вредителями лиственных пород в дубравах лесостепи в связи с их ослаблением и отмиранием (на примере Теллермановского леса). В сб.: «Защита леса от вредных насекомых». М., Изд-во «Наука».
- Липмаа Т. М. 1946. О синузиях.— *Сов. ботаника*, № 3.
- Лисин С. С. 1949. Выращивание сеянцев сосны обыкновенной и лиственницы с внесением микоризы в почву.— *Лес и степь*, № 3.
- Литвинов Л. С. 1932. К вопросу о критериях оценки почвенного увлажнения.— *Бот. журн. СССР*, 17, № 5—6.
- Лихачев Г. Н. 1959. Некоторые черты экологии барсука в широколиственном лесу Тульских заповедников. Сборник материалов по результатам изучения млекопитающих в заповедниках. М.
- Лобанов П. В. 1947. Методика изучения роста корней древесных пород при различных влажностях почвы.— *Докл. АН СССР*, 3, № 6.
- Лобанов П. В. 1952. Внесение микоризной земли под посевы дуба в степи.— *Труды Комплексной научн. экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения*, 2, вып. 2.
- Лобанов Н. В. 1953. Микотрофность древесных растений. М. Изд-во «Сов. наука».
- Лобанов Н. В. 1960. Новое в использовании микотрофности древесных растений при лесовыращивании.— *Вестн. с.-х. науки*, № 4.
- Лозовой Д. И. 1956. Вредные насекомые парковых и лесопарковых насаждений г. Рустави.— *Вестн. Тбилисс. бот. сада*, вып. 63.
- Луговой А. В. 1963. Сосновый подкорный клоп в лесах Казахского мелкосопочника.— *Труды Казахск. научно-исслед. ин-та лесного хоз.*, вып. 4.
- Лысенко Т. Д. 1946. Естественный отбор и внутривидовая конкуренция.— *Агробиология*, № 2.
- Любименко В. Н. 1909. Влияние света различной напряженности на накопление сухого вещества и хлорофилла у светолюбивых и тенелюбивых растений.— *Труды по лесному опытному делу*, 13. СПб.
- Любименко В. Н. 1910. Содержание хлорофилла в хлорофильном зерне и энергия фотосинтеза.— *Труды СПб об-ва естествоиспыт.*, отд. бот., серия 3, 41.
- Любименко В. Н. 1935. Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. М.
- Лю Шоу-пуэ. 1958. Первичное изучение почвы на северном склоне Бэгедошан под еловым лесом.— *Acta Pedologica Sinica*, 6, № 2 (на кит. языке).
- Ляпунов А. А. 1958. О некоторых общих вопросах кибернетики.— *Проблемы кибернетики*, вып. 1.
- Ляпунов А. А. и Маленков А. Г. 1962. Логический анализ строения наследственной информации.— *Проблемы кибернетики*, вып. 8.

- Ляпунов А. А. и Яблонский С. В. 1961. Теоретические проблемы кибернетики. (Краткое содержание доклада на Объед. теор. конф. фил. методол. семинаров). М., Изд-во АН СССР.
- Мазилкин И. А. 1956. Микробиологическая характеристика дерново-лесных и перегнойно-карбонатных почв Олёкминского р-на ЯАССР. В сб.: «Материалы о природных условиях и сельском хозяйстве юго-востока Якутской АССР», вып. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Мазинг В. В. 1957. Роль птиц в распространении семян лесных и болотных растений.— Труды 2-й прибалтийской орнитологической конференции. М.
- Макаров Б. Н. 1953. Дыхание почвы.— Природа, № 9.
- Максимов Н. А. 1952. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, т. 1. М., Изд-во АН СССР.
- Малоземов Ю. А. 1962. К характеристике энтомофауны сосновых и сосново-березовых молодняков в Ильменском заповеднике. Докл. 2-й научно-техн. конф. молодых специалистов лесного производ. Урала по итогам работ 1961 г. Свердловск.
- Малышева М. С. 1962. Сосновая яденица *Bupalus piniarius* L. (Lepidoptera Geometridae) и ее энтомофаги в условиях Савальского лесничества Воронежской области.— Энтомол. обозрение, 41, № 3.
- Малышкин П. Е. 1951. Влияние почвенных микроорганизмов на рост дуба.— Почвоведение, № 5.
- Мамаев Б. М. 1960. Личинки рогачей (Coleoptera, Lucanidae) как разрушители гниющей древесины в дубравах Европейской части СССР.— Зоол. журн., 39, № 6.
- Мамаев Б. М. 1961. Деятельность крупных беспозвоночных — один из основных факторов естественного разрушения древесины.— Pedobiologia, № 1.
- Мантейфель А. Я., Жукова А. И. и Демьянова Э. К. 1950. Изучение микрофлоры ризосфер дуба.— Микробиология, 19, вып. 6.
- Маркевич В. П. 1957. Понятие «фация». М.
- Маркус Э. 1937. Состояние равновесия в ландшафте.— Землеведение, 39, вып. 4—5.
- Марченко А. И., Карлов Е. М. 1962. Минеральный обмен в еловых лесах северной тайги и лесотундры Архангельской области.— Почвоведение, № 7.
- Матвеева А. А. 1954. Изменение травяного покрова в зависимости от типов леса, условий местообитания и возраста древостоев.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 3.
- Матякин Г. И. 1952. Лесные полегающие полосы и микроклимат. М.
- Мацкевич В. Б. 1953. Режим углекислоты в воздухе почв Каменной степи.— Вопросы травопольной системы земледелия, т. II. М., Изд-во АН СССР.
- Медведев С. И. 1936. Некоторые соображения о послеледниковых изменениях климата черноморско-азовской засушливой злаковой степи.— Вопросы экологии и биоценологии, № 3.
- Мейсель М. Н., 1950. Функциональная морфология дрожжевых организмов. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Мейсель М. Н. и Трофимова П. 1946. Об использовании микроорганизмами летучих биокаталитических веществ.— Докл. АН СССР, 53, № 6.
- Мелехов И. С. 1957. Об отложении лесной подстилки в зависимости от типа леса.— Труды Архангельск. лесотехн. ин-та, 17.
- Мелехов И. С. 1959. Основы типологии вырубок. В сб.: «Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве». Архангельск.
- Мехтиев С. Я. 1953. Микрофлора дерново-подзолистых почв и влияние на нее некоторых приемов вспашки. (Напд. дисс.). М.
- Мехтиев С. Я. 1957. Соотношения *Vac. megatherium* и *Vac. cereus* в дерново-подзолистой почве в связи с ее обработкой.— Микробиология, 26, вып. 1.
- Мехтиев С. Я. 1959. Микрофлора почв Молдавии.— Труды Почвен. ин-та Молд. филиала АН СССР, вып. 3.
- Мильков Ф. Н. 1959. Основные проблемы физической географии. Избр. лекции. Изд-во Воронежск. ун-та.
- Мина В. Н. 1951. Зольный обмен в дубовых лесах на различных почвах.— Труды Ин-та леса АН СССР, 7.
- Мина В. Н. 1954а. Взаимовлияние древесной растительности и почв в дубравах южной лесостепи.— Труды Ин-та леса АН СССР, 23.
- Мина В. Н. 1954б. Содержание углекислоты в воздухе лесных почв в зависимости от возраста древостоя.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 2.
- Мина В. Н. 1955. Круговорот азота и зольных элементов в дубравах лесостепи.— Почвоведение, № 6.
- Мина В. Н. 1957. Биологическая активность лесных почв и ее зависимость от физико-географических условий и состава насаждения.— Почвоведение, № 10.
- Мина В. Н. 1960. Интенсивность образования углекислоты и ее распределение в почвенном воздухе в выщелоченных черноземах в зависимости от состава лесной растительности.— Труды Лаборатории лесоведения АН СССР, 1, М., Изд-во АН СССР.
- Мишков К. Н. 1962. Поступление азота и зольных элементов с опадом в лесах Кольского полуострова.— Почвоведение, № 4.

- Миняев Н. А. 1963. Структура растительных ассоциаций. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Миролубов И. И. и Рященко П. Н. 1949. Пятнистые олены. Владивосток.
- Мишустин Е. Н. 1946а. Географическая изменчивость почвенных бактерий.— Усп. совр. биологии, 22, вып. 3/6.
- Мишустин Е. Н. 1946б. Распространение вариантов *Bac. mycoides* в почвах Советского Союза.— Микробиология, 15, вып. 5.
- Мишустин Е. Н. 1947. Эколого-географическая изменчивость почвенных бактерий. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Мишустин Е. Н. 1949. Закон зональности и состав бактериального населения почвы.— Труды Юбилейной сессии, посвящ. 100-летию со дня рождения В. В. Докучаева. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Мишустин Е. Н. 1950. Термофильные микроорганизмы в природе и практике. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Мишустин Е. Н. 1954. Закон зональности и учение о микробных ассоциациях почвы.— Усп. совр. биологии, 37, вып. 1.
- Мишустин Е. Н. 1955. Микотрофия древесных пород и ее значение для лесоразведения.— Труды конф. по микотрофии растений Ин-та микробиологии АН СССР.
- Мишустин Е. Н. 1956. Микроорганизмы и плодородие почвы. М., Изд-во АН СССР.
- Мишустин Е. Н. и Мирзоева В. А. 1953. Соотношение основных групп микроорганизмов в почвах разных типов.— Почвоведение, № 6.
- Мишустин Е. Н. и Наумова А. Н. 1955. Выделение токсических веществ люцерной и влияние их на хлопчатник и микрофлору почвы.— Изв. АН СССР, серия биол., вып. 6.
- Мишустин Е. Н., Перцовская М. И. 1954. Микроорганизмы и самоочищение почвы. М., Изд-во АН СССР.
- Мишустин Е. Н. и Пушкинская О. И. 1941. Распространение *Bac. mycoides* (Flügge) в почвах разных типов.— Микробиология, 10, вып. 4.
- Мишустин Е. Н., Пушкинская О. И. 1960. Эколого-географические закономерности в распространении почвенных микроскопических грибов.— Изв. АН СССР, серия биол., № 5.
- Мишустин Е. Н., Пушкинская О. И., Мирзоева В. А. 1951. Микронаселение почвы и образование микоризы дуба.— Труды Комплексной научн. экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, вып. 2.
- Мишустин Е. Н., Пушкинская О. И., Теплякова З. Ф. 1961. Эколого-географическое распространение микроскопических почвенных грибов.— Труды Ин-та почвоведения АН КазССР, 12.
- Мишустина И. Е. 1955. Олигонитрофильные микроорганизмы почвы.— Труды Ин-та микробиологии, вып. IV. М., Изд-во АН СССР.
- Моисеенко Ф. П., Кожевников А. М. 1963. Потери прироста в сосняках, поврежденных пилльщиками.— Лесное хоз., № 9.
- Молчанов А. А. 1938. Вред, причиняемый урожаю еловых семян гнидами и белой.— Лесное хоз., № 6.
- Молчанов А. А. 1947. Быстрота разложения соснового и елового опада.— Докл. АН СССР, 56; № 8.
- Молчанов А. А. 1949. Запасы хвои в сосновых древостоях различного возраста.— Докл. АН СССР, 67, № 5.
- Молчанов А. А. 1952. Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах. М., Изд-во АН СССР.
- Молчанов А. А. 1954. Изменение биологических, экологических и гидрологических факторов в различных типах дубового леса.— Сообщ. ин-та леса АН СССР, вып. 2.
- Молчанов А. А. 1960. Гидрологическая роль леса. М.
- Молчанов А. А. 1961а. Опыт биогеоценотической характеристики типа леса.— Сообщ. Лаборатории лесоведения АН СССР, вып. 4.
- Молчанов А. А. 1961б. Круговорот органического вещества в процессе роста сосняка черничника.— Сообщ. Лаборатории лесоведения АН СССР, вып. 5.
- Молчанов А. А. 1961в. Лес и климат. М., Изд-во АН СССР.
- Молчанов А. А. 1963. Экспериментальное комплексное (биогеоценотическое) изучение широколиственных лесов как научная основа лесохозяйственных мероприятий. Биогеоценотические исследования в дубравах лесостепной зоны. М.
- Молчанов А. А., Преображенский И. Ф. 1957. Леса и лесное хозяйство Архангельской области. М.
- Моравская А. С. 1957. Повреждаемость насекомыми рано- и позднораспускающихся форм дуба и ильмовых пород.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 8.
- Морозов Г. Ф. 1899. Влажность почвы и естественное возобновление сосны в Пруссии.— Почвоведение, № 3.
- Морозов Г. Ф. 1912, 1926. Учение о лесе. СПб; М.—Л.
- Морозов Г. Ф. 1931. Учение о лесе. Изд. 6. М., Сельхозгиз.
- Морозов Г. Ф., Охлябин И. Н. 1911. Опыт над влиянием корневой системы соснового насаждения на влажность почвы под ним.— Лесной журн., № 6.
- Морочковський С. Ф. 1953. Микрофлора полезахисних лісонасаджень лівобережного степу та лісостепу Української РСР.— Укр. бот. журн., 10, № 4.

- Мошкалева А. Г. и Спицин Л. М. 1962. Инструкция по составлению сводных таблиц лесоустройства на счетно-перфорационных машинах. Л.
- Мошков Б. С. 1950. О значении отдельных участков спектра физиологической области излучения для роста и развития некоторых растений.— Докл. АН СССР, 71, № 1.
- Муравейский С. Д. 1948. Роль географических факторов в формировании географических комплексов.— Вопросы географии, сб. 9.
- Муромцев И. А. 1940. Динамика развития активной части корневой системы яблони. (Канд. дисс.). Мичуринск.
- Мустафова Н. Н. 1958. Влияние минеральных удобрений на микрофлору лесных почв.— Вестн. ЛГУ, № 15, серия биол., вып. 3.
- Мустафова Н. Н. 1959. Микробиологические наблюдения в подзолистых почвах ельника-кисличника и ельника-черничника.— Вестн. ЛГУ, № 15, серия биол., вып. 3.
- Мюллер П. Э. 1907. Влияние дождевых червей на произрастание растений с корневищами, главным образом в буковых лесах.— Лесной журн., вып. 10.
- Наливкин Д. В. 1956. Учение о фациях. М., Изд-во АН СССР.
- Напалков А. В. 1962. Переработка информации головным мозгом. В сб.: «Биологические аспекты кибернетики». М.
- Наумов Н. П. 1955. Экология животных. М.
- Наумов Н. П. 1963. Биологические системы.— Природа, № 5.
- Наумов Н. П. 1963. Органический мир как целое. В сб.: «Очерк диалектики живой природы». М.
- Наумов С. П. 1947. Экология зайца-беляка. М., Изд. МОИП.
- Нестеров В. Г. 1954. Общие лесоводство. М., Гослесбумиздат.
- Нестеров В. Г. 1961. Вопросы современного лесоводства. М., Сельхозгиз.
- Нестеров В. Г. 1962. Кибернетика и биология. М.
- Нестеров В. Г. и Никсо-Никкочо Н. В. 1951. О зависимости размножения некоторых вредных для леса животных от изменения климатических условий и урожая семян. М.
- Нестеров Н. С. 1908. О влиянии леса на силу и направление ветра.— Труды Моск. лесного об-ва.
- Нестеров Н. С. 1934. Очерки по лесоведению. М.— Л., Гослестехиздат.
- Нестеров Н. С. 1960. Очерки по лесоведению. М., Сельхозгиз.
- Нетте И. Т. 1955. Денитрифицирующие бактерии ризосферы дуба.— Микробиология, 24, вып. 4.
- Никитин С. А. 1961. Типы леса Серебряноборского опытного лесничества.— Труды Лаборатории лесоведения, вып. 1.
- Никитин С. А. и Гребенникова Е. Ф. 1961. Стационарные исследования биогеоценоза сложного бора.— Труды Лаборатории лесоведения, вып. 1.
- Никифоров Л. П. и Гибет Л. А. 1959. Воздействие леса на возобновление сосны в Карелии.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 13.
- Николаевская М. А. 1957. Изучение микрофлоры, реализующей распад растительных остатков в лесной зоне. Делегат. съезд Всесоюзн. бот. об-ва (май 1957). Тезисы докл., вып. V. Споровые растения. Л.
- Николаевская М. А., Частихин В. Я. 1945. Микрофлора еловой древесины на разных фазах распада.— Почвоведение, № 8.
- Никольсон А. М. и Ару А. А. 1962. Автоматизация обработки таксационных описаний в лесоустройстве.— Лесное хоз., № 1.
- Николюк В. Ф. 1956. Почвенные простейшие и их роль в культурных почвах Узбекистана. Ташкент, Изд-во АН Узб. ССР.
- Николюк В. Ф. 1962. Почвенные простейшие и их биологическая роль. Вторая зоологическая конференция Литовской ССР, тезисы докладов. Вильнюс, АН Лит. ССР, Ин-т зоологии и паразитологии.
- Ничипорович А. А. 1955. Световое и углеродное питание растений (фотосинтез). М., Изд-во АН СССР.
- Ничипорович А. А., Строгонова Л. Е., Чмора С. Н. и Власова М. В. 1961. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. М., Изд-во АН СССР.
- Новиков В. А. 1961. Физиология растений. М.
- Новиков Г. А. 1956. Еловые леса как среда обитания животных. В сб.: «Роль животных в жизни леса». М.
- Новиков Г. А. 1959. Экология зверей и птиц лесостепных дубрав. Л.
- Новоградский Д. М. 1936а. Исследования по способности почв поглощать бактерии. I. Распределение микроорганизмов между твердой и жидкой фазами почвы.— Микробиология, 5, вып. 5.
- Новоградский Д. М. 1936б. Исследования по способности почв поглощать бактерии. II. Способность почвы поглощать различные микроорганизмы и ее зависимость от среды.— Микробиология, 5, вып. 5.
- Новоградский Д. М. 1937. Исследования по способности почв поглощать бактерии. III. Сезонные изменения способности почв поглощать бактерии.— Микробиология, 6, вып. 6.

- Новогрудский Д. М. 1946а. Микробиологические процессы в почвах полупустынь. I. Почвенные микроорганизмы и гигроскопическая почвенная влага.— Микробиология, 15, вып. 3.
- Новогрудский Д. М. 1946б. Микробиологические процессы в почвах полупустынь. II. Нижний предел почвенной влаги для жизнедеятельности бактерий.— Микробиология, 15, вып. 6.
- Новогрудский Д. М. 1947. Микробиологические процессы в почвах полупустынь. III. Категория почвенной влаги и нитрификация.— Почвоведение, № 1.
- Номоконов Л. И. 1963. Некоторые методологические вопросы биоценологии.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, серия биолого-мед. наук, № 8, вып. 2.
- Норин Б. Н. 1956. Особенности семенного возобновления древесных пород на п-ове Малый Ямал. В сб.: «Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение», вып. 1. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Нюберг Н. Д. 1962. Вопросы кодировки информации о цвете в сетчатке глаза. В сб.: «Биологические аспекты кибернетики». М.
- Обозов Н. А. 1954. Лесные пастбища.— Природа, № 5.
- Обозов Н. А. 1957. Регулирование пастбы скота и сенокосения в лесах центральных областей РСФСР. Брянск.
- Образцов Б. В. 1956. О роли животных в облесении степей.— Природа, № 4.
- Образцов Б. В. 1961. Материалы опытов и наблюдений по распространению дикими животными семян деревьев и кустарников в открытые биотопы лесостепи.— Сообщ. Лаборатории лесоведения, вып. 3.
- Образцов Б. В. и Штильмарк Ф. Р. 1957. Лесохозяйственное значение мышевидных грызунов в дубравах Европейской части СССР.— Труды Ин-та леса АН СССР, 35.
- Огиевский В. В. 1954. Срастание корневых систем в культурах.— Лесное хоз., № 1.
- Озолс Г. Э. 1961. Обработка саженцев сосны препаратом ДДТ для борьбы против большого соснового долгоносика. В сб.: «Краткие итоги научных исследований по защите растений в Прибалтийской зоне СССР», вып. 2. Рига.
- Оловяникова И. Н. 1953. О взаимоотношениях древесной и травянистой растительности в лесных насаждениях на южных черноземах Волгоградской области. (Автореф. дисс.). М.
- Оловяникова И. Н. 1962. К вопросу об экологии растений ленточных боров Прииртышья.— Сообщ. Лаборатории лесоведения АН СССР, вып. 6.
- Орленко Е. Г. 1955. О взаимоотношениях дуба в густых культурах.— Докл. АН СССР, 102, № 4.
- Орлов А. Я. 1955а. О роли сосущих корней древесных растений в обогащении почвы органическим веществом.— Почвоведение, № 6.
- Орлов А. Я. 1955б. К методике количественного определения сосущих корней древесных пород в почве.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 60, № 9, вып. 3.
- Орлов А. Я. 1957. Наблюдения над сосущими корнями ели (*Picea excelsa* Link.) в естественных условиях.— Бот. журн. СССР, 13, № 8.
- Орлов А. Я. 1959. Распределение сосущих корней в толще переувлажненных почв еловых лесов в связи с условиями аэрации.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 64 (1).
- Орлов А. Я. 1960а. Рост и возрастные изменения сосущих корней ели (*Picea excelsa* Link.).— Бот. журн., 45, № 6.
- Орлов А. Я. 1960б. Влияние почвенных факторов на основные особенности некоторых типов леса южной тайги.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 65, № 3.
- Орлов А. Я. 1962. Рост и отмирание корней сосны, березы и ели при периодическом затоплении почвенно-грунтовыми водами.— Сообщ. Лаборатории лесоведения АН СССР, вып. 6.
- Орлов А. Я., Мина В. Н. 1962. Динамика почвенных факторов в некоторых типах леса.— Труды Ин-та леса и древесины АН СССР, 52.
- Орловская Е. В. 1962. Использование экспериментального штамма ядерного полидренного вируса в целях создания эпизоотий в популяциях непарного шелкопряда. В сб.: «Вопросы экологии», 8. Киев, Изд. Киевск. ун-та.
- Оскретков М. Я. 1953. Об оценке хвои деревьев различных классов роста.— Труды Брянск. ЛХИ, 6.
- Оскретков М. Я. 1954. Изменения крон и качества древесины в зависимости от полноты и возраста древостоев. (Автореф. канд. дисс.). Воронеж.
- Оскретков М. Я. 1956. Изменение количества и качества хвои сосны в зависимости от полноты и возраста древостоев.— Труды Брянск. ЛХИ, 7.
- Оскретков М. Я. 1957. Влияние различной степени освещенности на возобновление сосны и ели.— Труды Брянск. ЛХИ, 8.
- Паавер К. О. 1953. О распространении и экологии мышевидных грызунов — вредителей леса в Эстонской ССР. Научная сессия по вопросам биологии и сельского хозяйства. Рига.
- Падій М. М. 1959. Шкідники модриин. В сб.: «Боротьба з шкідниками хворобами лісових насаджень». Київ, Изд. Укр. акад. сільськогоспод. наук.
- Падій М. М. 1962. Лісгосподарські заходи боротьби з підкорним клопом у на-

- саджених Полісся та Лісостепу УРСР. В сб.: «Наук. праці Укр. наук.-досл. и-т захисту рослин». Київ.
- Пайнтер Р. 1953. Устойчивость растений к насекомым. М., ИЛ.
- Панесенко В. Г. 1944. Экология почвенных грибов.— Микробиология, 13.
- Панфилов Д. В. 1961. Насекомые в тропических лесах Южного Китая. Изд-во МГУ.
- Паршевников А. Л. 1957. Смена пород в еловых лесах средней тайги и ее влияние на почву.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 9.
- Паршевников А. Л. 1958. Смена пород в еловых лесах средней тайги и ее влияние на почву.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 9.
- Паршевников А. Л. 1962. Круговорот азота и зольных элементов в связи со сменой пород в лесах средней тайги.— Труды Ин-та леса и древесины АН СССР, 52.
- Перель Т. С. 1958. Зависимость численности и видового состава дождевых червей от породного состава лесонасаждений.— Зоол. журн., 37, вып. 9.
- Перельман А. И. 1960. Геохимические принципы классификации ландшафтов.— Вестн. МГУ, № 4.
- Перельман А. И. 1961. Геохимия ландшафта. М., Географгиз.
- Першаков Е. П. 1934. Борьба с мышами в нагорных дубравах.— Изв. Поволжск. лесотехн. ин-та, вып. 4.
- Першаков А. А. 1939. Биозонный метод борьбы с лесными грызунами.— Труды Поволжск. лесотехн. ин-та, 2.
- Першаков А. А. 1940. Борьба с мышами в лесном хозяйстве.— Лесное хоз., № 5.
- Петербургский А. В. 1959. Обменное поглощение в почве и усвоение растениями питательных веществ. М.
- Петренко Е. С. 1961. Материалы по вредным лесным чешуекрылым Центральной Якутии.— Уч. зап. Красноярск. гос. пед. ин-та, 20, № 2.
- Петров А. П. 1947. О некоторых принципиальных и методических вопросах лесной фитоценологии.— Сов. ботаника, № 1.
- Петров В. В. 1954. Степень влияния мышевидных грызунов на лесовозобновительный процесс под пологом леса.— Докл. АН СССР, 95, № 3.
- Пивоварова Е. П. 1956. Распространение по биотопам, питание и лесохозяйственное значение мышевидных грызунов Беловежской пуши.— Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та, вып. 4—5.
- Поваров Г. Н. 1960. Новый взгляд на кибернетику.— Природа, № 10.
- Погорилjak И. М. 1962. Экологические группировки короedов в связи с возрастом еловых лесов Восточных Карпат.— Докл. и сообщ. Ужгородск. ун-та, серия биол., № 5.
- Погорилjak И. М. 1962. До питання про утворення короїдників в ялинових лісах Східних Карпат.— Наук. зап. Ужгородск. ун-т.
- Погребняк П. С. 1955. Основы лесной типологии. Киев. Изд-во АН УССР.
- Подгорный В. Д. 1962. О заражении деревьев ясеня древесницей въедливой. В сб.: «Охрана природы центр.-черноз. полосы», № 4, Воронеж.
- Поздняков Л. К. 1953. О световом режиме под пологом лиственного леса.— Докл. АН СССР, 90, № 5.
- Поздняков Л. К. 1956. О роли осадков, проникающих под полог леса в процессе обмена веществом и энергией между лесом и почвой.— Докл. АН СССР, 107, № 5.
- Полетаев И. А. 1958. Сигнал. О некоторых понятиях кибернетики. М.
- Положенцев П. А. 1952. Роль нематод в подавлении вредных насекомых.— Научн. зап. Воронежск. ЛХИ, вып. 13.
- Полынов Б. Б. 1925. Ландшафт и почва.— Природа, № 1—2.
- Полынов Б. Б. 1934. Кора выветривания, ч. 1. Л., Изд-во АН СССР.
- Полынов Б. Б. 1946а. Геохимические ландшафты. В сб.: «Вопросы минералогии, геохимии и петрографии». М., Изд-во АН СССР.
- Полынов Б. Б. 1946б. Роль почвоведения в учении о ландшафте.— Изв. ВГО, 78, вып. 2.
- Полынов Б. Б. 1948. К вопросу о роли элементов биосферы в эволюции организмов.— Почвоведение, № 10.
- Полынов Б. Б. 1952. Геохимические ландшафты. В сб.: «Географические работы». М., Географгиз.
- Полынов Б. Б. 1953. Учение о ландшафтах.— Вопросы географии, сб. 33.
- Полякова Н. Ф. 1957. Соотношения между массой листвы, приростом древесины и транспирацией.— Докл. АН СССР, 96, № 6.
- Полякова-Минченко Н. Ф. 1961. Облиствение широколиственных насаждений степной зоны.— Сообщ. Лаборатории лесоведения, вып. 4.
- Пономарев А. Н. 1937. Элементарные ландшафты абразионно-эрозионной платформы Урала в подзоне разнотравноковыльных степей.— Землеведение, 39, вып. 1.
- Пономарева А. В. 1951. О повышении всхожести и энергии прорастания семян некоторых древесных пород посредством намачивания во взвесах триходермы и штаммов азотобактера.— Изв. АН СССР, № 2.
- Пономарева А. В. 1953. Влияние азотобактера на рост сеянцев некоторых древесных пород и накопление хлорофилла в их листьях.— Изв. АН БССР, № 5.

- Пономарева В. В. 1962. О роли гумусовых веществ в процессах почвообразования (к теории образования дерново-подзолистых и серых лесостепных почв). Проблемы почвоведения. М., Изд-во АН СССР.
- Пономарева С. И. 1948. Скорость образования в почве кальцита дождевыми червями.— Докл. АН СССР, 11, № 3.
- Пономарева С. И. 1949. Влияние деятельности дождевых червей на создание устойчивой в эрозионном отношении структуры почв.— Труды Юбилейной сессии. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева. М.— Л.
- Пономарева С. И. 1950. Роль дождевых червей в создании прочной структуры в травопольных севооборотах. Почвоведение, № 8.
- Пономарева С. И. 1953. Влияние жизнедеятельности дождевых червей на создание структуры дерново-подзолистой почвы.— Труды Почвен. ин-та им. В. В. Докучаева АН СССР, 41.
- Пономарева С. И. 1958. Роль дождевых червей в повышении плодородия смывных дерново-подзолистых почв. Тезисы докладов на Всесоюзном совещании по почвенной зоологии. М.
- Понятовская В. М. 1941. Современное состояние вопроса о взаимоотношении бобовых и злаков в травостоях.— Сов. ботаника, № 3.
- Понятовская В. М. 1959. О двух направлениях в фитоценологии.— Бот. журн., 4, № 3.
- Поплавская Г. И. 1924. Опыт фитоценологического анализа растительности целинной заповедной степи Аскания-Нова.— Журн. Русск. бот. об-ва, 9.
- Попов Т. И. 1914. Прорастание и развитие осинковых кустов.— Труды Докуч. учен. почв. ком., вып. 2. Пг.
- Попова Н. Н. 1962. Влияние мелких млекопитающих на распределение влаги в почве под пологом леса.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 67, № 5.
- Похитон П. П. 1958. Про інтенсивність розкладу лісової підстилки в Чорному Лісі.— Праці Ін-ту Ліса, АН УРСР, 7.
- Пшон Ж. и де Баржак Г. 1960. Почвенная микробиология. М., ИЛ.
- Прозоров С. С., Коршунов Л. М., Земкова Р. И. 1963. Античная волнянка (*Orgyia antiqua* L.) — вредитель лиственницы сибирской. В сб.: «Защита лесов Сибири от насекомых-вредителей». М., Изд-во АН СССР.
- Прокаев В. И. 1961. Фауна как основная и наименьшая единица ландшафтоведения. Тексты докладов (материалы) к V Всесоюз. совещ. по вопросам ландшафтоведения.— М. (Ротопринт).
- Пушкинская О. И. 1951. Материалы к характеристике микрофлоры почв дубовых лесов Теллермановского опытного лесничества (предварительное сообщение).— Труды Ин-та леса АН СССР, 7.
- Пушкинская О. И. 1953. Микрофлора почв Теллермановского опытного лесничества.— Труды Ин-та леса АН СССР, 12.
- Пушкинская О. И. 1954а. Микрофлора лесных почв дубрав Борисоглебского лесного массива.— Труды Ин-та леса АН СССР, 23, М.
- Пушкинская О. И. 1954б. Микробиологическая характеристика лесных почв в различных условиях рельефа.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 2.
- Пушкинская О. И. 1962. Влияние сплошной вырубki леса на состав микрофлоры в темно-серой лесной почве.— Сообщ. Лаборатории лесоведения АН СССР, вып. 7.
- Пыльцина Л. М. 1956. Некоторые данные о воздействии привлекаемых птиц на численность вредных насекомых. В сб.: «Пути и методы привлечения птиц в борьбе с вредными насекомыми». М.
- Пьявченко Н. И. 1960. Биологический круговорот азота и зольных веществ в болотных лесах.— Почвоведение, № 6.
- Пятницкий Г. К. 1929. Несколько слов об экологических списках лесных вредителей.— Защита растений, 6, № 1—2.
- Пятницкий С. С. 1955. Жизнестойкость, долговечность и возобновляемость насаждений в степи.— Зап. Харьковск. с.-х. ин-та, 10.
- Рабинович Е. 1951. Фотосинтез. М., ИЛ.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах.— Труды Бот. ин-та АН СССР, серия III, геоботаника, вып. 6.
- Работнов Т. А. 1952. О жизненном цикле лютиков едкого и золотистого (*Ranunculus acer* L. et *R. auricomus* L.)— Бюлл. МОИП, отд. биол., 63, № 6.
- Работнов Т. А. 1959. О работах Г. Элленберга по каузальному изучению луговой растительности.— Бот. журн., 44, № 5.
- Работнов Т. А. 1962. Некоторые вопросы изучения эдификаторов в луговых ценозах.— Проблемы ботаники, вып. 6. М., Изд-во АН СССР.
- Работнов Т. А. 1963. Опыт использования принципа непрерывности растительного покрова при изучении растительности штата Висконсин (США).— Бюлл. МОИП, отд. биол., 18, № 4.
- Разумовская В. Г., Мустафова Н. Н. 1959. О биологической активности почв ельника-кисличника и ельника-черничника.— Вестн. ЛГУ, № 3.

- Раменский Л. Г. 1910. О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ. Дневник XII съезда русских естествоиспыт. и врачей отд. II. М.
- Раменский Л. Г. 1924. Основные закономерности растительного покрова.— Вестн. опытного дела. Воронеж.
- Раменский Л. Г. 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., Сельхозгиз.
- Раменский Л. Г. 1952. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники.— Бот. журн., 37, № 2.
- Раскатов П. Б. 1940. Опыт учета транспирационных потерь насаждений.— Науч. зап. Воронежск. лесхоз. ин-та, 6.
- Распопов П. М. 1961. Динамика очагов массового размножения шелкопряда-монашенки и других вредителей в лесах северо-западной части Челябинской области.— Труды Ильменск. гос. заповедника, вып. 8.
- Ратнер Е. И. 1950. Минеральное питание растений и поглотительная способность почв. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Ратнер Е. И. и Колосов И. И. 1954. Корневое питание растений и новые методы его исследования.— Природа, № 10.
- Раунер Ю. Л. 1962. К методике составляющих теплового баланса. В сб.: «Тепловой баланс леса и поля». Изд. МГУ.
- Рафес П. М. 1956. Роль осинового стеклянница и тополевой пятнистой златки в гибели осокорей в Ачикулакском лесхозе (Сообщ. 2).— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 6.
- Рафес П. М. 1957. Насекомые — вредители лесных культур на Нарынских песках полупустынного Заволжья.— Зоол. журн., 36, вып. 10.
- Рафес П. М. 1960. Насекомые — вредители тополей, осин и ив, произрастающих на Нарынских песках полупустынного Заволжья.— Труды Ин-та леса АН СССР, 48.
- Рафес П. М. 1961. Принципы исследования массовых размножений вредителей леса.— Сообщ. Лаборатории лесоведения АН СССР, вып. 5.
- Рафес П. М. 1962. Длина ходов и численность потомства короедов в зависимости от плотности поселения на примере малого лубоеда Холодковского.— Сообщ. Лаборатории лесоведения АН СССР, вып. 6.
- Рафес П. М. 1964. Массовые размножения вредных насекомых как особые случаи круговорота веществ и энергии в лесном биогеоценозе. В сб.: «Исследования по защите леса». М., Изд-во «Наука».
- Рахтеенко И. Н. 1958а. О перемещении минеральных питательных веществ из одного растения в другое при взаимодействии их корневых систем.— Бот. журн., № 5.
- Рахтеенко И. Н. 1958б. О сезонном цикле поглощения и выделения минеральных питательных веществ корнями древесных пород.— Физиология растений, 5, вып. 5.
- Рахтеенко И. Н. 1961. Рост и взаимодействие корневых систем древесных растений в лесных насаждениях. (Автореф. дисс.). Минск.
- Рахтеенко И. Н. 1963. Рост и взаимодействие корневых систем древесных пород. Минск, Изд-во АН БССР.
- Рац И. И. 1938. Влажность почвы и расход влаги на десукцию корневыми системами древостоя в грабовом насаждении.— Проблемы Советского почвоведения, № 6.
- Рачков Л. Д. 1963. Изучение роли растений в миграции радиозотопов по компонентам естественных биогеоценозов и модельных систем. (Автореф. дисс.). Свердловск.
- Раймерс Н. Ф. 1956. Роль млекопитающих и птиц в возобновлении кедровых лесов Прибайкалья.— Зоол. журн., вып. 4.
- Раймерс Н. Ф. 1958. Облесение гарей и лесных массивов, уничтоженных шелкопрядом в кедровой тайге юга Прибайкалья и роль позвоночных животных в этом процессе.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 63, № 4.
- Рейнер М., Нельсон-Джонс В. 1949. Роль микориз в питании деревьев. М., ИЛ.
- Ремезов Н. П. 1941. Аммонификация и нитрификация в лесных почвах.— Труды Всесоюз. научно-исслед. ин-та лесного хоз., 1, вып. 24.
- Ремезов Н. П. 1952. Почвы, их свойства и распространение. М., Учпедгиз.
- Ремезов Н. П. 1953. О роли леса в почвообразовании.— Почвоведение, № 12.
- Ремезов Н. П. 1956. Роль биологического круговорота элементов в почвообразовании под пологом леса.— Почвоведение, № 7.
- Ремезов Н. П. 1961. Итоги изучения взаимодействия дубового леса с почвой.— Труды Воронежск. гос. заповедника, вып. XIII.
- Ремезов Н. П. и Быкова Л. И. 1952. Потребление и круговорот элементов питания в дубовом лесу.— Вестн. ЛГУ, серия мат. и естеств. наук, № 6.
- Ремезов Н. П., Быкова Л. И., Смирнова К. М. 1959. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах Европейской части СССР. Изд. МГУ.

- Ремезов Н. П., Родин Л. Е., Базилевич Н. И. 1963. Методические указания к изучению биологического круговорота зольных веществ и азота наземных растительных сообществ в основных природных зонах умеренного пояса.— Бот. журн., 18, № 6.
- Ремезов Н. П., Смирнова К. М., Быкова Л. Н. 1949. Некоторые итоги изучения роли лесной растительности в почвообразовании.— Вестн. МГУ, № 6.
- Ричардс П. 1961. Тропический дождевой лес. Пер. с англ. М., ИЛ.
- Рихтер А. А. 1914. К вопросу о механизме фотосинтеза.— Изв. Имп. Российск. Академии наук, 8, серия 6, № 12.
- Рогачева А. И. 1947. Термостабильность спор бактерий различных климатических зон.— Микробиология, 16.
- Роде А. А. 1947. Почвообразовательный процесс и эволюция почв. М., Географгиз.
- Роде А. А. 1950. Режим почвенно-грунтовых вод подзолистых, подзолисто-болотных и болотных почв.— Труды Почвен. ин-та им. В. В. Докучаева АН СССР, 32.
- Роде А. А. 1952. Почвенная влага. М., Изд-во АН СССР.
- Роде А. А. 1954. Выступление на совещании по лесному почвоведению (25—28 декабря 1952).— Труды Ин-та леса АН СССР, 23.
- Роде А. А. 1956. Водный режим и его типы.— Почвоведение, № 4.
- Роде А. А. 1961. К вопросу о водно-физических константах почвы.— Почвоведение, № 6.
- Родин Л. Е. 1961. Динамика растительности пустынь. М., Изд-во АН СССР.
- Рожков А. С., Сендарович Б. П., Данович К. И. 1962. О некоторых взаимоотношениях гусениц сибирского шелкопряда и повреждаемой ими лиственницы (*Larix sibirica* Ldb.).— Труды Вост.-Сиб. филиала Сиб. отд. АН СССР, вып. 35.
- Рожнова Т. А. 1962. К биогеохимической характеристике ландшафтов Карельского перешейка.— Почвоведение, № 6.
- Рожнова Т. А., Счастливая Л. С. 1959. Изучение взаимосвязи растительности и почв в условиях Карельского перешейка.— Почвоведение, № 1.
- Розанова И. М. 1960. Круговорот зольных веществ и изменение физико-химических свойств выщелоченных черноземов под хвойными и широколиственными насаждениями.— Труды Лаборатории лесоведения АН СССР, 1.
- Романкова А. Г. 1954. О микрофлоре подзолистых почв различных географических районов СССР.— Вестн. ЛГУ, № 1, серия биол., геогр. и геол.
- Рубенчик Л. И., Ройзин М. Б. и Белянский Ф. М. 1934. Адсорбция бактерий в соленых водоемах.— Микробиология, 3, вып. 1.
- Рубцов Н. И. 1950. Новые данные о срастании корневых систем некоторых лесных пород.— Агробиология, № 6.
- Рубцов В. И. 1960. О росте сосны обыкновенной в густых культурах.— Научн. зап. Воронежск. лесохоз. ин-та, 18.
- Руднев Д. Ф. 1936. Вплив якості харчу на плідність непарного шовкопряду.— Труды зоол. ин-та биол., вып. IX. 3 б праць від ск. наз. тварин, № 3, Київ.
- Руднев Д. Ф. 1952. Вплив якості харчу на плідність непарного шовкопряду.— Наук. праці ін-та антомот. та фітопатол., № 3, Київ.
- Руднев Д. Ф. 1958. Причины снижения устойчивости насаждений и условий образования очагов вредителей в лесах Украины.— Бюлл. научно-техн. информ. Укр. ин-та защиты растений, вып. 4.
- Руднев Д. Ф. 1959. Роль порослевого возобновления и некоторых других антропогенных факторов в размножении вредителей леса на Украине.— Зоол. журн., 38, № 2.
- Руднев Д. Ф. 1961. Вплив сосни Банкса на поширення шкідників лісу.— Вісн. сіл. господ. науки, лютий, 2.
- Руднев Д. Ф. 1962. Влияние физиологического состояния растений на массовое размножение вредителей леса.— Зоол. журн., 41, № 3.
- Рунов Е. В. 1952. Образование микоризы у дуба в сухой степи.— Сообщ. Комплексной научн. экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, вып. 1.
- Рунов Е. В. 1954. Микрофлора черноземов под лесными насаждениями в Деркульской степи.— Труды Ин-та леса АН СССР, 15.
- Рунов Е. В. 1955. Опыт микоризации посевов дуба в сухой степи.— Труды Конф. по микотрофии растений АН СССР.
- Рунов Е. В. 1957. Роль микрофлоры в жизни леса. В кн.: «Молодые лесоводы — 40-летию Великого Октября». М.
- Рунов Е. В. 1960. Влияние лесных древесных пород на микрофлору почвы. Докл. советских почвоведов к VII Международному конгрессу в США. М., Изд-во АН СССР.
- Рунов Е. В. и Валева С. А. 1962. Микробиологическая характеристика лесных почв средней тайги Вологодской области.— Труды Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 52.
- Рунов Е. В., Егорова С. В. 1958. Влияние подстилок хвойных и лиственных лесных насаждений и корней древесных пород на микрофлору выщелоченного чернозема.— Труды Ин-та микробиологии АН Латв. ССР, вып. 2.

- Рунов Е. В. и Егорова С. В. 1962. Сравнительная характеристика микрофлоры листовых пород Теллермановского опытного лесничества.— *Сообщ. Лаборатории лесоведения*, вып. 7.
- Рунов Е. В., Егорова С. В., 1963. Токсикоз темно-серых почв под дубовыми лесами лесостепной зоны. *Почвоведение*, № 12.
- Рунов Е. В., Еникеева М. Г. 1955. Влияние опада древесно-кустарниковой растительности на микрофлору черноземных почв сухой степи.— *Микробиология*, 24, вып. 1.
- Рунов Е. В., Еникеева М. Г. 1959. Токсикоз черноземов под лесными насаждениями в сухой степи.— *Сообщ. Ин-та леса АН СССР*, вып. 11.
- Рунов Е. В. и Еникеева М. Г. 1961. Микрофлора ризосферы древесных растений на черноземной почве сухой степи.— *Труды Ин-та микробиологии АН СССР*, вып. 11.
- Рунов Е. В., Еникеева М. Г. 1963. Влияние корней древесно-кустарниковых пород на рост всходов растений и микрофлору почв. В сб.: 4. «Биогеоценотические исследования в дубравах лесной зоны». М., Изд-во АН СССР.
- Рунов Е. В. и Жданникова Е. Н. 1956. Микрофлора ризосферы березы и ели на различных почвах средней тайги Вологодской области.— *Сообщ. Лаборатории лесоведения АН СССР*, вып. 2.
- Рунов Е. В. и Жданникова Е. Н. 1962. Влияние обжигов на микробиологическую деятельность в почвах средней тайги Вологодской области.— *Труды Ин-та леса и древесины СО АН СССР*, 2.
- Рунов Е. В., Кудрина Е. С. 1954. Влияние лесных насаждений на микрофлору черноземов сухой степи.— *Труды Ин-та леса АН СССР*, 23.
- Рунов Е. В., Мишустина И. Е. 1960. Влияние лесных насаждений разного состава на микробиологические процессы в выщелоченном черноземе.— *Труды Лаборатории лесоведения*, 1.
- Рунов Е. В. и Соколов Д. Ф. 1956. Исследование влияния опада на биохимические и микробиологические процессы в почвах под лесными насаждениями.— *Труды Ин-та леса*, 30. М.
- Рунов Е. В. и Соколов Д. Ф. 1958. Изменение состава органического вещества и микрофлоры выщелоченного чернозема под влиянием лесных насаждений.— *Бюлл. МОИП, отд. биол.*, 63. № 1.
- Рунов Е. В. и Терехов О. С. 1960. К вопросу об активности каталазы в некоторых лесных почвах.— *Почвоведение*, № 9.
- Рухин Л. Б. 1962. Основы общей палеогеографии. Л.
- Рыбалкина А. В. 1957. Микрофлора почв Европейской части СССР. М., Изд-во АН СССР.
- Рябова Т. И. 1938. Влияние выпаса пятнистых оленей на растительный покров лесных пастбищ.— *Материалы по флоре, растительности и почвам Дальнего Востока*, вып. 1.
- Рященко Э. М., Рюмина Т. А., Попова М. Н. 1952. Азотобактер в почвах трассы лесной полосы Саратов — Камышин и его влияние на развитие дуба.— *Уч. зап. Саратовск. ун-та*, 29.
- Сабинин Д. А. 1925. О корневой системе как осмотическом аппарате.— *Изв. Биол. научно-исслед. ин-та при Пермск. гос. ун-те*, 4, прилож. 2.
- Сабинин Д. А. 1940. Минеральное питание растений. М., Изд-во АН СССР.
- Сабинин Д. А. 1949. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. Тимирязевское чтение. М., Изд-во АН СССР.
- Сабинин Д. А. 1955. Физиологические основы питания растений. М., Изд-во АН СССР.
- Сабинин Д. А. и Колосов И. П. 1935. Исследования над поступлением веществ в растения. 1. Изучение процессов адсорбции электролитов корневыми системами.— *Труды Всесоюз. ин-та удобрений и агрохимии*, вып. 8.
- Саблина Т. Б. Адаптивные особенности питания некоторых видов копытных и воздействие этих видов на смену растительности.— *Сообщ. Ин-та леса АН СССР*, вып. 13.
- Савина А. В. 1949. Экологические и физиологические факторы, обуславливающие прирост древесины при рубках ухода.— *Лесное хоз.*, № 9.
- Савинов Г. В., Крушинский Л. В., Флесс Д. А. и Валерштейн Р. А. 1962. Опыт использования математического моделирования для изучения взаимоотношения процессов возбуждения и торможения. В сб.: «Биологические аспекты кибернетики». М.
- Савойтская Г. И. 1955. Саксауловая коровка.— *Уч. зап. Биол.-почвен. факультета Кирг. ун-та*, вып. 5, Зоология.
- Саляев Р. К. 1961. Изучение физиологически активной части корневых систем у главнейших лесобразующих древесных пород таежной зоны. (Автореф. дис.). Петрозаводск.
- Самцевич С. А. 1955а. О значении экто-эндотрофных микориз в питании древесных растений.— *Труды Конф. по микотрофии растений*. М., Изд-во АН СССР.

- Самцевич С. А. 1955б. Микрофлора почв в дубравах лесостепи Украинской ССР.— Труды Ин-та лесоводства АН УССР, 6.
- Самцевич С. А. 1955в. О сезонности и периодичности развития микроорганизмов в почве.— Микробиология, 24, вып. 5.
- Самцевич С. А. 1956. Биодинамика ризосферы лиственных и хвойных насаждений в лесостепи.— Микробиология, 25, вып. 1.
- Самцевич С. А. 1958. О взаимоотношениях между микроорганизмами почвы и высшими растениями. Вопросы почвенной микробиологии.— Труды Ин-та микробиологии АН Латв. ССР, 2, вып. 7. Рига.
- Самцевич С. А., Корецкая З. М., Визир А. П. 1949. Влияние лесной растительности на микрофлору черноземных почв черного леса.— Труды Ин-та лесоводства АН УССР, 1.
- Самцевич С. А., Корецкая З. М. и Соснягова Г. А. 1952. Микрофлора ризосферы дуба.— Праці ін-ту лісівництва АН УССР, 3.
- Санадзе Г. А. 1961. Выделение растениями летучих органических веществ. Тбилиси, Изд-во АН Груз. ССР.
- Сахаров М. И. 1939а. Органический опад в лесных фитоценозах.— Почвоведение, № 10.
- Сахаров М. И. 1939б. Влияние фитоценозов на снеговой покров.— Лесное хоз., № 5.
- Сахаров М. И. 1940а. Фитоклиматы лесных фитоценозов.— Труды Брянск. ЛХИ, 4.
- Сахаров М. И. 1940б. Радиация и альbedo в лесных фитоценозах.— Метеорология и гидрология, № 5—6.
- Сахаров М. И. 1947. О роли ветра в развитии лесных биогеоценозов.— Докл. АН СССР, 8, № 9.
- Сахаров М. И. 1948а. Изменение лесного биогеоценоза в связи с возрастом древостоя.— Докл. АН СССР, 59, № 8.
- Сахаров М. И. 1948б. О влиянии отдельных ярусов лесных ценозов на радиацию и освещенность.— Докл. АН СССР, 62, № 5.
- Сахаров М. И. 1950. Элементы лесных биогеоценозов.— Докл. АН СССР, 71, № 3.
- Сахаров М. И. 1951. О строении лесных ценозов некоторых типов леса Полесья. В кн.: «В лесах Полесья». Минск, Изд-во АН БССР.
- Сахаров М. И. и Сахарова Н. М. 1951. О влиянии леса на почву в лесу.— Почвоведение, № 6.
- Свириденко П. А. 1940а. Питание мышевидных грызунов и значение их в проблеме возобновления леса.— Зоол. журн., вып. 4.
- Свириденко П. А. 1940б. Значение мышевидных грызунов при естественном и искусственном возобновлении леса.— Лесное хоз., № 4.
- Свириденко П. А. 1951. Значение грызунов в проблеме лесоразведения и защита от них питомников и полезащитных полос.— Труды Ин-та зоологии АН СССР, 6.
- Селянинов Г. Т. 1937. Мировой агроклиматический справочник. Л.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. 1960. Экология тетереvidных птиц.— Труды Лапланд. гос. заповедника, вып. 5. М.
- Семихатова О. А. 1960. Последействие температуры на фотосинтез.— Бот. журн., 45, № 10.
- Серебряков И. Г. 1954. О морфогенезе жизненной формы дерева у лесных пород средней полосы Европейской части СССР.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 59, № 1.
- Серебрякова Л. К. 1951. О транспирации дуба и клена остролистного в каштановой зоне юго-востока.— Лесное хоз., № 11.
- Сибирякова М. Д. 1949. Роль почвенной фауны в эволюции еловых насаждений и создании устойчивых еловых культур.— Лесное хоз., № 12.
- Сидельник Н. А. 1953. Устойчивость древесных и кустарниковых пород в насаждениях Старо-Бердянской, Алтагирской и Родионовской лесных дач.— Научн. зап. Днепропетровск. гос. ун-та, 38.
- Сидельник Н. А. 1960. Некоторые вопросы массивного лесоразведения в степи и перспективные типы культур для степной зоны УССР. В кн.: «Искусственные леса степной зоны Украины». Харьков.
- Сизова Т. П., Васин В. Б. 1961. Микрофлора ризосферы дуба.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 66, № 4.
- Сизова Т. П., Иткаева Э. А. 1956. К вопросу о динамике микрофлоры ризосферы березы.— Бюлл. МОИП, новая серия, отд. биол., 11, № 6.
- Силина А. А. 1955. О температуре листьев древесных пород в Деркульской степи в связи с их жаростойкостью.— Труды Ин-та леса АН СССР, 27.
- Силина А. А. 1955. Транспирация древесных пород Теллермановского лесничества.— Физиология растений, т. 2, вып. 4.
- Симкин Г. Н. 1961. Особенности экологии мышевидных грызунов в различных типах Пермской области. Тезисы докладов 1-го Всесоюз. совещания по млекопитающим, ч. 2. Изд-во МГУ.

- Сисакян Н. М. Биохимическая характеристика засухоустойчивости растений. М. Слепян Э. И. 1962. Номенклатура и классификация вызываемых членистоногими галлов и почковых тератозов в связи с их местом среди патологических явлений.— Бот. журн., 47, № 5.
- Слесаренко А. Я. 1952. Микробиологическая характеристика почв под лесом и в степи в районе отрезка волжской трассы государственной лесной полосы Саратов — Камышин.— Уч. зап. Саратовск. гос. ун-та, 29.
- Симпозиум по комплексному изучению художественного творчества. Тезисы и аннотации. 1963. Под ред. Б. С. Мейлаха. Л.
- Словиковский В. И. 1960. Значение минерализации и выщелачивания органического опада древесных и кустарниковых пород для питания растений.— Докл. АН СССР, 132, № 1.
- Слудский А. А. 1935. Промысловые звери и кедр.— Охотник Сибири, № 7.
- Смирнов В. В. 1957. Облиственные осинников Теллермановской рощи.— Труды Ин-та леса, 33.
- Смирнов В. В. 1961. Изменение охвоения и облиствения в еловых и елово-лиственных древостоях средней тайги в связи с их возрастом.— Труды Лаборатории лесоведения, 3.
- Смирнов В. Н. 1953. Сравнительная характеристика биологической активности почв южной лесной зоны.— Лесное хоз., № 5.
- Смирнов В. Н. 1954. К вопросу о биологической активности почв под лесами южной части таежной зоны.— Труды Ин-та леса АН СССР, 23.
- Смирнов В. Н. 1955. К вопросу о взаимосвязи между продукцией почвенной CO₂ и производительностью лесных почв.— Почвоведение, № 6.
- Смирнов В. Н. 1958. Динамика питательных веществ и биологической активности подзолистых почв южной полосы лесной зоны.— Почвоведение, № 7.
- Смирнова Е. А. 1928. О влиянии фитоциальных условий на ход борьбы за существование между посевными и сорными растениями.— Изв. Главн. бот. сада АН СССР, 27, вып. 2.
- Смирнова К. М. 1951а. Круговорот азота и зольных элементов в ельнике зеленомошнике.— Вестн. МГУ, № 3.
- Смирнова К. М. 1951б. Круговорот азота и зольных веществ в ельниках сложных.— Вестн. МГУ, № 10.
- Смирнова К. М. 1952. Потребление и круговорот элементов питания в лишаях Мордовского заповедника.— Вестн. МГУ, № 6.
- Смирнова К. М. 1956. Накопление элементов питания в елях в зависимости от почвенных условий.— Вестн. МГУ, № 3.
- Снигирева А. В. 1936. Опыт экспериментального изучения борьбы за существование в природе.— Сов. ботаника, № 6.
- Снигиревская Е. М. 1954. Экология и хозяйственное значение мышевидных грызунов в широколиственных лесах Жигулевской возвышенности. (Канд. дисс.). М., Гос. библиотека СССР им В. И. Ленина.
- Созыкин Н. Ф. 1939. Гидрологическое значение лесной подстилки и физические свойства лесных почв. В сб.: «Водный режим в лесах», вып. 18. М., Гослесбумиздат.
- Соколов А. А. 1956. Значение дождевых червей в почвообразовании. Алма-Ата.
- Соколов Д. Ф. 1957. О значении кивсяков и муравьев в трансформации органического вещества под лесными насаждениями в условиях сухой степи.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 12, № 5.
- Соколов С. Я. 1938. Успехи советской лесной геоботаники.— Сов. ботаника., № 1.
- Соколов С. Я. 1956. Типы борьбы за существование среди растений. В сб.: «Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения». М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Солнцев Н. А. 1948. Природный географический ландшафт и некоторые его общие закономерности.— Труды II Всесоюзн. геогр. съезда, 1. М.
- Солнцев Н. А. 1960. О взаимоотношениях «живой» и «мертвой» природы.— Вестн. МГУ, серия V, География, № 6.
- Солнцев Н. А. 1961а. Об организации ландшафтных экспедиций и расчете норм полевых работ.— Вестн. МГУ, серия V, География, № 2.
- Солнцев Н. А. 1961б. Некоторые дополнения и уточнения в вопросе о морфологии ландшафта.— Вестн. МГУ, серия I, География, № 3.
- Сочава В. Б. 1926. Опыт фитосоциологического анализа взаимодействий между индивидами некоторых луговых растений.— Журн. Русск. бот. об-ва, 2, № 1—2.
- Сочава В. Б. 1947. Ландшафт и фитоценоз. Рефераты научно-иссл. работ за 1945 г. по Отд. биол. наук АН СССР. М., Изд-во АН СССР.
- Сочава В. Б. 1959. Классификация растительности и типология физико-географических фаций. Материалы по классификации растительности Урала. Изд-во Уральск. филиала АН СССР.
- Сочава В. Б. 1961. Вопросы классификации растительности, типологии физико-географических фаций и биогеоценозов.— Труды Ин-та биол. Уральск. филиала АН СССР, вып. 27. Вопросы классификации растительности. Свердловск.

- Сочава В. Б. 1962. Географические аспекты научного обоснования планомерного освоения тайги.— Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока, № 1. Иркутск.
- Сочава В. Б. 1963. Перспективы геоботанического картографирования. Геоботаническое картографирование. М.
- Сочава В. Б. 1963. Геоботаническое картографирование. Сборник статей. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Спирин А. С. Нуклеиновые кислоты и проблемы биосинтеза белка. В сб.: «Биологические аспекты кибернетики». М., Изд-во АН СССР.
- Стадниченко В. Г. 1960. Почвы искусственных лесов степной зоны УССР. В кн.: «Искусственные леса степной зоны Украины». Харьков.
- Стариков Г. Ф. и Степанов А. А. 1963. О реконструкции географических ландшафтов Приамурья.— Вопросы географии Дальнего Востока, сб. 6.
- Старк В. Н. 1926. О необходимости организации научно-исследовательской работы по лесной энтомологии.— Защита растений, 2, № 7.
- Старк В. Н. 1931. Вредные лесные насекомые. М., Сельхозгосизд.
- Старк В. Н. 1952. Короеды. Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые, т. XXXI. М., Изд-во АН СССР.
- Старк В. Н. 1961. Устойчивость лесных насаждений к повреждениям их вредителями. В сб.: «Защита лесов от вредителей и болезней». М.
- Старобогатов Я. И. 1962. О применении теории информации в экологии. Тезисы доклада. Л. Зоол. ин-т АН СССР.
- Стебаев И. В. 1958а. Роль почвенных беспозвоночных в развитии микрофлоры почв Субарктики (на примере личинок Tipulidae, Diptera).— Докл. АН СССР, 122, № 4.
- Стебаев И. В. 1958б. Животное население первичных наскальных почв и его роль в почвообразовании.— Зоол. журн., № 10.
- Стебаев И. В. 1959. Почвенные беспозвоночные Салехардских тундр и изменение их группировок под влиянием земледелия.— Зоол. журн., 33, вып. 10.
- Стебаев И. В. 1962. Зоологическая характеристика тундровых почв.— Зоол. журн., 41, вып. 6.
- Стебаев И. В., Поливанова Е. Н. 1959. Особенности повреждения ильмовых пород берестовым листоедом и ильмовым ногохвостом в окрестностях г. Волгограда.— Уч. зап. Геогр. фак-та МГУ, вып. 189.
- Степанец И. Т. 1962. Об особенностях расхода влаги березовыми и вязовыми насаждениями на темно-каштановых почвах Приуралья.— Почвоведение.
- Степанов Н. Н. 1929. Химические свойства лесной подстилки как основного фактора естественного возобновления.— Труды по лесному опытному делу, вып. 2.
- Степанов Н. Н. 1940. Процесс минерализации опадающей листвы и хвои деревьев и кустарников.— Почвоведение, № 9.
- Судницын И. И. 1961. Применение метода термодинамического потенциала (давления влаги) при изучении передвижения влаги в почвах. (Автореф. канд. дисс.). М.
- Судницын И. И., Целыникер Ю. Л. 1960. О соотношении давления почвенной влаги и сосущей силы листьев древесных пород. Докл. АН СССР, 151, № 6.
- Сукачев В. Н. 1922. О растительных сообществах. (Введение в фитоценологию). Изд. 2. Пг.— М., Изд-во «Книга».
- Сукачев В. Н. 1926. Растительные сообщества (Введение в фитоценологию). Изд. 2. М.— Л.
- Сукачев В. Н. 1928. Растительные сообщества. Изд. 3. М.
- Сукачев В. Н. 1930. Руководство к изучению типов лесов. Изд. 2. М.— Л.
- Сукачев В. Н. 1931. Типы леса Бузулукского бора.— Труды Бузулукской экспедиции, 1. Л.
- Сукачев В. Н. 1933. Опыт экспериментального изучения межбиотипной борьбы за существование у растений.— Труды Петроградск. биол. ин-та, 15.
- Сукачев В. Н. 1940. Развитие растительности как элемента географической среды в соотношении с развитием общества. В сб.: «О географической среде в лесном производстве». Л., Изд. Лесстехн. академии.
- Сукачев В. Н. 1941. О влиянии интенсивности борьбы за существование между растениями на их развитие.— Докл. АН СССР, 30, № 8.
- Сукачев В. Н. 1942. Идея развития в фитоценологии.— Сов. ботаника, № 1—2.
- Сукачев В. Н. 1944. О принципах генетической классификации в биоценологии.— Журн. общ. биологии, 6, № 4.
- Сукачев В. Н. 1945. Биогеоценология и фитоценология.— Докл. АН СССР, 47, № 6.
- Сукачев В. Н. 1946. Проблема борьбы за существование в биоценологии.— Вестн. ЛГУ, № 2.
- Сукачев В. Н. 1947. Основы теории биогеоценологии. Юбилейный сборник Академии наук СССР, посвящ. 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции, I. М.— Л.
- Сукачев В. Н. 1948а. Советское направление в фитоценологии.— Вестн. АН СССР, № 2.

- Сукачев В. Н. 1948б. Фитоценология, биогеоценология и география.— Труды Второго Всесоюз. геогр. съезда, 1. М., Географгиз.
- Сукачев В. Н. 1949. О соотношении понятий географический ландшафт и биогеоценоз.— Вопросы географии, сб. 16. М.
- Сукачев В. Н. 1950. О некоторых основных вопросах фитоценологии. В кн.: «Проблемы ботаники», 1. М., Изд-во АН СССР.
- Сукачев В. Н. 1951. Основные принципы лесной типологии.— Труды совещания по лесной типологии. М., Изд-во АН СССР.
- Сукачев В. Н. 1953. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 1.
- Сукачев В. Н. 1954а. Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии. В сб.: «Вопросы ботаники», 1. Изд. к VIII Международному бот. конгрессу в Париже.
- Сукачев В. Н. 1954б. О типах леса и значении их для лесного хозяйства. В сб.: «Вопросы лесоведения и лесоводства». Изд. к IV Мировому лесному конгрессу. М., Изд-во АН СССР.
- Сукачев В. Н. 1955. О лесной биогеоценологии и ее основных задачах.— Бот. журн., 40, № 3.
- Сукачев В. Н. 1956а. О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова.— Бот. журн., 41, № 4.
- Сукачев В. Н. 1956б. О внутривидовых отношениях в растительном мире.— Бюлл. МОИП, серия биол., 61, № 2.
- Сукачев В. Н. 1957. Развитие лесной типологии в СССР за 40 лет. Достижения науки в лесном хозяйстве СССР за 40 лет. М., Гослесбуиздат.
- Сукачев В. Н. 1958. Лесная биогеоценология и ее лесохозяйственное значение. М., Изд-во АН СССР.
- Сукачев В. Н. 1959а. Из истории возникновения и развития советской фитоценологии. *Анналы биологии*. 1. Изд. МОИП.
- Сукачев В. Н. 1959б. Новые данные по экспериментальному изучению взаимоотношений растений.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 64, № 4.
- Сукачев В. Н. 1960а. Лесная биогеоценология как теоретическая основа лесоводства и лесного хозяйства. В сб.: «Вопросы лесоведения и лесоводства». Доклады к V Всемирному лесному конгрессу. М., Изд-во АН СССР.
- Сукачев В. Н. 1960б. Соотношение понятий биогеоценоз, экосистема и фация.— Почвоведение, № 6.
- Сукачев В. Н. 1961. О лесных комплексных биогеоценологических исследованиях.— Труды Лаборатории лесоведения, 2, вып. 1.
- Сукачев В. Н. и др. 1934. Деядрология с основами лесной геоботаники. Л., Гостехиздат.
- Сукачев В. Н., Зонн С. В. 1961. Методические указания к изучению типов леса. М., Изд-во АН СССР.
- Сукачев В. Н. и Поплавская Г. И. 1927. Растительность Крымского государственного заповедника. В кн.: «Крымский государственный заповедник, его природа, история и значение». М., Главнаука.
- Сухарев И. П. 1956. Водорегулирующая роль лесных полос в Каменной степи. В сб.: «Полезазитное лесоразведение». М., Сельхозгиз.
- Сушкина Н. Н. 1931. К микробиологии лесных почв в связи с действием на них огня. В сб.: «Исследование по лесоводству». М., Сельхозгиз.
- Сушкина Н. Н. 1933. Нитрификация в лесных почвах в зависимости от состава насаждения, рубки и огневой очистки лесосек.— Изв. АН СССР, № 1.
- Сцент-Дьерди А. 1960. Биоэнергетика. М., ИЛ.
- Сыроечковский Е. Е. 1959. Роль животных в образовании первичных почв в условиях приполярной области земного шара (на примере Антарктики).— Зоол. журн., 38, № 12.
- Талалаев Е. В. 1956. Селтиция гусениц сибирского шелкопряда.— Микробиология, 25, № 1.
- Талиев В. И. 1930. Общая диагностика заболевания растений. М., Сельхозгиз.
- Тальман П. Н. 1959. Движущие силы внутривидового и межвидового взаимодействия растений и животных и видообразования.— Труды Ленинградск. лесотехн. академии, № 90.
- Тарабрин А. Д. 1957. Влияние микоризы на поглощение фосфора сеянцами дуба.— Докл. АН СССР, 112, № 5.
- Тарабрин А. Д. 1961. Поглощение фосфора P^{32} микоризными и безмикоризными грибами в зависимости от предварительного фосфорного питания.— Лесной журн., № 1.
- Тарасова Д. А. 1962. Особенности формирования очагов стволовых вредителей сосны обыкновенной в юго-западной части Амурской области. В сб.: «Проблемы зоологических исследований в Сибири». Горно-Алтайск, Книгоиздат.
- Тахтаджян А. Л. 1959. Эволюция в терминах кибернетики и общей теории игр. Тезисы докл. 2-го совещ. по применению мат. методов в биологии. Л., Изд. ЛГУ.

- Творогова А. С. 1959. О микрофлоре верхних горизонтов почвы луговиковых и кипрейно-паловых вырубок. В сб.: «Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве». Архангельск.
- Теленга Н. А. 1953. О роли энтомофагов в массовых размножениях насекомых.— Зоол. журн., 32, вып. 1.
- Теплякова З. Ф. 1952. Аэробные целлюлозоразрушающие микроорганизмы почв Казахстана.— Труды Ин-та почвоведения АН Каз. ССР, вып. 1.
- Теплякова З. Ф. 1955. Факторы, определяющие динамику целлюлозоразрушающих микроорганизмов в почвах.— Изв. АН Каз. ССР, серия биол., вып. 9.
- Терехов О. С. и Еникеева М. Г. 1964. Сравнительная микробиологическая характеристика некоторых лесных почв Серебрянборского и Подушкинского лесничества Московской области. М., Изд-во «Наука».
- Тимирязев К. А. 1957. Избранные сочинения, т. 1. М.
- Тимофеев В. П. 1947. Лиственница в культуре. М., Изд-во АН СССР.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. 1958. Микровольция. Элементарные явления, материал и факторы микровольционного процесса.— Бот. журн., 43, № 3.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. 1961. О некоторых принципах классификации биохорологических единиц.— Труды Ин-та биол., вып. 27. Вопросы классификации растительности. Свердловск.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. 1962. Некоторые проблемы радиационной биогеоценологии. Доклад по докт. дисс. Свердловск.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. и Ромпе Р. Р. 1959. О статистичности и принципе усилителя в биологии.— Проблемы кибернетики, вып. 2. Изд. 1.
- Титов И. А. 1952. Взаимодействие растительных сообществ и условий среды. М., Изд-во «Сов. наука».
- Тихомиров Б. А. 1959. Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры. М.—Л.
- Ткаченко М. Е. 1939. Общее лесоводство. М.—Л., Гостехлесиздат.
- Ткаченко М. Е. 1955. Общее лесоводство. Изд. 2. М.—Л., Гослесбуиздат.
- Токин Б. П. 1954. Губители микробов — фитонциды. М., Госкультпросветиздат.
- Толмачев А. И. 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Тольский А. П. 1938. Культуры сосны в Бузулукском бору.— Труды Поволжск. лесотехн. ин-та им. Горького, № 1.
- Топчиев А. Г. 1960. Некоторые данные о распределении почвенных беспозвоночных животных в Радичском лесном массиве Николаевской области.— Науч. зап. Днепропетровск. ун-та, 62.
- Травлеев А. П. 1961. Роль личинок садовой мошки в разложении лесной подстилки в степи.— Науч. докл. высшей школы, биол. науки, № 1.
- Трибунская А. Я. 1950. Применение азотобактериальных удобрений при выращивании сеянцев древесных растений. Сборник по лесоразведению. М., Госбуиздат.
- Трибунская А. Я. 1955. Изучение микрофлоры ризосферы сеянцев сосны.— Микробиология, 24, № 2.
- Трубецкова О. М. 1927. Влияние концентрации наружного раствора на поступление минеральных веществ в растение.— Изв. Биол. научно-исслед. ин-та при Пермском гос. ун-те, 5, вып. 6.
- Трубецкова О. М. 1935. Исследования над поступлением воды и минеральных веществ в растение.— Уч. зап. МГУ, вып. 4.
- Трубецкова О. М. 1962. Влияние температуры на активное и пассивное поглощение воды корневой системой растения. Физиология древесных растений. В сб.: «К 90-летию Л. А. Иванова». М., Изд-во АН СССР.
- Трубецкова О. М., Михалевская О. Б. и Новичкова И. Д. 1955. Физиологическая роль микоризы древесных растений.— Труды конф. по микотрофии растений. М., Изд-во АН СССР.
- Туманов И. И. 1959. Современное состояние и очередные задачи физиологии зимостойкости растений. Тезисы докл. Конф. по физиологии устойчивости растений. М., Изд-во АН СССР.
- Туманов И. И. 1960. Основные достижения науки в изучении морозостойкости растений. 11 Тимирязевское чтение, М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Туманова Д. Ф. и Чочиа Н. С. 1961. Место и значение стационарных исследований динамики ландшафта — Вест. МГУ, География, № 4.
- Турундаевская Т. М. 1963. О заселении ствольными вредителями соснового подростка в очагах корневой губки. В сб.: «Вопросы лесозащиты». М.
- Турин И. В. 1930. К вопросу о генезисе и классификации лесостепных и лесных почв.— Уч. зап. Казанск. ун-та, 90, № 3—4.
- Турин И. В. 1946. О количественном участии живого вещества в составе органической части почв.— Почвоведение, № 1.
- Турин И. В. и Кононова М. М. 1962. Биология гумуса и вопросы плодородия почв. Докл. к междунар. конф. по почвоведению в Новой Зеландии. М., Изд. Всесоюз. об-ва почвоведов.

- Тюрлюн И. А. 1958. О природе процесса перемещения газов и паров в почвогрунтах.— Почвоведение, № 9.
- Успенская Л. И. 1929. К вопросу о влиянии интенсивности жизненного состязания между растениями на их развитие.— Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 5, вып. 4.
- Успенский В. А. 1956. Баланс углерода в биосфере в связи с вопросом о распределении углерода в земной коре. Л., Гостоптехиздат.
- Утенкова А. П. 1956. Процесс минерализации листьев дуба и сопутствующих ему пород.— Труды Воронежск. гос. ун-та, Почвенно-бот. выпуск, 36.
- Фагелер П. 1935. Основы учения о почвах субтропических и тропических стран. Пер. с нем. (Сов. секция межд. ассоц. почвоведов). М.
- Фальковський П. К. 1928. Вплив высасування худоби на фізичну вологість лісового ґрунту.— Труды по лесному опытному делу Украины, вып. 8.
- Фальковський П. К. 1929. Досліджування впливу випасання худоби в дібравах Тростянецького Лісництва.— Труды по лесному опытному делу Украины, вып. 12.
- Федорако В. И. 1940. Повреждение различных древесно-кустарниковых пород зайцем-русаком.— Вестн. защиты растений, № 5.
- Федоров М. В. 1952. Биологическая фиксация азота атмосферы. М., Сельхозгиз.
- Федоров М. В. 1954. Почвенная микробиология. М., Изд-во «Сов. наука».
- Фельдман Я. И. 1950. Роль оазисов и пустынь Средней Азии в формировании местной погоды с суховеями.— Труды Ин-та геогр., 48.
- Фетт В. 1961. Атмосферная пыль. Пер. с нем. М., Изд-во ИЛ.
- Фолитарек С. С. 1947. Материалы по промышленной биологии баргузинского соболя.— Труды ВНИО, вып. 7.
- Фомичева Л. И. 1962. Влияние освещенности на распределение в насаждениях дендрофильных гней.— Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина, № 186.
- Формозов А. Н. 1933. Урожай кедровых орехов, налеты сибирской кедровки в Европу и колебания численности белки.— Бюлл. Научно-иссл. ин-та зоологии, стр. 64—70.
- Формозов А. Н. 1950. О некоторых чертах биологии птиц в связи с вопросами охраны от вредителей лесов и лесопосадок. В кн.: «Птицы и вредители леса». Изд. МОИП, серия «Среди природы».
- Фридерикс К. 1932. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. М., Сельхозгиз.
- Халабуда Т. В. 1948. Результаты исследований микрофлоры почв.— Микробиология, 17, вып. 4.
- Халифман И. А. 1961. Использование муравьев для защиты леса.— Лесное хоз., № 2.
- Харитонович Ф. Н. 1951. Дуб в степных условиях и его выращивание. М., Гослесбуиздат.
- Хильми Г. Ф. 1957. Теоретическая биогеофизика леса. М., Изд-во АН СССР.
- Хлебникова Н. А. 1958а. Транспирация и фотосинтез древесных и кустарниковых растений в условиях Прикаспийской низменности.— Труды Ин-та леса АН СССР, 38.
- Хлебникова Н. А. 1958б. Особенности фотосинтеза в разных частях насаждения.— Труды Ин-та леса АН СССР, 10.
- Хлебникова Н. А. 1962. Физиологическая характеристика деревьев разной интенсивности роста в молодянке сосны обыкновенной. Физиология древесных растений. В сб. «К 90-летию Л. А. Иванова». Изд-во АН СССР.
- Хлебникова Н. А. и Маркова М. И. 1955. Особенности роста и водного режима древесных пород в условиях Прикаспийской низменности.— Труды Ин-та леса АН СССР, 25.
- Ходашова К. С. 1960. Природная среда и животный мир глинистых полупустынь Заволжья. М., Изд-во АН СССР.
- Холодный Н. Г. 1944а. О выделениях летучих органических соединений живыми организмами и об усвоении их микробами почвы.— Докл. АН СССР, 41, № 9.
- Холодный Н. Г. 1944б. Летучие выделения цветов и листьев как источники питания микроорганизмов.— Докл. АН СССР, 43, № 2.
- Холодный Н. Г. 1944в. Атмосфера как возможный источник витаминов.— Докл. АН СССР, 43, № 6.
- Холодный Н. Г. 1948. О физиологическом действии летучих органических веществ на растения.— Докл. АН СССР, 12, № 6.
- Холодный Н. Г. 1951а. Об органических летучих соединениях, выделяемых почвой.— Почвоведение, № 1.
- Холодный Н. Г. 1951б. Воздушное питание корней.— Докл. АН СССР, 76, № 1.
- Холодный Н. Г. 1951в. О летучих органических веществах почвы.— Докл. АН СССР, 80, № 3.
- Холодный Н. Г. 1957а. Избранные труды. Киев, Изд-во АН УССР.
- Холодный Н. Г. 1957. О расселении дуба в естественных условиях. Избр. труды, Киев, Изд-во АН УССР.
- Холодный Н. Г., Рождественский В. С., Кильчевская А. А. 1945. Усвоение летучих органических веществ почвенными бактериями.— Почвоведение, № 7.

- Хренова Г. С. 1963. Влияние огня на микрофлору лесных почв промышленных боров Зауралья.— Труды Ин-та биологии УФАИ СССР, вып. 36. Почва и гидрологический режим лесов Урала.
- Худяков Н. Н. 1926. Адсорбция бактерий почвой и влияние ее на микробиологические процессы в почве.— Почвоведение, № 2.
- Худяков Я. П. 1951. О физиологии микотрофизма древесных пород.— Труды Комплексной научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, 2, вып. 2.
- Цельникер Ю. Л. 1955а. Скорость потери воды изолированными листьями древесных пород и устойчивость их к обезвоживанию.— Труды Ин-та леса АН СССР, 27.
- Цельникер Ю. Л. 1955б. Водный режим дуба и ясеня пушистого в Деркульской степи и влияние на него полива.— Труды Ин-та леса АН СССР, 27.
- Цельникер Ю. Л. 1956. О засухоустойчивости лесных насаждений в условиях степи.— Труды Ин-та леса АН СССР, 30.
- Цельникер Ю. Л. 1957. Влияние влажности обыкновенного чернозема на транспирацию древесных пород.— Почвоведение, № 5.
- Цельникер Ю. Л. 1958а. О водном режиме лесных насаждений в степи в первые годы жизни.— Труды Ин-та леса АН СССР, 41.
- Цельникер Ю. Л. 1958б. О показателях водного режима листьев древесных пород степной зоны.— Труды Ин-та леса АН СССР, 41.
- Цельникер Ю. Л. 1959. О влиянии рубок ухода на транспирационный расход влаги насаждениями степной зоны.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 11.
- Цельникер Ю. Л. 1960а. Пути приспособления древесных пород к перенесению засухи в условиях степи. Конференция по физиологии устойчивости растений. М., Изд-во АН СССР.
- Цельникер Ю. Л. 1960б. Рост сеянцев дуба черешчатого и ясеня пушистого в зависимости от фосфорного питания и орошения.— Труды Ин-та леса АН СССР, 52.
- Цельникер Ю. Л. и Маркова М. И. 1955. Транспирация древесных и кустарниковых растений в условиях северо-западной части Прикаспийской низменности.— Труды Ин-та леса АН СССР, 25.
- Циопкало В. Л. 1940. Физиологическая характеристика непарного шелкопряда (*Ocnieria dispar* L.) на разных стадиях развития в зависимости от рода кормового растения. Экологич. конф. «Массовые размножения животных и их прогноз». Киев.
- Часовенная А. А. 1954. Влияние летучих органических выделений растений на прорастание семян, рост и развитие некоторых видов травянистых растений.— Вестн. ЛГУ, № 1.
- Часовенная А. А. 1961. К вопросу о механизме химического взаимодействия растений.— Вестн. ЛГУ, № 3.
- Частухин В. Я. 1945. Экологический анализ распада растительных остатков в еловых лесах.— Почвоведение, № 2.
- Частухин В. Я. 1948. Экологический анализ распада растительных остатков в молодых сосновых насаждениях.— Почвоведение, № 2.
- Частухин В. Я. 1952. Распад растительных остатков и роль грибов в процессе почвообразования.— Агробиология, № 4.
- Частухин В. Я. 1962. Разложение лесного опада чистыми культурами базидиальных грибов.— Уч. зап. ЛГУ, № 313, серия биол. наук, вып. 49.
- Частухин В. Я., Николаевская М. А. 1953. Исследования по разложению органических остатков под влиянием грибов и бактерий в дубравах, степях и полезащитных полосах.— Труды Бот. ин-та АН СССР, серия 2, № 8.
- Частухин В. Я. и Николаевская М. А. 1962. Взаимоотношения между микроорганизмами, разлагающими растительные остатки, в комплексных культурах.— Уч. зап. ЛГУ, № 313, серия биол. наук, вып. 49.
- Чекановская О. В. 1960. Дождевые черви и почвообразование. М., Изд-во АН СССР.
- Челядинова А. И. 1941. Количество и характер развития хвои в сосновом насаждении.— Труды ВНИИЛХ, вып. 21.
- Чернобривенко С. И. 1956. Биологическая роль растительных выделений и межвидовые взаимоотношения в смешанных посевах. М., Изд-во «Сов. наука».
- Чернов Ю. И. 1961. К изучению животного населения почв арктических тундр Якутии.— Зоол. журн., 10, вып. 3.
- Четыркин В. М. 1960. Средняя Азия. Опыт комплексной географической характеристики и районирования. Ташкент, Изд. Средн.-Азиатск. ун-та.
- Чистяков Ф. М. и Бочарова З. З. 1938. Влияние низких температур на развитие плесневых грибов.— Микробиология, 7, вып. 7.
- Чистяков Ф. М. и Носкова Г. Л. 1938. Влияние низких температур на развитие бактерий и дрожжей.— Микробиология, 7, вып. 5.
- Чугай Н. С. 1960. Фитоклиматические особенности искусственных лесов степной зоны Украины. В сб.: «Искусственные леса степной зоны Украины». Харьков

- Чижов Б. А. 1940. К вопросу об использовании питательных веществ из сухой почвы.— Изв. АН СССР, серия биол., № 4.
- Шалыт М. С. 1950. Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитогенозов.— Геоботаника, 6. М., Изд-во АН СССР.
- Шапошников Ф. Д. 1949. О связях между кедром и животными горной тайги Алтая.— Научно-метод. зап. Главн. упр. по заповедникам, вып. 12.
- Шарапов Н. И. 1954. Химизм растений и климат, М., Изд-во АН СССР.
- Шемаханова Н. М. 1955а. Применение меченых атомов при изучении микотрофии растений. В сб.: «Изотопы в микробиологии». М., Изд-во АН СССР.
- Шемаханова Н. М. 1955б. Значение микоризы для семян сосны и дуба.— Труды конференции по микотрофии растений. М., Изд-во АН СССР.
- Шемаханова Н. М. 1962. Микотрофия древесных пород. М., Изд-во АН СССР.
- Шенников А. П. 1939. Экспериментальное изучение взаимоотношений между растениями. Юбилейный сборник «Академику В. Л. Комарову». М., Изд-во АН СССР.
- Шенников А. П. 1941. Луговедение. М., Изд-во «Сов. наука».
- Шенников А. П. 1942. Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении.— Журн. общ. биол., 3, № 5—6.
- Шенников А. П. 1948. Географический и биологический методы в геоботанике.— Бот. журн., 33, № 1.
- Шенников А. П. 1950. Экология растений. М., Изд-во «Сов. наука».
- Шестакова В. А. 1962. Применение азотобактерина в питомниках.— Лесное хоз., № 5.
- Шиврина А. Н. 1961. К вопросу о качественном составе гуминоподобных соединений, образуемых дереворазрушающими грибами. В сб.: «Комплексное изучение физиологически активных веществ низших растений АН СССР». М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Шилова Е. И. 1950. О численном составе и массе безпозвоночных подзолистых почв.— Вестн. ЛГУ, № 1.
- Шилова Е. И. 1951. К биологической характеристике профиля подзолистой почвы.— Почвоведение, № 9.
- Шиперович В. Я. 1936. Лесная зоология. М., Гослестехиздат.
- Шиперович В. Я. 1937. Почвенная фауна в различных типах леса.— Зоол. журн., 16, вып. 2.
- Шишков И. И. 1953. Корневые системы ели и их значение в практике лесного хозяйства.— Труды Лесотехн. академии им. Кирова, № 71.
- Шмальгаузен В. И. 1961. К экологии мышевидных грызунов хвойно-широколиственного леса.— Сообщ. Лаборатории лесоведения, вып. 3.
- Шмальгаузен И. И. 1946. Факторы эволюции. М., Изд-во АН СССР.
- Шмальгаузен И. И. 1958а. Контроль и регуляция в эволюции.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 63, № 5.
- Шмальгаузен И. И. 1958б. Регулирующие механизмы эволюции.— Зоол. журн., 37, вып. 9.
- Шмальгаузен И. И. 1959. Количество фенотипической информации и скорость естественного отбора. Тезисы докл. 2-го совещ. по применению мат. методов в биологии. Изд-во ЛГУ.
- Шмальгаузен И. И. 1960. Основы эволюционного прогресса в свете кибернетики.— Проблемы кибернетики, вып. 4.
- Шмальгаузен И. И. 1961. Интеграция биологических систем и их саморегуляция.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 16, № 5.
- Штейнхауз Э. 1952. Патология насекомых. М., ИЛ.
- Шубин В. И., Попов Л. В. 1959. Исследование по вопросу агротехники лесных культур на концентрированных вырубках в южной Карелии.— Труды Карельск. филиала АН СССР, 16.
- Шумаков В. С. 1941. Динамика разложения растительных остатков и взаимодействие продуктов их разложения с лесной почвой.— Труды ВНИИЛХ, вып. 24.
- Шумаков В. С. 1948. О причинах, задерживающих нитрификацию в лесных почвах.— Почвоведение, № 4.
- Шумаков В. С. 1949. Форма корневой системы дуба в связи с условиями произрастания.— Лесное хоз., № 9.
- Шумаков В. С. 1958. Принципы классификации номенклатуры и картирования лесных подстилок. Сборник работ по лесному хозяйству, вып. 35. М., Гослесбумиздат.
- Шумаков В. С. 1963. Типы лесных культур и плодородие почв. М., Гослесбумиздат.
- Шумаков Е. А. 1954. Некоторые результаты фитопатологических исследований.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 7.
- Щербатов Д. И. 1963. Об особенностях современного состояния и тенденциях развития наук о Земле. В сб.: «Взаимодействие наук при изучении Земли». М., Изд-во АН СССР.
- Эглите А. К. 1958. Труднорастворимые минералы и органические вещества в качестве источника питания микоризных грибов.— Труды Ин-та микробиологии АН Латв. ССР, 2, вып. 7.

- Эглите А. К., Якобсон З. А. 1961. Соотношение между микробиологическими процессами в почве и продуктивностью насаждений на песчаных почвах.— Труды Ин-та Лесохозяйственных проблем и химии древесины АН Латв. ССР, 22
- Эдельман Н. М. 1956. Биология непарного шелкопряда в условиях Кубинского района Азербайджанск. ССР.— Зоол. журн., 35, № 4.
- Эдельман Н. М. 1963. Возрастные изменения физиологического состояния личинок некоторых древоядных насекомых в связи с условиями их питания.— Энтомол. обозрение, 42, № 1.
- Эдельштейн В. И. 1946. Площадь питания как одно из условий высокого урожая овощных культур. Тезисы докл. юбилейной научн. конф. Моск. с.-х. академии им. К. А. Тимирязева. М., Сельхозгиз.
- Эйтинген Г. Р. 1918. Влияние густоты древостоя на рост насаждения.— Лесн. журн., вып. 6—8.
- Эйтинген Г. Р. 1925. Индивидуальная сила роста древесных пород.— Труды по лесному опытному делу, вып. 8.
- Элтон Ч. 1934. Экология животных. М., Биомедгиз.
- Элтон Ч. 1960. Экология нашествий животных и растений. Пер. с англ. М., ИЛ.
- Эрперт С. Д. 1962. Расход влаги на транспирацию вязом мелколиственным в условиях оптимальной влагообеспеченности в Северо-Западном Прикаспии. Физиология древесных растений. В сб.: «К 90-летию Л. А. Иванова». М., Изд-во АН СССР.
- Эшби У. Р. 1959. Введение в кибернетику. М., ИЛ.
- Эшби У. Р. 1962. Конструкция мозга. М., ИЛ.
- Юнаш Г. Г. 1940. Возобновление дуба в Шиповом лесу.— Лесное хоз., № 10.
- Юновидов А. П. 1951. Срастание корневых систем в лесу.— Агробиология, № 4.
- Юргенсон П. Б. 1959. Плотность населения копытных и ее нормирование.— Собр. общ. Ин-та леса АН СССР, вып. 13.
- Юрина Е. В. 1957. Фотосинтез древесных пород в условиях достаточного и недостаточного увлажнения.— Физиология растений, 4, вып. 1.
- Юрина Е. В., Жмур Д. Г. 1962. Измерение физиологической радиации в насаждениях различной полноты и состава. В сб.: «Физиология древесных растений». М., Изд-во АН СССР.
- Яблонский С. В. 1959. Основные понятия кибернетики.— Проблемы кибернетики, вып. 2.
- Ярошенко Г. Д. 1929. Сосна и дуб в Армении. Ереван.
- Ярошенко Г. Д. 1953. Основы учения о растительном покрове. Изд. 2. М., Географгиз.
- Ярошенко П. Д. 1961. Геоботаника. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Яхонтов И. А. 1909. Развитие соснового подростка под пологом старых насаждений.— Труды по лесному опытному делу в России, вып. 20.
- Ячевский А. А. 1933. Основы микологии. М.
- Aaltonen V. T. 1926. On the space arrangement of trees and root competition.— J. Forestry, 24.
- Aaltonen V. T. 1942. Einige Vegetationsversuche mit Baumpflanzen.— Acta forest. fennica, 50.
- Aaltonen V. T. 1948. Boden und Wald. Berlin und Hamburg.
- Achby K. R. 1959. Prevention of regeneration of woodland by field mice and voles.— Quart. J. Forestry, N 3.
- Adlung K. G. 1957. Zur Anlockung des Schwammspinners (*Lymantria dispar* L.) an seine Wirtspflanzen.— Z. angew. Zool., 44, H. 1.
- Aichinger E. 1933. Vegetationskunde der Karawanken. Jena.
- Aichinger E. 1951. Vegetationsentwicklungstypen als Grundlage unserer land- und forstwirtschaftlichen Arbeit.— Angew. Pflanzensoziologie, H. 1. Wien.
- Aichinger E. 1960. Können wir eine gemeinsame Plattform für die verschiedenen Schulen in der Waldtypenklassifikation finden? Forest types and forest ecosystems during the IX Internat. Bot. Congr. Montreal, 1959.— Silva Fennica, N 105.
- Al-Asawi A. F. a. Norris D. M. 1959. Experimental prevention of bark beetle transmission of *Ceratocystis ulmi* (Buis.) Moreau with the systemic insecticide Chipman R-6199.— J. Econ. Entomol., 52, N 5.
- Allee W., Park O. et al. 1949. Principles of animal ecology. Philadelphia and London.
- Anderson J. M. a. Fisher K. G. 1956. Repellency and host specificity in the white pine weevil.— Physiol. Zool., 29, № 4.
- Anstett A. 1951. Sur l'activation microbiologique des phénomènes d'humification.— Compt. rend. Acad. agric. France, 37, Paris.
- Arens K. 1934. Die kutikuläre Exkretion des Laubblätters.— Jahrb. wiss. Bot., 80.
- Arnborg T. 1960. Can we find a common platform for different schools of forest type classification.— Silva fennica, N 105.
- Arthur A. P. 1962. Influence of host tree on abundance of *Itoplectis conquisitor*...— Canad. Entomologist, 94, N 4.

- Atger P. et Chastang S. 1961. Conservations du pouvoir infectieux des polyèdres cytoplasmiques de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff.—Physiatr.-phytopharmac., 10, N 4.
- Auer Ch. 1961. Ergebnisse zwölfjähriger quantitativer Untersuchungen des Populationsbewegung des grauen Lärchenwicklers *Zeiraphera griseana* Hübner (-*diniana* Guénéé) im Oberengadin (1959/1960).—Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen, 37, N 3.
- Balch R. E. 1958. Control of forest insects.—Annual Rev. Entomol., 3.
- Balogh J. 1959. Über die Bedeutung der Collembolen und Milben in der Zoozönose der ungarischen Waldtypen.—Zbl. Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankh. und Hyg., Abt. 2, 112, N 1—5.
- Baltensweiler W. 1962. Die zyklischen Massenvermehrungen des grauen Lärchenwicklers (*Zeiraphera griseana* Hb.) in den Alpen.—Verhandl. XI Internat. Kongr. Entomol., 1960, 2.
- Barley K. P. a. Jennings A. C. 1959. Earthworms and soil fertility. III. The influence of earthworms on the availability of nitrogen.—Austral. J. Agric. Res., 10, N 3.
- Barney C. W. 1947. A study of some factors affecting root of growth of loblolly pine trees. D. Dune Univ. School of Forestry.
- Bartlova D., Kozderkova V. a. Venclikova E. 1955. Vplyv Kotlikového hospodarstvi na zmenu pudni mikroflory.—Rostlinna vyroba, R-28, 3—4.
- Bautz E. 1953. Einwirkung verschiedener Bodentypen und Bodenextrakte auf die Keimung von *Picea excelsa*.—Z—Bot., 41.
- Becker Gyllemat. 1951. Sur les toxines racinaires des soil incultes.—C. r. Acad. sci., 232.
- Bennett Wm. H. 1958. The Texas leaf-cutting out. Forest Pest Leaflet. U. S. Dept. Agric., № 23.
- Benz G. 1962. Untersuchungen über die Pathogenität eines Granulosis-Virus des grauen Lärchenwicklers — *Zeiraphera diniana*.—Agron. glasnik, 12, N 5—7.
- Bergold G. H. 1953. Insect viruses. In: Advances in Virus Research, v. 1. N. Y.
- Bernat I. a. Novotna V. 1955. Vplyv presvetlenia porastu.—Rostl. Vyroba. R. 23, c. 3—4.
- Bernat I. 1955. Vplyv smrekového porastu a porastu cerveneho smreka na mikrobiologické pomery v pôde.—Rostlinna vyroba, R-28, c. 3—4.
- Bevan D. 1958. Some aspects of forest entomology.—Biol. and Human Affairs, 24, N 1.
- Birch, Clark. 1953. Forest soil as an ecological community with special reference to the fauna.—Quart. Rev. Biol., 28, N 1.
- Bjegovic S. 1963. Laboratorijsko ispitivanje redukcione moci i nekih biosloških osobina jainih parazita gubara.—Arhiv poljoprivredne nauke, 16, N 51.
- Bjorkman E. 1942. Über die Bedingungen der Mykorrhizaabbildung die Kiefer und Fichte. Symb. bot. Upsaliens. 6 (2).
- Bjorkman E. 1944. Forest planting and soil biology. Svenska skogsvårsvärens tidskr., 42.
- Bjorkman E. 1944—1945. On the influence of light on the height-growth of pine plants on pine-heaths in Norrland.—Medd. Statens skogsforsöksanstalt, h. 34.
- Bjorkman E. 1956. Über die Natur der Mykorrhizabbildung unter besonderer Berücksichtigung der Waldbäume und die Anwendung in der forstlichen Praxis.—Forstwiss. Zbl., 75, N 9—10.
- Blackman G. E. a. Black J. N. 1959. Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment, II. The role of the light factor in limiting growth.—Ann. Bot., 23.
- Blackmann F. 1905. Optima and limiting factors.—Ann. Bot., 19, N 7.
- Blancmeister J., Kienitz E. u. a. 1963. Der Wald und die Forstwirtschaft. Berlin.
- Bode H. R. 1940. Über die Blattausscheidungen des Wermuts und ihre Wirkungen auf anderer Pflanzen.—Planta, 30.
- Bodenheimer F. S. 1938. Problems of animal biology. Oxford Univ. Press.
- Bond I. 1941. Symbiosis of leguminous plants and nodule bacteria.—Ann. Bot., N 3.
- Bonner J. 1950. The role of toxic substances in the interactions of higher plants.—Bot. Rev., 16, N 1.
- Bonner J. a. Galston A. W. 1944. Toxic substances from the culture media of quayule which may inhibit growth.—Bot. Gaz., 106.
- Bornebusch C. H. 1930. The fauna of forest soil.—Forstl. forsögsväsen Dänemark, 11, H. 1. Kopenhagen.
- Bornebusch C. 1932. Das Tierleben der Waldböden.—Forstwiss. Zbl., 54, H. 8.
- Börner H. 1955. Untersuchungen über phenolische Verbindungen aus Getreidestroh und Getreiderückständen.—Naturwissenschaften, 42, H. 21.
- Börner H. 1958. Untersuchungen über den Abbau von Phlorizin in Boden. Ein Beitrag zur Problem der Bodenmüdigkeit bei Obstgehölzen.—Naturwissenschaften, 45, № 6.

- Börner H. 1958. Experimentelle Untersuchungen zum Problem der gegenseitigen Beeinflussung von Kulturpflanzen und Unkräutern.— Biol. Zbl., 77.
- Börner H. 1959. The apple replant problem. I. The excretion of phlorizin from apple root residues.— Contribs Boyce Thomson Inst., 20.
- Börner H. 1960a. Über die Bedeutung gegenseitiger Beeinflussung von Pflanzen in landwirtschaftlichen und forstlichen Kulturen.— Angew. Bot., 34, H. 3/4.
- Börner H. 1960b. Experimentelle Untersuchungen über die Bodenmüdigkeit beim Apfel (*Pyrus Malus L.*).— Beitr. Biol. Pflanze, 36.
- Börner H. 1962. Fragen einer gegenseitigen Beeinflussung höherer Pflanzen.— Naturwiss. Rundschau B, 14, H. 7.
- Börner H., Martin P., Clauss H. u. Rademacher B. 1959. Experimentelle Untersuchungen zum Problem der Bodenmüdigkeit am Beispiele von Zein und Roggen.— Z. Pflanzenkrakh. und Pflanzenschutz, 66 H. 11/12.
- Boswell I. G. 1956. Decay of Plant litter.— Nature, 178, № 4547.
- Bovey P. et Maksymov J. K. 1959. Le problème des races biologiques chez la Tordeuse grise du Méléze *Zeiraphera griseana* (Hb.). Note prelim. Vierteljahrsschr. naturforsch. Ges. Zürich, 104, Juni.
- Boysen-Jensen P. 1932. Die Stoffproduktion der Pflanzen. Jena.
- Braun-Blanquet J. 1951. Pflanzensoziologie, 2 Aufl. Wien.
- Brauns A. 1953. Ist die Förderung ökologischer Untersuchungen «indifferenter» und «wirtschaftlich kaum beachtenswerter» Insektenarten wirtschaftlich vertretbar?— Anz. Schädlingskunde, 26, N 8.
- Brinkman M. 1956. Von der Begleitbewelt in Reihewäldern. Ornithol. Mtt., 8, № 5.
- Bronsart H. 1949. Der heutige Stand unseres Wissens von der Bodenmüdigkeit.— Z. Pflanzenernährung, 45, N 90.
- Brown C. E. 1963. Damage to spruce by the spruce budworm. Rept Canada Dept Forestry., 19, N 2.
- Bruns H. 1955. Fortschritte im forstlichen Vogelschutz.— Anz. Schädlingskunde, 28, N 4.
- Brüsenwitz G. 1959. Untersuchungen über den Einfluss des Regenwurms auf Zahl, Art und Leistungen von Mikroorganismen im Boden.— Naturwissenschaften, 46, H. 4.
- Bublitz W. 1952. Über organische Hemstoffe und ihre Wirkung auf Rohhumus.— Forstarchiv, 30, N 6.
- Bublitz W. 1953. Über die keimhemmende Wirkung der Fichtenstreu.— Naturwissenschaften, 40, N 9.
- Bublitz W. 1954. Über keimhemmende und antibakterielle Substanzen im Bodenwasser der Fichtenstreu.— Naturwissenschaften, 42, H. 21.
- Bucher G. E. 1953. Biotic factors of control of the European Fir Budworm, *Choristoneura murinana* (Hbn.) (N. Comb.), in Europe.— Canad. J., Agric. Sci., 33, N 5.
- Büttner H. 1956. Die Beeinträchtigung von Raupen einiger Forstschädlinge durch mineralische Düngung der Futterpflanzen.— Naturwissenschaften, 43, N 19.
- Büttner H. 1959. Über die Auswirkung von Düngemassnahmen auf forstliche Schadinsekten.— Naturwissenschaften, 46, N 20.
- Büttner H. 1961. Der Einfluss von Düngemass nehmen auf forstliche Schadinsekten durch Veränderung der Nahrungsqualität ihrer Wirtspflanzen. Meded. Landbouwhogeschool, Cent., 26, N 3.
- Cajander A. K. 1925. Der gegenseitige Kampf in der Pflanzenwelt.— Veroff. geobot. Inst. Rübél, 3.
- Callahan R. Z. 1955. Sapwood moisture associated with galleries of *Dendroctonus valens*.— J. Forestry, 53, N 12.
- Capek M. 1962a. Über den Einfluß des Kahlfraßes von *Zeiraphera dimiana* Guen. auf den jährlichen Zuwachs der Fichte.— Schweiz. Z. Forstwesen, 113, N 11.
- Capek M. 1962b. Synparasitische Beziehungen der Tannenlepidopteren in der Slowakei.— Verhandl. XI Internat. Kongr. Entomol., 1960, 2.
- Carter W. 1961. Ecological aspects of plant virus transmission.— Annual Rev. Entomol., 6.
- Chararas C. 1959a. Relations entre la pression osmotique des conifères et leur attaque par les Scolytidae.— Rev. pathol. végét. et entomol. agric. France, 38, N 4.
- Chararas C. 1959b. Précisions sur l'efficacité des arbres-pièges en fonction des particularités biologique des scolytides.— Rev. forest. franç., N 8—9.
- Chararas C. 1960a. L'attractivité exercée par *Fraxinus excelsior L.* à l'égard de *Leperesinus fraxini* Panz. (Coléoptère Scolytidae) et les modifications physiologiques de la plante-hôte.— C. r. Acad. sci., 250, N 23.
- Chararas C. 1960b. Recherches sur la biologie de *Pityogenes chalcographus L.*— Schweiz. Z. Forstwesen, 111, N 1, N 2.
- Chararas C. 1961. Recherches sur la spécificité de *Xyloterus lineatus Ol.*— C. r. Acad. sci., 252, N 4.
- Chararas C. 1962. Relations entre les variations de la pression osmotique des conifères et l'extension des coléoptères Scolytidae.— Verhandl. XI Internat. Kongr. Entomol., 1960, 2.

- Chararas C. et Berton A. 1961. Nouvelle méthode d'analyse des exhalaisons terpénique de *Pinus maritima* et comportements de *Blastophagus piniperda*.— Rev. pathol. végét. et entomol. agric. France, 40, N 4.
- Chararas C. et Dechamps P. 1962. Le chimiotropisme chez les Scolytidae et le rôle des substances terpéniques.— Verhandl. XI Internat. Kongr. Entomol., 1960, B. 2.
- Chararas C., Desveaux R. et Kogane-Charles M. 1960. Relations entre l'installation des coléoptères Scolytidae et la teneur des conifères en glucides solubles et en acides organiques hydrosolubles libre.— C. r. Acad. sci., 250, N 5.
- Chase F. E. a. Barker C. A. 1954. A comparison of microbial activity in an Ontario forest soil under pine, hemlock and maple cover.— Canad. J. Microbiol., 1.
- Chilson E. 1955. Economical aspect of livestock-big game relationships as viewed by a livestock producer.— J. Range Manag., 4.
- Clark R. C. a. Brown N. R. 1962. Studies of predators of the balsam woolly aphid, *Adelges piceae* (Ratz.) (Homoptera-Adelgidae). XI. *Cremifania nigrocellulata* Cz. (Diptera-Chamaemyiidae), an introduced predator in Eastern Canada.— Canad. Entomologist, 94, N 11.
- Clarke G. L. 1954. Elements of ecology. N. Y.— London.
- Clements F. E. 1916. Plant succession: an analysis of the developments of vegetation.— Carnegie Inst. Publ., 242.
- Clements F. E. 1936. Nature and structure of the climax.— J. Ecol., 24.
- Clements F. E., Weaver J. E. a. Hanson H. C. 1929. Plant completion. Carnegie Inst. Publ., 398.
- Coaldrake J. E. 1961. The ecosystem of the coastal lowlands («Wallum») of Southern Queensland. Bull. Commonwealth Scient. and Industr. Res. Organization, Australia, N° 283.
- Collins S. 1961. Benefits to understory from canopy defoliation, by gypsy moth larvae.— Ecology, 42, N 4.
- Collison R. S. 1935. Lysimeter investigations. V. Water movement, soil temperatures and root activity under apple-trees.— Agric. Exptl Techn. Bull., 237, N 4.
- Cook F. D. a. Lochhead A. G. 1959. Growth factor relationships of soil microorganisms as effected by proximity to the plant root.— Canad. J. Mikrobiol., 5, N 4.
- Corbet A. S. 1934. The bacterial numbers in the soil of the Malay peninsula.— Soil Sci., 38.
- Caurtois J. E., Chararas C. et Charitos N. 1960. Recherches sur les possibilités d'attaque de *Pseudotsuga douglasii* par *Ips typographus* L.— C. r. Acad. sci., 251, N 5.
- Craib I. J. 1929. Some aspects of soil moisture in forests.— Bull. Yale Univ. School. Forest, 25.
- Crider P. S. 1945. Winter root growth of plants.— Science, 68, N 5.
- Cringan A. 1958. Influence of forest fires and fire protection on wildlife.— Forestry Chronicle, 34, N 1.
- Czapek Fr. 1924. Biochemie der Pflanzen, Bd. 1—3. 3. Aufl., Jena.
- Dansereau P. 1960. A combined structural and floristic approach to the definition of forest ecosystem.— Sylva fennica, N 105.
- Daxer H. 1934. Über der Assimilationsökologie der Waldbodenflora.— Jahrb. wiss. Bot., 80, N 1.
- Day G. M. 1950. Influence of earthworms on soil microorganismus.— Soil Sci., 69.
- De Candolle A. P. 1832. Physiologie végétale, v. III. Paris.
- De Candolle A. P. 1913. Théorie élémentaire de la botanique. Paris.
- De Leon D. 1954. Is host condition the cause of insect outbreaks?— J. Forestry, 52, N 3.
- Delfs Sorgen. 1955. Die Niederschlagszurückhaltung im Walde. Koblenz.
- Dengler A. 1935. Waldbau auf ökologischer Grundlage. 2. Aufl. Berlin.
- Dobbs C. G. a. Hinson W. 1953. A. widespread fungistasis in soils.— Nature, 172, 4370.
- Drift J. 1949. De bodemfauna in onze bossen.— Nederl. Boschbouw tijdschr., 21.
- Drift J. 1951. Analysis of the animal community in a beach forest floor.— Tijdschr. entomol., 94.
- Drift J. 1959. Field studies on the surface fauna of forests.— Meded. Inst. toegep. biol. indenz. natuur, N 41.
- Drift J. a. Witkamp M. 1960. The significance of the breakdown of oak litter by *Enocyla pusilla* Burm.— Arch. néerl. zool., 13, N 4.
- Drooz A. T. 1961. *Mesoleius tenthredinis* Morl. in Pennsylvania and Michigan.— Canad. Entomologist, 93, N 9.
- Duchaufour Ph. et Rousseau Z.— J. 1959. Les phénomènes d'intoxication des plantules de résineux par de manganèse dans les humus forestriers.— Rev. forest. franç., N 2.
- Dudich E., Balogh I. u. Loksa I. 1952. Produktionsbiologische Untersuchungen über die Arthropoden der Waldboden.— Acta biol. Acad. scient. hung., 3, N 3.
- Duncan D. P. a. Hodson A. C. 1958. Influence of the forest tent caterpillar upon the aspen forests of Minnesota.— Forest Sci., 4, N 1.

- Dunger W. 1958a. Über die Zersetzung der Laubstreu durch die Boden-Makrofauna im Auenwald.— Zool. Jahrb., Abt. Syst. 86, H. 1/2.
- Dunger W. 1958b. Über die Veränderung des Fallaubes im Darm von Bodentieren.— Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde, 82 (127), H. 2/3.
- Dunger W. 1960. Zu einigen Fragen der Leistung der Bodentiere bei der Umsetzung organischer Substanz.— Zbl. Bakteriell., Parasitenkunde, Infektionskrankh. und Hyg. Abt. 2, 113, N 11—15.
- Duvigneaud P. 1962. Ecosystèmes et biosphère. L'écologie. Science modern synthèse, 11, Belge.
- Eberhardt F. 1954. Ausscheidung einer organischen Verbindung aus den Wurzeln des Hafers (*Avena sativa* L.).— Naturwissenschaften, 41.
- Eberhardt F. 1955. Über fluoreszierende Verbindungen in der Wurzel des Hafers. Ein Beitr. zum Problem der Wurzel Ausscheidungen.— Z. Bot., 43.
- Eberhardt F. u. Martin P. 1957. Das Problem der Wurzel Ausscheidungen und seine Bedeutung für die gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen.— Z. Pflanzenkrankh. und Pflanzensch., 64, H. 4.
- Ehwald E. 1957. Über den Nährstoffkreislauf des Waldes. Leipzig.
- Ehwald E., Grunert F., Schulz W. u. Vetterlein E. 1961. Zur Ökologie von Kiefern-Buchen-Mischbeständen.— Arch. Forstwesen, 10, H. 4—6.
- Eidmann F. E. 1943. Untersuchungen über die Wurzelatmung und Transpiration unserer Hauptholzarten.— Schiftenreihe H. Göring Akad. Dtsch. Forstwiss., 5.
- Eidmann F. E. 1950. Investigations on root respirations on 15 European tree species characterising their pioneer quality in virgin. soils. — Proc. III World Forestry Congr. Helsinki, 1950.
- Eidmann H. 1949. Das Problem der Indifferenz.— Naturwissenschaften, 36, N 9.
- Ellenberg H. 1950. Kausale Pflanzensoziologie auf physiologischer Grundlage.— Ber. Dtsch. bot. Ges., 63.
- Ellenberg H. 1953. Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenart.— Ber. Dtsch. bot. Ges., 65.
- Ellenberg H. 1954a. Über einige Probleme der kausalen Vegetationskunde.— Vegetatio, 5—6.
- Ellenberg H. 1954b. Über einige Fortschritte des kausalen Vegetationskunde.— Vegetatio, 8.
- Ellenberg H. 1958. Über die Beziehungen zwischen Pflanzengesellschaft, Standort, Bodenprofil und Bodentyp. Angewandte Pflanzensociologie, H. 15.
- Ellenberg H. 1964. Vegetation Mitteleuropas in kausaler, dynamischer und historischer Sicht. Stuttgart.
- Elton C. 1927. Animal ecology. N. Y.
- Engelmann M. D. 1961. The role of soil arthropods in the energetics of an old field community.— Ecol. Monographs, 31, № 3.
- Escherich K. 1940—1941. Die Forstinsekten Mitteleuropas, Bd. 5. Berlin.
- Esenther G. R., Allen T. C., Casida J. E. a. Shenefelt R. D. 1961. Termite attractant from fungus-infected wood.— Science, 134, № 3471, 50.
- Fabricius L. 1927. Der Einfluss des Wurzelwettbewerb und Lichtentzug des Schirmstandes und den Jungwuchs.— Forstwiss. Cbl., 62.
- Fabricius L. 1929. Neue Versuche zu Feststellung des Einflusses von Wurzellwettbewerb und Lichtentzug des Schirmstandes auf den Jungwuchs.— Fortwiss. Cbl., 51.
- Feher D. 1933. Untersuchungen über die Microbiologie des Waldbodens. Berlin.
- Feher D. u. Frank M. 1937. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur und des Wassergehaltes auf die Tätigkeit der Mikroorganismen des Bodens.— Arch. Mikrobiol., 8.
- Fenton G. R. 1947. The soil fauna: with special reference to the ecosystem of forest soil.— J. Animal Ecol., 16.
- Forbes S. A. 1887. The lake as a microcosm.— Bull. Soc. A. Peoria.
- Fosberg E. R. 1959. Bodenzologie als Grundlage der Bodenpflege. Berlin.
- Francke-Grossmann H. 1953. Lassen sich schädlingresistente Wälder erziehen! — Umschau, 53, N 18.
- Francke-Grossmann H. 1963. Some new aspects in forest entomology.— Annual Rev. Entomol., 8.
- Frank A. B. 1888. Ueber die physiologische Bedeutung der Mycorrhizen.— Ber. Dtsch. bot. Ges., 6.
- Franz H. 1950. Bodenzologie als Grundlage der Bodenpflege, Berlin.
- Franz H. 1955. Die Bedeutung der Kleintiere für die Humusbildung.— Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde, 69, H. 1—3.
- Frenzel B. 1957. Zur Abgabe von Aminosäuren und Amiden an das Nährmedium durch die Wurzeln von Heleantus.— Planta, 49.
- Frercks W. 1954. Die Bodenatmung als Mittel zur Erfassung der Mikroorganismen-tätigkeit in Moor und Heides und Böden.— Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde, 66, N 1, S. 39.
- Fricke K. 1904. «Licht und Schattenholzarten», ein wissenschaftlich nicht begründetes Dogma.— Zbl. Forstwesen, 30.

- Friend W. C. 1958. Nutritional requirements of phytophagous insects.— *Annual Rev Entomol.*, 3.
- Führer E. 1963. Studien über den Fichtennestwickler *Epiblema (Epinotia) tedella* Cl. in Deutschland.— *Anz. Schändlingskunde*, 36, N 8.
- Furr J. R. a. Reeve J. O. 1945. Range of soil moisture percentage through which plants undergo permanent wilting in some soils from semiarid irrigated areas.— *J. Agric. Res.*, 71, N 4.
- Gabrielsen E. 1960. Beleuchtungsstärke und Photosynthese. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. 5, T. 2, Berlin.
- Gams H. 1918. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung.— *Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich*, 63.
- Gams H. 1961. Erfassung und Darstellung mehrdimensionaler Verwandtschaftsbeziehungen von Sippen und Zebeugemeinschaften.— *Ber. geobot. Inst. Rubel*, H. 32, 1960, Zürich.
- Garfinkel D. 1962. Digital computer simulation of ecological systems.— *Nature*, 194.
- Gauss R. 1960. Über Nahrungspflanzen-Wechsel bei Insekten.— *Z. angew. Entomol.*, 45, N 3.
- Geiger R. 1942. Das Klima der bodennahen Luftschicht. Aufl. 2. Braunschweig.
- Georgescu C. C., Nitu Ch., Tutunaru V. 1960. Cercetari asupra circulatiei apei la molizii defoliati de *Lymantria monacha* L. In: «*Probl. actuale biol. si stiinte agric.*», Bucuresti. Acad. RPR.
- Gere G. 1956. The examination of the feeding biology and the humification function of Diplopoda and Isopoda.— *Acta biol. hung.*, 6.
- Gessner F. 1960. Die Assimilationsbedingungen im tropischen Regenwald. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. 5, T. 2, Berlin.
- Ghent A. W. 1958. Studies of regeneration in forest stands devastated by the spruce budworm. II. Age, height, growth, and related studies of balsam fir seedlings.— *Forest Sci.*, 4, N 2.
- Gilbert O. a. Bockock K. L. 1960. Changes in leaf litter when placed on the surface of soils with contrasting, humus types. II. Changes in the nitrogen content of oak and ash leaf litter.— *J. Soil Sci.*, 11, № 1.
- Göethe R. 1895. Einige Beobachtungen über Regenwürmer und deren Bedeutung für das Wachstum der Wurzeln.— *Jahrb. nassauisch. Verein Naturkunde*, 48, Wiesbaden.
- Goetlieb S. a. Pelszar M. I. Microbiological aspects of lignin degradation — *Bacteriol. Rev.*, 15, N 2.
- Golley F. B. 1960. An index to the rate of cellulose decomposition in the soil.— *Ecology*, 41, № 3.
- Graham A. K. 1949. 79-th Annual Rept Entomol. Soc. Ontario.
- Greaves I. E. a. Carter E. G. 1920. Influence of moisture on the bacterial activities of the soil.— *Soil Sci.*, 10, N 5.
- Greenland D. J. a. Kowal J. M. L. 1960. Nutrient content of the moist tropical forest of Ghana.— *Plant and Soil*, XII, N 2.
- Grümmer G. 1955. Gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen. Allelopathic. Jena.
- Grümmer G. 1961. The role of toxic substances in the interrelationships between higher plants — *Sympos. Soc. Exptl Biol.*, 15.
- Hadorn Ch. 1933. Recherches sur la morphologie, les stades évolutifs et l'hivernage du bostryche liseré (*Xyloterus lineatus* Oliv.). Berne.
- Halliday W. E. D. 1937. A forest classification for Canada.— *Forest Service Bull.*, 89, Ottawa.
- Harley J. L. 1937. Ecological observations on the mycorrhiza of beech.— *J. Ecol.*, 25.
- Harley J. L. 1952. Associations between micro-organisms and higher plants (Mycorrhiza).— *Annual Rev. Microbiol.*, N 6.
- Harly I. L. a. Brierley I. K. 1955. The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. VII. Active transport of P³² from fungus to host during uptake of phosphate from solution.— *New Phytologist*, 54.
- Harley I. L. 1959. The biology of mycorrhiza. London.
- Harper J. L. Approaches to the study of plant competition.— *Sympos. Soc. Exptl Biol.*, 15.
- Härtel O. 1959. Der Erwerb von Wasser und Mineralstoffen bei Hemiparasiten. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. XI.
- Hartmann F. 1960. Vorläufige Ergebnisse einiger Waldkalkungsversuche in Österreich.— *Allgem. Forstzeitung*, 71, N 3—4.
- Haynes D. L. a. Butcher J. W. 1962. Studies on host preference and its influence on European pine shoot moth success and development.— *Canad. Entomologist*, 94, N 7.
- Hatch A. B. 1936. The role mycorrhizae in afforestation.— *J. Forestry*, 34, N 1.
- Henson W. R. 1960. Weather and insect epidemics.— *Rept. Fifth. World Forestry Congr. Seattle, USA.*
- Henson W. R. a. Stark R. W. 1959. The description of insect numbers.— *J. Econ. Entomol.*, 52, № 5.
- Hesse G., Kauth H., Wächter R. 1955. Frasslockstoffe beim Fichtenrüsselkäfer *Hylobius abietis*.— *Z. angew. Entomol.*, 37, N 2.

- Hesselman H. 1916—1917. On the effect of our regeneration measures on the formation of salpêtre in the ground and its importance in the regeneration of coniferous forests.—Medd. Statens skogsförsöksanst., 2, h. 13—14.
- Hesselman H. 1926. Studien über die Humusdecken des Nadelwaldes, ihre Eigenschaften und deren Abhängigkeit vom Waldbau.—Medd. Statens Skogsforsöksinst., h. 22, N 5.
- Hills G. A. 1959. A ready reference to the description of the land of Ontario and its productivity. Canada.
- Hills G. A. 1960. Comparison of forest ecosystems (vegetation and soil) in different climatic zones.—*Silva fennica*, N 105.
- Hills G. A. 1952. The classification and evaluation of site for forestry. Ontario Dept. Lands and Forests. Res. Rept N 24.
- Hiltner L. 1904. Über neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiete der Bodenbakteriologie und unter besonderer Berücksichtigung der Grundungung und Branche.—Ztrbl. Bacteriol. II, 14.
- Hinze G. 1950. Der Biber. Körperbau und Lebensweise. Verbreitung und Geschichte. Berlin.
- Hirschmann W. 1954. Das Lückensystem der Bäume — ein wenig beachteter Lebensraum.—*Mikrokosmos*, 43, N 11.
- Hoffmann K. u. Bolland G. 1959. Über Lochkartenverfahren und ihre Anwendungsmöglichkeiten in der Forstwissenschaft.—*Arch. Forstwesen*, 8, H. 3.
- Höfler K., Migsch H. u. Rottenburg W. 1941. Über die Austrocknungsresistenz landwirtschaftlicher Kulturpflanzen.—*Forschungsdienst*, 12, H. 1.
- Hoskins L. a. Dalke Y. 1955. Winter browse on the Pocatello big game range in Southeastern Idaho.—*J. Wildlife Manag.*, 2.
- Huber B. 1952. Tree physiology.—*Annual. Rev. Plant Physiol.*, 3.
- Hüber B. 1960. Die CO₂-Konzentration in Pflanzengesellschaften. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. V, t. 2. Berlin.
- Husson R. 1954. Cas de polyédrose chez le géométri de Ennomos quercinaria Hufn. et considérations générales sur les polyédroses.—*Rev. pathol. végét. et entomol. agric. France*, 33, N 4.
- Hutshinson S. A. a. Kamel M. 1956. The effect of earthworms on the dispersal of soil fungi.—*J. Soil. Sci.*, 7, N 2.
- Ivarson K. C. a. Katznelson H. 1960. Studies on the rhizosphere mikroflora of yellow birch seedlings.—*Plant and Soil*, 12, N 1.
- Jacot P. A. 1936. Soil structure and soil biology.—*Ecology*, 17.
- Jahn E. 1958. Fragen zur chemischen und biologischen Fortschädlingbekämpfung bzw. biozönotischen Regelung. *Allg. Forstztg*, 69, N 9—10.
- Jahn E. 1959. Waldbrände und ihrer Auswirkung auf Boden, Bodentierleben und Wiederinbestandsbringung.—*Allgem. Forstzeitung*, 70, N 3—4.
- Jahn E. 1962. Hinweise zur Erkennung des Schlagalters von Lärchen- und Kiefernstöcken an Befallsfolgen durch Insekten und dem allgemeinen Zustand in verschiedenen Altersstufen.—*Allgem. Forstzeitung*, 73, N 5—6.
- Jamnický J. 1958. Ucast hmyzu (Insecta) na odumierani brezy bradavicnatej.—*Biologia*, 13, N 9.
- Jankovic L. 1958. Prilog poznavanju biljki hraniteljki gubara u privedi u toku poslednje gradacije (1953—1957 god.).—*Заштита биља*, N 49/50.
- Julander O. 1955. Deer and cattle range relations in Utah.—*Forest Sci.*, 2.
- Kangas E. 1963. Über das schädliche Auftreten der Diprion-Arten (Hym. Diprionidae) in finnischen Kiefernbeständen in diesem Jahrhundert.—*Z. angew. Entomol.*, 51, N 2.
- Karczewski J. 1962. Znaczenie borowki czernicy (*Vaccinium myrtillus*) dla entomocenozy lesnej.—*Folia forestalia polon. A.*, N 9.
- Katznelson H. 1940. Survival of azotobacter in soil.—*Science*, 49.
- Katznelson H. a. Stevenson L. 1956. Observation of metabolic activity of the soil mikroflora.—*Canad. J. Microbiol.*, 2, N 6.
- Kemmer E. 1935. Über die Auswirkung der Bodenmüdigkeit bei Obstgehölzen.—*Gartenwelt*, 39.
- Kendrick W. B. 1958. Micro-fungi in Pine Litter.—*Nature*, 181, N 4606.
- Kendrick W. 1959. The time factor in the decomposition of coniferous leaf litter.—*Canad. J. Bot.*, 37, N 5.
- Kern H. 1959. Parasitismus und Symbiose. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. XI. Berlin.
- Kevan K. 1962. Soil animals. London.
- Kittredge J. 1948. Forest influences. The effects of woody vegetation on climate, water and soil. N. Y.
- Klepac D. 1959. Izracunavanje gubitka na prirastu u sastojinawa koje je napao gubar (Lymantria dispar).—*Sumarski list*, 83, N 8—9.
- Knapp R. 1954. Experimentelle Soziologie des höherer Pflanzen. Stuttgart.
- Knight C. B. 1961. The Tomocerinae (Collembola) in old field stands of North Carolina.—*Ecology*, 42, N 1.

- Knight F.** 1958. The effects of wood-peckers on the populations of the Engelmann spruce beetle.— *J. Econ. Entomol.*, 51, N 5.
- Knösel D.** 1958. Über die Wirkung aus Pflanzenresten freiwerdender phenolischer Substanzen auf Mikroorganismen des Bodens. I. Der Einfluss von p-Oxybenzoesäure auf die Entwicklung von Pilzen, Actinomyceten und Bakterien.— *Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde*, 80 (125), H. 3.
- Knowles R. a. Laishley E.** 1959. Factors in forest-tree litter extracts affecting the growth of soil microorganisms.— *Nature*, 184, N 4693.
- Koch A.** 1914. Über die Einwirkung des Laub und Nadelwaldes auf den Boden und die ihn bewohnenden Pflanzen.— *Zbl. Bakteriol.*, N 41.
- Koch A. u. Oelsner A.** 1916. Einfluss von Fichtenharz und Tannin auf den Stickstoffhaushalt des Bodens.— *Zbl. Bakteriol.*, 11.
- Korstian C. P. a. Coile T.** 1938. Plant competition in forest stands — *Bull. Duke Univ. School Forestry*, N 3.
- Koszubiak Henryk.** 1961. Wplyw streptomycyny na mikroczonoze glebowa.— *Prace Komis. nauk roln. i leśn. Poznanskié towar przyjaciel nauk*, 7, N 5.
- Kovacevic Z.** 1956. Die Nahrungswahl und das Auftreten der Pflanzenschädlinge.— *Anz. Schädlingkunde*, 29, N 7.
- Kraemer G. D.** 1963. Die kritischen Grenzen der Brutbaumdisposition für Borkenkäferbefall an Fichte (*Picea excelsa* L.).— *Z. angew. Entomol.*, 34, N 4.
- Krajina V. I.** 1960. Can we find common platform for the different schools of the forest type classification? — *Silva fennica*, N 105.
- Kramer P. J. a. Decker J. P.** 1944. Relation between light intensity and rate of photosynthesis of loblolly pine and certain hardwoods.— *Plant Physiol.*, 19.
- Kramer P. J. a. Kozlowski T. T.** 1960. *Physiology of trees*. N. Y.
- Kramer P. J. a. Wilbur K. M.** 1949. Absorption of radioaktive phosphorous by mykorrhizal roots of pine.— *Science*, 110, N 8.
- Kriebel H. B.** 1954. Bark thickness as a factor in resistance to white pine weevil injury.— *J. Forestry*, 52.
- Krishnamurti K. a. Somon S.** 1951. Studies in the absorption of bacteria.— *Proc. Indian Acad. Sci., ser. B*, 34, N 2.
- Kudler J.** 1961. K možnostem obrany proti kozlicku osikovému (*Saperda populnea* L.).— *Sbor. CSAZV Lesn.*, 7, N 7.
- Kudler J., Lusenko O.** 1963. Pokusy s hubenim bekyně vrbové (*Leucoma salicis* L.) patogennimi mikroorganismy.— *Lesn. casop. Ustav vedeck. inform. MZLVH*, 9, N 9.
- Kudler P.** 1962. Lessives (Parabraunerde, Fahlerde) aus Geschiebemergel der Würmeiszeit im norddeutschen Tiefland.— *Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde*. 95 (140), H. 2.
- Kühnelt W.** 1944. Über Beziehungen zwischen Tier- und Pflanzengesellschaften.— *Biol. gen.*, 17.
- Kulman H. M., Hodson A. C. a. Duncan D. P.** 1963. Distribution and effects of jack-pine budworm defoliation.— *Forest Sci.*, 9, N 2.
- Kurir A.** 1952. Vergrößerung der Zahl der Raupenstadien und Verlängerung des Raupenlebens durch die Nahrung.— *Bodenkultur*, 6, N 4.
- Kurir A.** 1953. Die Frasspflanzen des Schwammspinner (*Lymantria dispar* L.).— *Z. angew. Entomol.*, 34, N 4.
- Larcher W.** 1961. Jahresgang des Assimilations- und Respirationsvermögen von *Olea Europaea* L. ssp. *sativa* Hoff et Link, *Quercus ilex* L. und *Quercus pubescens* Willd. aus dem Nördlichen Gardaseegebiet.— *Planta*, 56, H. 5.
- Lausberg Th.** 1953. Quantitative Untersuchungen über die kutikuläre Exkretion des Laubblätters.— *Jahrb. wiss. Bot.*, 81.
- Lejeune R. R. a. Hildahl V.** 1954. A survey of parasites of the larch sawfly (*Pristiphora erichsonii* Hartig) in Manitoba and Saskatchewan. *Canad. Entomologist*, 86.
- Lindquist B.** 1941. Untersuchungen über die Bedeutung einiger skandinavischer Regenwürmer für die Zersetzung der Laubstreu und für die Struktur des Mullbodens.— *Svenska skogsvårdsfören. tidskr.*, 179—242.
- Lipman I. C. a. Brown P. E.** 1908. Report of the soil chemist and bacteriologist.— 29th Annual Rpt. N. Y. Agric. Exptl Sta., (1907—08).
- Loub Walter.** 1959. Walddüngungsmaßnahmen im Lichte der Bodenmikrobiologie.— *Allgem. Forstzeitschrift*, 14, N 20.
- Lundergårdh H.** 1924. *Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur*. Jena.
- Lundergårdh H.** 1951. *Die Nährstoffaufnahme der Pflanze*. Jena.
- Lundergårdh H.** 1957. *Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben*. 4 Aufl. Jena.
- Lutz H. J.** 1945. Vegetation on a trenched plot twenty-one years after establishment.— *Ecology*, 26.
- Lutz H. J. a. Chandler R. F.** 1947. *Forestsoils*. 2 ed., N. Y., London.
- Lyford W. H.** 1943. The palatability of freshly fallen forest tree leaves to millipeds.— *Ecology*, 24, N 2.
- Lyons L. A.** 1962. The effect of aggregation on egg and larval survival in *Neodiprion swainei* Midd. (Hymenoptera: Diprionidae).— *Canad. Entomologist*, 94, N 1.

- Mac Arthur R. 1955. Fluctuation of animal population as a measure of community stability.— *Ecology*, 36.
- Macfadyen A. 1961. Metabolism of soil invertebrates in relation to soil fertility.— *Ann. Appl. Biol.*, 49.
- Macfadyen A. 1963. Animal ecology. 2nd ed., London.
- Margaleff R. 1957. La teoria de la informacion en ecologia.— *Mem. Real. Acad. ciencias Artes*, Barcelona, 32.
- Margaleff R. 1958. Information theory in ecology. General systems, 3.
- Margaleff R. 1961. Communication of structures in planctonic populations.— *Limnol. and Oceanogr.*, 6, N 2.
- Markus E. 1925. Naturkomplex.— *Sitzungsber. Naturforsch.-Ges. Univ. Tartu*, 32.
- Markus E. 1932. Chorogenese und Grenzverchiebung.— *Acta et Comment. Univ. Tartuensis* (Dorpat). A. XXIII.
- Martin I. P. 1948. Effect of fumigation, fertilization and various other soil treatments on growth of orange seedlings in old citrus soils.— *Soil Sci.*, 66.
- Martin I. P. a. Ervin I. O. 1958. Greenhouse studies on influence of other crops and of organic materials on growth of orange seedlings in old citrus soil. *Soil. Sci.*, 85, N 3.
- Martin P. 1956. Qualitative und quantitative Untersuchungen über die Ausscheidung organischer Verbindungen aus den Keimwurzeln des Hafers (*Avena sativa* L.).— *Naturwissenschaften*, 43.
- Martin P. 1957. Die Abgabe von organischen Verbindungen, insbesondere von Scopoletin aus den Keimwurzeln des Hafers.— *Z. Bot.*, 45.
- Martin P. 1958. Einfluß der Kulturfiltrate von Mikroorganismen auf die Abgabe von Scopoletin aus den Keimwurzeln des Hafers (*Avena sativa* L.).— *Arch. Mikrobiol.*, 29.
- Martin P. u. Rademacher B. 1960. Untersuchungen zur Frage der Wurzelallelopathie von Kulturpflanzen und Unkräutern.— *Beitr. Biol. Pflanzen*, 35.
- McComb A. L. 1943. Mycorrhizae and phosphorus nutrition of pine seedling in a prairie soil nursery.— *Res. Bull. Iowa Agric. Exptl. Stat.*, 314.
- McComb A. L. a. Griffith I. 1946. Growth stimulation and phosphorus absorption of mycorrhizal and non mycorrhizal northern white pine and douglas for seedlings in relation to fertilizer treatment.— *Plant Physiol.*, 21, N 1, 2.
- Mc Cormick J. 1959. The living forest. N. Y.
- Meikljohn J. 1955. The effect of bush burning on the microflora of a Kenya upland soil.— *J. Soil Sci.*, 6, 1.
- Meinecke Th. 1927. Die Kohlenstoffernährung des Waldes. Berlin.
- Melin E. 1925. Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhize. Jena.
- Melin E. 1955. Nyare undersökningar over skogsträdens mykorrhizasvampar och det fysiologiska vuxelspelet mellan dem och trädens rotter.— *Acta Univ. Uppsala*, 3.
- Melin E. 1959. Micorrhiza. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. XI. Berlin.
- Melin E. a. Nilson H. 1950. Transfer of radioactive phosphorus to pine seedlings by means of mycorrhizal hyphae.— *Physiol. plantarum*, 3, N 1.
- Melin E. a. Nilson H. 1953. Transfer of labelled nitrogen from glutamic acid to pine seedlings through the mycelium of *Boletus variegatus* (Sw.). *Tr.— Nature*, 171, N 4342.
- Melin E. a. Nilson H. 1955. Ca⁴⁵ used as indicator of transport of cations to pine seedlings by means of mycorrhizal mycelium.— *Svensk bot. tidskr.*, 49.
- Melin E. a. Nilson H. 1957. Transport of C¹⁴ labelled photosynthate to the fungal associate of pine mycorrhiza.— *Svensk bot. tidskr.*, 51, H. 1.
- Merker E. 1956a. Die Abhängigkeit der Waldverderber von ihrer Fraßpflanze.— *Forsch. und Fortschr.*, 30, N 11.
- Merker E. 1956b. Der Widerstand von Fichten gegen Borkenkäferfraß.— *Allgem. Forst- und Jagdzeitung*, 127, N 8—9.
- Merker E. 1958. Forstschutz gegen Insekten durch Düngung der Baumbestände?— *Allgem. Forstzeitschrift*, 13, N 22.
- Merker E. 1960. Der Einfluß des Baumzustandes auf die Übervermehrung einiger Waldschädlinge.— *Z. angew. Entomol.*, 46, N 4.
- Merker E. 1961. Welche Ursachen hat die Schädigung der Insekten durch Düngung im Walde?— *Allgem. Forst- und Jagdzeitung*, 132, N 3.
- Merker T. 1962a. Augenblicklicher Stand der Untersuchungen über die schädigende Wirkungsweise von Düngestffen auf Waldschädlinge.— *Allgem. Forst- und Jagdzeitung*, 133, N 4.
- Merker E. 1962b. Zur Biologie und Systematik der mitteleuropäischen Tannenläuse (Gattung *Dreyfusia*).— *Allgem. Forst- und Jagdzeitung*, 133, N 7, 8.
- Merker E. 1962. Über die Ursachen der Vernichtung von Waldschädlingen durch Düngung.— *Meded. Landbouwhogeschool en opzoekingsstat. staat Gent.* N 3.
- Metz H. 1955. Untersuchungen über die Rhizosphäre.— *Arch. Mikrobiol.*, 23, H. 3.
- Meyer F. H. 1960. Vergleich des mikrobiellen Abbaus von Fichten- und Buchenstreu auf verschiedenen Bodentypen.— *Arch. Mikrobiol.*, 35, H. 4.
- Micola P. 1952. Effect of forest humus on parasitic fungi causing damping of disease of coniferous seedlings.— *Phytopathology*, 42, N 4.

- Micola P. 1960. Comparative experiment on decomposition rates of forest litter in Southern and Northern Finland.— *Oikos*, 11, N 1.
- Miller R. u. Risch I. 1962. Zur Frage der Kohlensäureversorgung des Waldes.— *Forstwiss. Cbl.*, 79, 1—2.
- Milthorpe F. L. 1964. The nature and analysis of competition between plants of different species.— *Sympos. Soc. Exptl Ecol.*, N XV.
- Molisch H. 1937. Der Einfluß einer Pflanzen auf die andere. Allelopathie. Jena.
- Møller C. M. 1945. Untersuchungen über Laubmenge Stoffverlust und Stoffproduction des Waldes. Kopenhagen.
- Moreau R. 1959. Sur la microflore de quelques terres de Sapinieres.— *C. r. Acad. sci.*, 249, N 12.
- Mogren E. W. 1955. A study of some aspects of susceptibility of ponderosa pine to attack by Black Hills heetle. *Doct. Dissert. Univ. Michigan. Dissert. Abstrs.*, 15, N 9.
- Morrison T. M. 1961. Absorption of phosphorus from soils by mycorrhizal plants.— *New Phytologist*, 61, N 10.
- Morrison T. M. 1962a. Uptake of sulfur by mycorrhizal plants. *New Phytologist*, 61, N 1.
- Morrison T. M. 1962b. Absorption of phosphorus from soils by mycorrhizal plants.— *New Phytologist*, 61, N 1.
- Mothes K. 1931. Zur Kenntnis des N-Stoffwechsels höherer Pflanzen. *Planta*, 12, H. 4.
- Muldrew J. A. 1953. The natural immunity of the larch sawfly, *Pristiphora erichsonii* (Htg.) to the introduced parasite *Mesoleius tenthredinis* in Manitoba and Saskatchewan. *Canad. J. Zool.*, 31.
- Munnichke K. O. u. Vogel I. C. 1958. *Naturwissenschaften*, 45, N 14.
- Munter F. n. Robson W. P. 1913. Über den Einfluss der Boden und des Wassergehaltes auf die Stickstoffumsetzungen.— *Zbl. Bacteriol., Abt. II*, S. 39.
- Murphy P. W. 1955. The biology of forest soils with special reference to the meso- or mediofauna.— *J. Soil Sci.*, 4.
- Müller H. 1958. Zur Kenntnis der Schäden, die Lachniden an ihren Wirtsbäumen hervorrufen können.— *Zangew. Entomol.*, 42, N 3.
- Nature Conservancy. 1962. Report for the year ended 30. IX. 1962. London.
- Nef L. 1957. Etat actuel des connaissances sur le rôle des animaux dans la décomposition des litières de forêts. *Extr. «Agricultura», Ser. 2, V*, N 3.
- Nef L. 1959. Protection des bourgeons de pins contre les attaques du tétrax lyre.— *Bull. Soc. roy. forest. Belg.*, 66, N 1.
- Nemec A. 1930. Untersuchungen über die chemischen Veränderungen der organischen Substanz bei der natürlichen Zersetzung der Humusaufgabe in Wäldern.— *Z. Pflanzenzernähr., Düng., Bodenkunde*, 28, H. 2.
- Nemec A. u. Kvapil K. 1927. Über Einfluss verschiedener Waldbestände auf den Gehalt und die Bildung von Nitraten in Waldboden.— *Z. Forst- und Jagdwesen*, 59.
- Neuegebauer W. O. 1951. Das Problem der Indifferenz von Forstinsekten unter besonderer Berücksichtigung der Ökologie des Kiefertriebwickelers.— *Verhandl. Dtsch. Ges. angew. Entomol.*, 2.
- Neuwirth G. 1959. Der CO₂-Stoffwechsel einiger Koniferen während des Knospenausstreibens.— *Biol. Zbl.*, 78, H. 4.
- Niechziol W. 1958a. Biologisch-ökologische Studien zur Kalamität der kleinen Fichtenblattwespe (*Lygaeonematus pini* Ratz) im Mooswald bei Freiburg.— *Dtsch. Entomol. Z.*, 5, N 1—2.
- Niechziol W. 1958b. Die Bekämpfung der kleinen Fichtenblattwespe als forstlicher Dauerschädling auf ökologischem Wege.— *Allgem. Forstzeitschrift*, 13, N 22.
- Nielsen C. O. 1955. Studies on the Enchytraeidae. 2. Field studies.— *Natura Jutlandica*, 4.
- Neilson-Jones W. 1941. Biological aspects of soil fertility.— *J. Agric. Sci.*, 31.
- Nosek J. 1954. Výzkum pudni zviřeny jako soucast vyzkumu biocenosity lesa. Praha.
- Nykvist N. 1959a. Leaching and decomposition of litter. I. Experiments on litter of *Fraxinus excelsior*.— *Oikos*, 10, N 2.
- Nykvist N. 1959b. Leaching and decomposition of litter. II. Experiments on needle litter of *Pinus silvestris*.— *Oikos*, 10, N 2.
- Odum E. P. 1954. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia.
- Odum E. P. 1959. *Fundamentals of ecology*. 2nd ed. Philadelphia — London.
- Odum E. P. 1962. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia and London.
- Odum E. P., Connell C. E. a. Davenport L. B. 1962. Population energy flow of three primary consumer components of old-field ecosystems.— *Ecology*, 43, N 1.
- Odum H. T. 1956. Efficiencies, size of organisms, and community structure. *Ecology*, 37.
- Odum H. T., Cantlon J. E. a. Kornicker L. S. 1960. An organisational hierarchy postulate for the interpretation of species-individual distribution, species entropy ecosystem evolution and the meaning of a species-variety index.— *Ecology*, 41, N 2.
- Oechsler G. 1962. Studien über die Saugeschäden mitteleuropäischer Tannennläuse im Gewebe einheimischer und ausländischer Tannen.— *Z. angew. Entomol.*, 50, N 4.

- Ohnesorge B. 1958. Das Austreiben der Fichten und ihr Befall durch die kleine Fichtenblattwespe *Pristiphora abietina* (Christ.).—Forstwiss. Cb, 77, N 11—12.
- Oldiges H. 1958. Waldbodendüngung und Schädlingsfauna des Kronenraumes.—Allgem. Forstzeitschrift, 13, N 10.
- Oldiges H. 1959. Der Einfluß der Waldbodendüngung auf das Auftreten von Schadinsekten.—Z. angew. Entomol., 45, N 1.
- Oldiges H. 1960. Waldbodendüngung und Kronenfauna.—Z. angew. Entomol., 47, N 1.
- Olmstead Ch. E. 1941. The roles of light and root competition in an oakmaple forest.—Bull. Ecol. Soc. America, 22.
- O'Neil L. C. 1963. The suppression of growth rings in jack pine in relation to defoliation by the Swaine jack-pine sawfly.—Canad. J. Bot., 41, N 2.
- Oosting H. J. a. Kramer P. J. 1946. Water and light in relation to pine reproduction.—Ecology, 27.
- Overgard C. 1949. Freelifving nematodes and soil microbiology.—Rept of Proc. Fourth Internat. Congr. Microbiology, 1947, Copenhagen, 483—484.
- Ovington J. D. 1960. The ecosystem concept as an aid to forest classification.—Silva Fennica, N 105.
- Ovington J. D. 1961. Some aspects of energy flow in plantations of *Pinus sylvestris* L.—Ann. Bot., N. S., 25, N 27.
- Ovington J. D. a. Heitkamp D. 1961. The accumulation of energy in forest plantations in Britain.—J. Ecol., 48, 3.
- Ovington J. D. a. Madgwick H. A. I. 1959. Distribution of organic matter and plant nutrients in a plantation of scots pine.—Forest Sci., 5, N 4.
- Passarge S. 1912. Physiologische Morphologie.—Mitt. geogr. Ges., XXVI.
- Passarge S. 1920. Die Grundlagen der Landschaftskunde. III. Hamburg.
- Passarge S. 1921. Vergleichende Landschaftskunde. Heft: Aufgaben und Methoden der vergleichenden Landschaftskunde. Berlin.
- Passarge S. 1929. Länder, reale Landschaften, ideale Landschafts-typen.—Naturwissenschaften, 17, H. 36.
- Patrick I. A. 1955. The peach replant problem in Ontario. II. Toxic substances from microbial decomposition products of peach root residues.—Canad. J. Bot., 33, N 5.
- Patten B. C. 1959. An introduction to the cybernetics of the ecosystem: the trophic-dynamic aspect.—Ecology, 40.
- Pavan M. 1960. Works for the protection of the Italian woods by means of ants.—Rept Fifth World Forestry Congr. Seattle, USA.
- Peele I. 1936. Adsorption of bacteria by soils. Cornell Univ. Agric. Stat. Mem., 197.
- Pelz E. 1958. Beobachtungen zur Rauchhärte der Kiefer.—Allgem. Forstzeitung, N 42—43.
- Petersen B. B. a. Søgaard B. 1958. Studies on resistance to attacks of *Chermes cooleyi* (Gill) on *Pseudotsuga taxifolia* (Poir.) Britt. Det forstlige forsøgsvaesen i Danmark, N 1.
- Pfeffer A. 1963. Insektenschädlinge an Tannen im Bereich der Gasexhalationen.—Z. angew. Entomol., 51, N 2.
- Pfeifer S. u. Ruppert H. 1953. Versuche zur Steigerung der siedlungsdichtem Höhlen und buschbrütender Vogelarten.—Biol. Abhandl., H. 6.
- Pisek A. 1960. Immergrüne Pflanzen (einschliesslich Coniferen).—Handbuch Pflanzenphysiologie, Bd. 5, T. 2. Berlin.
- Pisek A. 1960. Pflanzen der Arktis und des Hochgebirge. Handbuch für Pflanzenphysiologie, Bd. 5, T. 2. Berlin.
- Pisek A. u. Cartellieri E. 1939. Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. IV. Bäume und Sträucher.—Jahrb. wiss. Bot., 88, 22.
- Pisek A. u. Knapp R. 1959. Zur Kenntnis der Respirationintensität von Blättern verschiedener Blütenpflanzen.—Ber. Dtsch. bot. Ges., 72, H. 7.
- Plaisance G. 1959. Les formations végétales et paysages ruraux. Lexique et guide bibliographique. Paris.
- Pollock B. M. 1953. The respiration of *Acer* buds in relation to the inception and termination of the winter rest.—Physiol. plantarum, 6f1.
- Polster H. 1950. Die physiologischen Grundlagen der Stofferzeugung im Walde. München.
- Poole T. B. 1959. Studies on the food of *Collembola* in a Douglas fir plantation.—Proc. Zool. Soc. London, 132, N 1.
- Postner M. 1961. Schadfraz des Wollkäfers *Lagria hirta* L. (Lagriidae, Coleopt.) an Jungfichten.—Anz. Schädlingskunde, 34, N 4.
- Postner M. 1963. Insektenschäden an der Lärche außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes.—Forstwiss. Cbl., 82, N 1—2.
- Potocka J., Capek M. i Chorvat K. 1962. Prispevok k poznanju korunovej fauny clankovcov na duboch slovenska, predovsetkym so zretel'om na rad Lepidoptera.—Biol. prace, 8, N 5.
- Pschorn-Walcher H. 1958. Forstschutz durch naturgemäße Waldwirtschaft.—Allgem. Forstzeitung, 69, N 3/4.
- Pschorn-Walcher H. u. Zwölfer H. 1956. Neuere Untersuchungen über die Weiss-

- tannenläuse der Gattung *Dreyfusia* C. B. und ihren Verteilerkreis.—Anz. Schädlingskunde, 29, N 8.
- Quastler H. 1959. Information theory of biological integration.—Amer. Naturalist, 93.
- Quispel A. 1959. Lichens. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. XI. Berlin.
- Rabeler W. 1957. Die Tiergesellschaft eines Eichen-Birkenwaldes in nordwestdeutschen Altmoränengebiet.—Mitt. flor.—soc. Arbeitsgem. N. F., 6/7.
- Rabeler W. 1962. Die Tiergesellschaften von Laubwäldern (*Quercus*—*Fagetea*) im oberen und mittleren Wesergebiet.—Mitt. flor. soc. Arbeitsgem. N. F., 9.
- Rademacher R. 1957. Die Bedeutung allelopathischer Erscheinungen in der Pflanzenpathologie.—Z. Pflanzenkrankh., 64, H 7/10.
- Rademacher R. 1959. Gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. XI. Berlin.
- Ramann E. 1911. Regenwürmer und Kleintiere im deutschen Waldboden. Internat. Mitt. Bodenkunde, 3, Berlin.
- Rawlings G. B. 1961. Entomological and other factors in the ecology of a *Pinus radiata* plantation.—Proc. N. Z. Ecol. Soc., N 8.
- Richards L. A. a. Weaver L. R. 1943. Fifteen atmosphere percentage as related to the permanent wilting percentage.—Soil Sci., 56, 5.
- Richards T. O. 1958. Concealment and recovery of food by birds with some relevant observations on squirrels.—Brit. Birds, 51, N 12.
- Rippel K. 1936. Über Begriff und Wesen der Bodenmüdigkeit.—Phytopathol. Z., 9.
- Romell L. G. 1935. An example of Myriapods as mull formers.—Ecology, 16.
- Romell L. 1938. A trenching experiment in spruce forest and its bearing on problems of mycotrophy.—Svensk. bot. tidskr., 32.
- Romell L. G. 1939. The ecological problem of mycotrophy.—Ecology, 20.
- Romell L. a. Malmström C. 1944—1945. The ecology of lichen-pine forest.—Medd. Statens skogsforsöksanst., h. 34.
- Ronde G. 1951. Vorkommen, Häufigkeit und Arten von Regenwürmern in verschiedenen Waldböden und unter verschiedenen Bestockungen.—Forstwiss. Cbl., 70, H. 9.
- Ronde G. 1953. Untersuchungen in einem Forstbetrieb des Württembergischen Alpessvlandes. Forstwiss. Cbl., 72, H. 1/2.
- Rowe J. S. 1959. Forest regions of Canada. Ottawa.
- Rubner K. 1953. Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaus. 4 Aufl. Berlin.
- Ruschmann G. 1953. Über Antibiosen und Symbiosen von Bodenorganismen und ihre Bedeutung für die Bodenfruchtbarkeit. Regenwurm-Symbiosen und Antibiosen.—Z. Acker- und Pflanzenbau, 96.
- Ryan R. B. a. Rudinsky J. A. 1962. Biology and habits of the Douglas-fir beetle parasite, *Coeloides brunneri* Viereck (Hymenoptera: Braconidae), in Western Oregon.—Canad. Entomologist, 94, N 7.
- Salisbury E. J. 1929. The biological equipment of species in relation to competition. Ecology, 18.
- Scamoni A. 1960. Can we find a common platform for the different schools of forest type classification?—*Silva fennica*, N 105. Helsinki.
- Scamoni A. 1960. Biogeozonose-Phytozönose. Fortschr. 150-Jahrfeier der Humboldt- Univ. Berlin, Bd. II.
- Schenk H. 1892—1893. Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. Jena.
- Schimitschek E. 1952—1953. Forstentomologische Studien im Urwald.—Z. angew. Entomol., 34, 2; 34, 4; 35, 1.
- Schimitschek E. 1962. Über Zusammenhänge zwischen Massenvermehrungen von *Evetria bioliana* und *Dipiron* sertifera und den Boden sowie Grundwasserverhältnissen.—Anz. Schädlingskunde, 35, N 11.
- Schimitschek E. u. Wienke E. 1963. Untersuchungen über die Befallsbereitschaft von Baumarten für Sekundärschädlinge. I Teil.—Z. angew. Entomol., 51, N 3.
- Schimper A. F. W. 1935. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. 3 Aufl. Jena.
- Schmid E. 1944. Kausale Vegetationsforschung. Bericht über das geobotanische Forschungsinstitut Rübel in Zürich für das Jahr 1943. Zürich.
- Schmucker Th. 1959a. Höhere Parasiten. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. XI. Berlin.
- Schmucker Th. 1959b. Saprophytismus bei Kormophyten.—Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. XI. Berlin
- Schönbeck F. u. Brüsewitz G. 1957. Untersuchungen über den Abbau phytotoxischer Substanzen durch *Lumbricus terrestris*.—Naturwissenschaften, 44, № 2.
- Schönwiese H. 1958. Das Rotwildvorkommen in Österreich in Beziehung zur gegebenen natürlicher Ässung.—Österr. Vierteljahresschr. Forstwesen, 99.
- Schremmer F. 1958. Bibiolarven als Verarbeiten von Nadelstreu. Ein Beitrag zur Ökologie Bibioniden.—Anz. Schädlingskunde, 31, N 10.
- Schuster R. 1955. Untersuchungen über die bodenbiologische Bedeutung der Oribatiden (Acari).—Naturwissenschaften, 42, 1—2.

- Schütte F. 1957. Untersuchungen über die Populationsdynamik des Eichenwicklers (*Tortrix viridana* L.). T. II.—Z. angew. Entomol., 40, N 3.
- Schütte F. 1959. Untersuchungen über die Populationsdynamik des Eichenwicklers (*Tortrix viridana* L.).—Z. Pflanzenkrankh., N 66.
- Schwenke W. 1957. Über die räuberische Tätigkeit von *Formica rufa* L. und *Formica nigricans* Emery außerhalb einer Insekten-Massenvermehrung. Hymenoptera: Formicidae.—Beitr. Entomol., 7, N 3—4.
- Schwenke W. 1960. Über die biozönotischen Grundlagen der Forstzoologie.—Forstwiss. Cbl., 79, N 1—2.
- Schwenke W. 1961. Walddüngung und Schadinsekten.—Anz. Schädlingskunde, 34, N 9.
- Schwenke W. 1962a. Neue Erkenntnisse über Entstehung und Begegnung von Massenvermehrungen an Kiefern und Fichtennadeln fressender Schadinsekten.—Z. angew. Entomol., 50, N 1.
- Schwenke W. 1962b. Walddüngung und Insektenvermehrung. Berichte 13, Kongr. IUFRO, T. 2, I. Wien.
- Schwenke W. 1963. Über die Beziehungen zwischen den Wasserhaushalt von Bäumen und der Vermehrung blattfressender Insekten.—Z. angew. Entomol., 51, N 4.
- Schwerdtfeger F. 1954. Forstinsekten im Ur- und Nutzwald.—Allgem. Forstzeitschrift, 9, N 25/26.
- Schwerdtfeger F. 1956. Zum Begriff der Populationsdynamik.—Beitr. Entomol., 6, N 5—6.
- Schwerdtfeger F. 1957. Die Waldkrankheiten. Hamburg—Berlin.
- Schwerdtfeger F. 1962. Über Dr. Schwenke's Bericht «Walddüngung und Insektenvermehrung». Ber. 13. Kongr. IUFRO, T. 2, I. Wien.
- Scotter G. 1960. Productivity of arboreal lichens and their possible importance to barren-ground caribon (*Rangifer arcticus*).—Arch. Soc. zool. bot. fennicae «Vanamo», 16, 2.
- Sen-Sarma P. K. 1963. Studies on the natural resistance of timber to termite attack. III. Results of accelerated laboratory tests of 9 species of Indian woods against the mediterranean dry wood termite (yellow necked dry wood termite) *Kaloterms flavicollis* Fabr.—Holzforsch. und Holzverwert, 15, N 3.
- Seybold A. 1932—1934. Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter.—Planta, 1932, 16; 18; 1933, 20; 1934, 21.
- Seybold A. 1934. Über den Lichtgenuß von Sonnen- und Schattenpflanzen.—Ber. Dtsch. bot. Ges., 52.
- Seybold A. 1936. Über den Lichtfactor photophysiologischer Prozesse.—Jahrb. wiss. Bot., 82, H. 5.
- Shelford V. E. 1951. Fluctuation of forest animal population in East Central Illinois.—Ecol. Monogr., 21.
- Shirley H. L. 1945. Reproduction of upland conifers in the Lake States as affected by root competition and light.—Amer. Midland Naturalist, 33.
- Shockley D. E. 1955. Capacity of Soil to hold moisture.—Agric. Engng, 32, 2.
- Siegel H. 1956. Anwendung von mechanischen und chemischen Mitteln zur Verhütung von Wildverbisschäden.—Forst- und Jagdwes., 6, N 8.
- Siivonen L. 1941. Über die Kausalzusammenhänge der Wanderung beim Seidenschwan.—Ann. zool. Soc. «Vanamo», 8, N 6.
- Simkover H. G. a. Shenefelt P. J. 1951. J. Econ. Entomol., 44, 426.
- Simmonds F. J. 1959. Biological control—past, present and future.—J. Econ. Entomol., 52, N 6.
- Siron G. 1955. The development of spruce forest on rawhumus sites in Northern Finland and its ecology.—Acta forest. fennica, 62,
- Smirnoff W. A., Fettes J. J. a. Haliburton W. 1962. A virus disease of Swaine's Jack pine sawfly, *Neodiprion swainae* M. d. sprayed from an aircraft.—Canad. Entomol., 94, N 5.
- Smith G. D. 1960. Soil classification. 7-th approximation. Soil Survey Staffe, Soil Conservation Service. U. S. Dept. Agriculture.
- Southwood T. K. E. 1961. The number of species of insect associated with various trees.—J. Animal Ecol., 30, N 1.
- Stark R. W. 1961. Methods of improving biological evaluation procedures used in reaching forest insect control decisions.—J. Forestry, 59, N 7.
- Steger O. 1962. Zum Auftreten der Kieferneule an Strobe.—Allgem. Forstzeitschrift, 17, N 46.
- Stocker O. 1929. Das Wasserdefizit von Gefässpflanzen in verschiedenen Klimazonen.—Planta, 7, H. 2—3.
- Stocker O. 1956. Die Abhängigkeit der Transpiration von den Umweltfaktoren. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. III. Berlin.
- Stoklase I. u. Stoklase Ernest. 1902. Beiträge zur Lösung der Frage der chemischen Natur der Wurzel-Sekretes.—Jahrb. wiss. Bot.
- Stälfelt M. 1960. Die Abhängigkeit von zeitlichen Faktoren. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 5, T. 2. Berlin.

- Stolina M. 1959. Les unités typologiques et leur utilization dans l'étude de l'écologie des insectes. In: «Ontogeny Insects», Prague.
- Stone E. L. 1949. Some effects of mycorrhizal on the phosphorus nutrition of Montrey pine seedlings.— Proc. Soil Sci. Soc. America, 14.
- Strugger S. 1948. Fluorescence microscope examination of bacteria in soil.— Canad. J. Res., sec. C, 26.
- Subramoney N. 1960. Sulphur bacterial cycle: probable mechanism of toxicity in acid soils of Kerala.— Sci. and Culture, 25, N 11.
- Sukachev V. 1928. Principles of classification of the spruce communities of European Russia.— J. Ecol., 16, N 1.
- Sukachev V. N. 1960. The correlation between the concept «forest ecosystem» and «forest biogeocoenose» and their importance for the classification of forest.— Silva fennica, 105.
- Sukatschew W. N. 1954. Die Grundlagen der Waldtypen. Festschrift für Erwin Aichinger zum 60. Geburtstag, Bd. II. Wien.
- Tamm C. O. 1950. Growth and plant nutrient concentration in *Hylocomium proliferum* (L.) Lindb. in relation to tree canopy.— Oikos, 2.
- Tamm C. O. 1951. Removal of plant nutrients from tree crowns by rains.— Physiol. plantarum, 4, fasc. 1.
- Taylor W. a. Gorsuch D. 1932. A test of some rodent and bird influences on western yellow pine reproduction at Fort Valley Flagstätt Arizona.— J. Mammal., 13, N 3.
- Teucher G. 1955. Die Anfälligkeit des Douglasienrassen gegenüber der Douglasien-Wollaus (*Gillettella cooleyi* (Gill) C. B.).— Forst- und Jagdwesen, 5, N 7. 8.
- Thalenhorst W. 1951. Die Koinzidenz als gradologisches Problem.— Z. angew. Entomol., 32, N 1.
- Thalenhorst W. 1956. Biologischer Forstschutz: Therapie und Hygiene.— Forstarchiv, N 15.
- Thalenhorst W. 1960. Ökologische Freilandarbeit in der Forstentomologie.— Z. Pflanzenkrankh., 67, N 2.
- Thalenhorst W. 1963. Komponenten des Schädlingsbefalls auf forstlichen Düngungsversuchsfeldern.— Forstarchiv, 34, N 2.
- Thiele H. U. 1956. Die Tiergesellschaften der Bodenstreu in den verschiedenen Waldtypen des Niederbergischen Landes.— Z. angew. Entomol., 39, N 3.
- Thorsteinson A. J. 1960. Host selection in phytophagous insects.— Annual Rev. Entomol., 5.
- Timonin M. I. 1935. The micro-organisms in profiles of certain virgin soils in Manitoba.— Canad. J. Res., 13, 32, sec. CD.
- Tischler W. 1955. Synökologie der Landtiere. Stuttgart.
- Toumey J. W. 1929. The vegetation on the forest floor light versus soil moisture.— Proc. Internat. Congr. Plant. Sci., 1.
- Toumey J. W. a. Kienholz R. 1931. Trenched plots under forest canopies.— Bull. Yale Univ. School Forest, N 30.
- Tranquillini W. 1960. Das Lichtklima wichtiger Pflanzengesellschaften. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 5, T. 2. Berlin.
- Trappman W. 1949. Pflanzenschutz und Vorratsschutz, Bd. 1. Stuttgart.
- Trautmann W. 1957a. Die Wald- und Forstgesellschaften des Forstamtes Neuenherrschen.— Allgem. Forst und Jagdzeitung, 128.
- Trautmann W. 1957b. Natürliche Waldgesellschaften und nacheiszeitliche Waldgeschichte des Eggegebirges.— Mitt. flor.— soc. Arbeitsgem. N. F., B. 6/7.
- Troll K. 1950. Die geographische Landschaft und ihre Erforschung. Studium generale. 3.
- Troll C. 1956. Das Wasser als pflanzengeographischer Factor. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 3. Berlin.
- Truhlář I. 1958. Srovnání mikrobiologických poměrů v akátových a dubových pařeznách. Lesnická práce, 37, č. 12.
- Turček F. J. 1961. Über einige Wechselbeziehungen zwischen Gehölzen, Vögeln und Forstschädlingen.— Z. angew. Zool., 48, N 4.
- Turček F. J. 1962. Eine mittelbare Beeinflussung von Forstschädlingpopulationen durch die Vögel. Festschrift der Vogelschutzswarte für Hessen, Rheinland. Pfalz und Saarland.
- Turček F. J. 1963. Význam a godnota podrostových drevin, sozrovanych vtákmi, v ekologickej ochrane leca pred hmyzovými škodcami. Lesn. časop, Uslav. vědeck. inform. MZLVH, 9, N 3.
- Türke F. 1956. Chemische Waldschadenverhütungsmittel im Lichte neuer Forschungsergebnisse.— Z. Jagdwiss., 2, 3.
- Uvarov B. 1931. Insects and climate.— Trans. Entomol. Soc. London, 79.
- Vaclav V., Georgijevic E., Lutsek D. 1959. Problem zarista gubara u Bosni i Hercegovini. Anastatus disparis kao indikator gubarevih lokalitea.— Заштита бильа. N 52—53.

- Valenta V. 1960. Pusu liemenu kenkéju ekologiniu grupiu susidrymas, priklausomai nuo medziu apmirimo tipo.—Труды Литовского н.-и. ин-та лесн. х-ва, 5.
- Vaněk I. 1959. Použitelnost pudni zoologie pro lesnickou typologii.—Sbor. vedec. praci Fak. lesn. Ceské vysoké učeni techn. Praze, Sv. 2. Praha.
- Vasiljevic Lj. 1959. Dvogodisnje kretanje populacije gubara po zavrsetku epizootije tipa poliedrije u nekim reonima NR Srbije (Saopštenje). Заштита била, 4, N 56, 75—78.
- Verduin J. 1953. A table of photosynthetic rates under optimal, near natural conditions.—Amer. J. Bot., 40, 9.
- Vietinghoff-Riesch A. F. 1957. Untersuchungen über Verbreitung und Schadwirkung des Lärchenblasenfußes (*Taeniothrips laricivorus* Krat) in den Randzonen seines Verbreitungsgebietes in Norddeutschland, der Schweiz und Frankreich.—Z. angew. Entomol., 41, N 4.
- Vité J. P. a. Rudinsky J. A. 1962. Investigations on the resistance of conifers to bark beetle infestation.—Verhandl. XI internat. Kongr. Entomol. 1960, 2.
- Virtanen A. a. Torniainen M. 1940. A factor influencing nitrogen excretion from leguminous host nodules.—Nature 145, N 3662.
- Volk O. H. 1937. Untersuchungen über das Verhalten des osmotischen Werte von Pflanzen aus steppenartigen Gesellschaften und lichten Wäldern des mainfränkischen Trockengebietes.—Z. Bot., 32, H. 2—3.
- Volz P. 1951. Untersuchungen über die Mikrofauna des Waldbodens.—Zool. Jahrb. Abt. Syst., 79.
- Voute A. D. 1960. Cultural control of forest insects. Rept Fifth World Forestry Congr., Seattle, USA.
- Vukicevie i Milosevie. 1960. Dinamika vegetacije i mikrobia populacija nekih sumskih pozarista.—Шумарство, 13, N 56.
- Wallihan E. F. 1940. Factors affecting the response of forest vegetation to trenching.—J. Forestry, 38.
- Walter H. 1936. Nährstoffgehalt des Bodens und natürliche Waldbestand.—Silva, 24.
- Walter H. 1951. Standortlehre (analytisch-ökologische Geobotanik). Stuttgart.
- Walter H. 1962. Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung, Bd. I. Jena.
- Ward G. M. a. Durkee A. B. 1956. The peach replant problem in Ontario. III. Amygdalin content of peach tree tissues.—Canad. J. Bot., 34, N 4.
- Wartenberg H. 1953. Über pflanzenphysiologische Ursachen des Massenwechsels der Apfelblutlaus (*Eriosoma lanigerum*) auf *Malus pumila*.—Mitt. Biol. Zentralanst. Land- und Forstwirtsch., N 75.
- Wassink E. C. 1959. Efficiency of light energy conversion in plant growth.—Plant Physiol., 34, N 2.
- Watanabe T., Casida J. E. 1963. Response of *Reticulitermes flavipes* to fractions from fungus-infected wood and synthetic chemicals. J. econ. entomol., 56, N 3.
- Weaver J. E. a. Clements F. E. 1938. Plant ecology. 2 ed. N. Y. a. London.
- Weck Y. 1957. Die Wälder der Erde. Berlin—Göttingen—Heidelberg. Springer Verlag.
- Weetman G. F. 1961. The nitrogen cycle in temperate forest stands. Montreal.
- Weingärtner H. 1962. Neue Erkenntnisse über Schad- und Nutzinsekten im Walde.—Lebend Erde, N 4.
- Weiser J. 1956. Die Krankheiten des Tannentriewicklers, *Cacoecia murinana* Hb. in der Mittelslowakei (CSR).—Z. Pflanzenkrankh., 63, N 4.
- Weiser J. 1957. Mikrosporidien des Schwammspinners und Goldafters.—Z. angew. Entomol., 40, N 4.
- Weissenberg H. 1954. Die Mikroorganismen-tätigkeit auf rohhumushaltigen Heidesand, gemessen an der CO₂-Production.—Z. Pflanzenernah., Düng., Bodenkunde, 66, N 3.
- Wellenstein G. 1953. Ergebnisse 25-jähriger Grundlagenforschung zur forstlichen Bedeutung der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.).—Mitt. Biol. Zentralanst. Land- und Forstwirtsch., N 75.
- Went F. W. 1940. Soziologie der Epiphyten eines tropischen Urwaldes.—Ann. Jard. bot. Buitenz, 50.
- Westveld M. 1954. A budworm vigor-resistance classification for spruce and balsam fir.—J. Forestry, 52, N 1.
- Weyland H. 1912. Zur Ernährungsphysiologie micotropher Pflanzen.—Jahrb. Wiss. Bot., 51.
- Whittaker R. H. 1953. A consideration of clima theory; the clima as a population and pattern.—Ecol. Monogr., 23.
- Whittaker R. H. 1962. Classification of natural communities.—Bot. Rev. 28, N 1.
- Wiedemann A. u. Thommen. 1959. Das maschinelle Lochkartenverfahren als Rationalisierungsmittel in der Forstwirtschaft. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen, H. 4.
- Wielstatter R. u. Stoll A. 1918. Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin.

- Wilde S. A. 1954. Mycorrhizae fungi, their distribution and effect on tree growth.— *Soil Sci.*, 78.
- Will G. M. 1955. Removal of mineral nutrient from tree crowns by rains.— *Nature*, 176.
- Williams W. T. a. Lambert J. M. 1960. Multivariate method in plant ecology.— *J. Ecol.*, 48.
- Wilson L. F. 1963. Host preference for oviposition by the spruce budworm in the Lake States. *J. econ. entomol.*, 56, N 3.
- Winston P. W. 1956. The scorn microsera, with special reference to arthropods.— *Ecology*, 37, N 1.
- Winter A. G. 1952. Die Bodenmüdigkeit im Obstbau. Zeitfragen der Baumschule. 7.
- Winter A. G. 1955. Untersuchungen über Vorkommen und Bedeutung antimikrobiellen und antiphytotischen Substanzen in natürlichen Böden.— *Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde*, 69, N 1—3.
- Winter A. G. 1960. Allelopathiales Stoffwanderung und Stoffwandlung.— *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 73.
- Winter A. G. 1961. New physiological and biological aspects in the interrelationship between higher plants.— *Sympos. Soc. Exptl Biol.*, 15.
- Winter A. G. u. Bublitz W. 1953a. Über die Keim- und Entwicklungshemmende Wirkung der Buchenstreu.— *Naturwissenschaften*, 40.
- Winter A. G. u. Bublitz W. 1953b. Untersuchungen über die antibakteriellen Wirkungen im Bodenwasser der Fichtenstreu.— *Naturwissenschaften*, 40.
- Winter A. G. u. Schönbeck F. 1953. Untersuchungen über die Beeinflussung des Keimung und Entwicklung von Getreidesamen durch Kaltwasserauszüge aus Getreidestroh.— *Naturwissenschaften*, 40.
- Winter A. G. u. Willeke L. 1951. Untersuchungen der Antibiotica aus höheren Pflanzen.— *Naturwissenschaften*, 38.
- Winter A. G. u. Willeke L. 1952. Untersuchungen über Antibiotica aus höheren Pflanzen. IV. Hemmstoffe im herbstlichen Laub.— *Naturwissenschaften*, 39, H. 2.
- Wittich W. 1952. Der heutige Stand unseres Wissens vom Humus und neue Wege zur Lösung des Rohhumusproblems im Walde.— *Schriftenreihe forstl. Fak. Univ. Göttingen*, 4.
- Wittich W. 1953. Untersuchungen über der Verlauf der Streuzersetzung auf einem Boden mit starker Regenwurmtätigkeit.— *Mitt. forstl. Fak. Univ. Göttingen*, 9.
- Wittich W. 1958. Bodenkundliche und pflanzenphysiologische Grundlagen der mineralischen Düngung in Walde und Möglichkeiten für die Ermittlung der Nährstoffbedarfes.— *Allgem. Forstzeitschrift*, 10.
- Yenug Hans. 1961. Derivation of state factor equations of soils and ecosystems.— *Soil Sci. Soc. America Proc.*, 25, N 5.
- Zeller O. 1951. Über Assimilation und Atmung der Pflanzen in Winter bei tiefen Temperaturen.— *Planta*, 39, H. 6.
- Zimny H. 1960. Charakterystyka mikrobiolog czna niektorych gleb zespotow Iesnych.— *Ekol. polska ser. B*, VI, 3.
- Zinecker E. 1957. Der grosse Fichtenborkenkäfer (*Ips typographus* L.) in seiner Abhängigkeit vom Standort.— *Anz. Schädlingskunde*, 30, N 7.
- Zwölfer H. 1953. Biologische und chemische Schädlingsbekämpfung. *Allgem. Forstzeitschrift*, 8, N 50.
- Zwölfer H. a. Kraus M. 1957. Biocoenotic studies on the parasites of two fir- and two oak-tortricids.— *Entomophaga*, 2, N 3.
- Zwölfer W. 1957. Ein Jahrzehnt forstentomologischer Forschung. 1946—1956.— *Z. angew. Entomol.*, 40, N 3.
- Zwölger W. 1963. Über Abwehreinrichtungen unserer Waldbäume gegen Insektenschäden. *Z. angew. Entomol.*, 51, N 4.

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ¹

- Алгоритм 503
 Аллелопатические взаимодействия растений 197, 207
 — формы отношений растений 207—211
 Аллитные почвы 380
 Антропогенные смены сукцессий 470, 471, 474
 Аспект биогеоценотический 38
 Аутоэкологический оптимум произрастания вида 171
 Аэральнo-вулканогенный класс почв 376
 Аэральнo-транзитный процесс 376
- Биогенно-аллювиальный ряд типов круговорота веществ 437
 Биогенно-вулканический ряд типов круговорота веществ 437
 Биогеносфера 481
 Биогосфера 489, 491
 Биогеоценогенез 489
 Биогеоценоз 7, 10, 18, 23
 Биогеоценозы биологически закрытые 490
 — — открытые 490
 Биогеоценология 7
 Биогеоценотическая классификация лесов 13
 — работа фитомассы 91
 Биогеоценотические горизонты 105
 Биогеоценотический район 9
 — процесс 29, 459, 460, 461, 464
 Биогенные смены 486
 Биогидросфера 491
 Биологический ряд типов круговорота веществ 437
 Биом 22
 Биосистема 13, 15
 Биосфера 13
 Биота 22
 Биотический климакс 466
 Биохора 13, 15
 Биоценоз 9
 Биоценотическая классификация лесов 13
 Биоценотический ареал вида 171
 Биоценозоп 12
 Биоэкоз 11, 15
- Бит 506, 508
 Брутто-продукция 126
- Ветровальные сукцессии 483
 Влажность разрыва капилляров 141
 Внутривидовые отношения растений 186, 187
 Водно-транзитный процесс 371
 Вулканический класс почв 376
 Вход кибернетической системы 503, 507
 Выход кибернетической системы 503, 507
- Генезис типов леса 39, 40, 41
 Географический аспект 7, 8
 — ландшафт 7, 8, 9
 Геоморфогенные сукцессии 483
 Геофация 18
 Геохимический ландшафт 10
 Геохимия 10
 Геохора 489
 Геоценоз 10, 18
 Гидропериодические леса 493
 Голоцен 13, 14, 15
 Голоценотические сукцессии 483
 Голоценоз 14
 Горизонты почв 403, 404, 410
 Гуматное разложение 419
 Гуматно-фульватное разложение 419
 Гуматно-фульватный тип обмена веществ и энергии 439
 Гуматный тип обмена веществ и энергии 439
- Дегрессивно-демутационные смены 473
 Демутационный процесс 468
 Деструкторы 28
 Диаспора 34
 Диатоп 11
 Длительнопроизводные лесные биогеоценозы 474
 Длительные сукцессии лесов 482
- Зооареогенные сукцессии 483
 Зоосоциологическая классификация лесов 13
 Зоофилоценогенетические сукцессии 483
 Зоохория 290
 Зрелые биогеоценозы 490

¹ Приведены только термины, непосредственно относящиеся к биогеоценологии. Страницы указаны лишь те, где об этих терминах говорится более или менее подробно или дается их определение.

- Инпульверизация 464
 Инспермация 34, 464
 Информационная энтропия 508
 Информация 503, 506
- Календарь кибернетической системы 507**
- Катастрофические сукцессии лесов 482
 — смены (сукцессии) 482
 Кибернетика 501
 Кибернетическая система 502, 504, 505
 Климатикс 465, 481
 — климатический 465
 — эдафический 465, 466
 Климатиковые ассоциации 466
 Климатогенные сукцессии 483
 Климатопическая классификация лесов 43
 Колины 207
 Количество информации 506
 Компенсационная точка 120, 124, 125
 Конкурентные отношения между растениями 197, 204
 Консументы 27, 99, 100, 101, 102
 Контактные влияния растений 188
 Коренная ассоциация 466
 Коренные биогеоценозы 473
 Короткопроизводные лесные биогеоценозы 474
 Косвенные трансбиотические влияния растений 188, 197, 212
 Крайобраз 8
- Ландшафт 19**
 Леса с прерывистым биогеоценологическим метаболизмом 492, 493
 — с равномерным и непрерывным биогеоценологическим метаболизмом 492, 493
 Лесной биогеоценоз 23, 24
 — биоценоз 9
 Лесоведение 6, 9
 Листовая масса 130
 Локальные сукцессии 483
- Макроландшафты 8**
 Макроэкосистема 14
 Межвидовые отношения растений 186, 187
 Мезоландшафт 8
 Мезоэкосистема 14
 Меротоп 37
 Микрокосм 13, 15
 Микроландшафт 8, 10, 15
 Микротип территории 10
 Микрофация 37
 Микроэкосистема 14
 Моделирование в кибернетике 509
 Молекулярная география 20
 Молодые биогеоценозы 490
 Моноклиматикс 465
 Мощностъ ландшафта 491
- Надводно-подводная группа биогеоценозов 374, 440**
 Натяжение почвенной влаги 141
 Негэнтропия 508
 Нейтральные виды 28
 Неполночленные биогеоценозы 490
 Непрерывно-нормальный тип эволюции 443, 444
- Обратная связь 503, 507
 Общие смены 486
 Отпад органических веществ 97, 98
 Охластывание крон 188
- Паразитизм 193**
 Парцеллы 106, 443
 Педоклиматикс 465
 Перманентные ассоциации 466
 Пирогенные сукцессии 475
 Плазма почвенная 444
 Пожарный климатикс 466
 Покрововедение 9
 Поликлиматикс 465
 Полночленные биогеоценозы 490
 Полупаразитизм 193
 Популяция 177, 186
 Потенциальная растительность 468
 Правило пирамид чисел 27
 Прерывисто-аллювиальный процесс 376
 Природные смены 486
 Природный комплекс 10
 Продуктивность фитомассы 94, 97
 Продукенты 27, 99, 101
 Производные биогеоценозы 473
- Растительная ассоциация 20**
 Редукенты 27
 Ритмика биогеоценологического обмена (метаболизма) 489, 492
- Сайт 14**
 Самоуправляющаяся система 502
 Сапробы 27
 Сапрофитизм 195
 Сапрофиты 27
 Световое насыщение фотосинтеза 119
 Сезонные изменения биогеоценозов 482
 Селектоценогенез 484
 Селектоценогенетические сукцессии 483
 Сиалитные почвы 380
 Симбиоз 195, 196
 Сингенез 461, 467
 Сингенетические сукцессии 461, 483
 Сингеоценоз 10
 Синзоохория 290
 Синзузия 36
 — биогеоценологическая 36
 Синэкологический оптимум произрастания вида 171
 Сложный, налагаемый тип эволюции 443, 444
 Сосущая сила 141
 Срастание корневых систем деревьев 192
 Средообразующие влияния 205, 206
 Средопреобразующая способность видов 180
 Суточно-циклическая динамика биогеоценозов 476, 482
 Схемы типов леса 40
- Температурный коэффициент 121**
 Тип биогеоценоза 39
 — древостоя 40
 — леса 39
 — лесного биогеоценоза 39, 496, 497, 498
 — территории 10
 — фитоценоза 20
Транзитная группа почв 374, 440
 Транспирационный коэффициент ассимиляции 154

- Узловая стадия развития растительности 467
 Утомляемость почв 433
- Фация 9, 16, 18, 19, 20
 Фенологическая смена аспектов растительности 476
 Физико-географическая оболочка 489
 Филоценогенез 483
 Филоценогенетические сукцессии 483, 484
 Фитогареогенные сукцессии 483
 Фитогеосфера 489
 Фитомасса 91—94, 103
 Фитосинтетическая активная радиация 115, 123
 Фитостроматология 9
 Фитосфера 24
 Фитофилоценогенетические сукцессии 483
 Фитоценоз 106
 Фитоценотическая классификация лесов 13
 Флизе 13
 Фульватно-аллитный тип обмена веществ и энергии 439
 Фульватно-гуматное разложение 419
 Фульватно-гуматный тип обмена веществ и энергии 439
 Фульватное разложение 419
 Фульватный тип обмена веществ и энергии 438
- Холоценотическая классификация лесов 13
- Ценогенез 486
 Циклические изменения биогеоценозов 475, 482
- Частные смены 486
 «Черный ящик» 502
- Эвапотранспирация 399, 403
 Эволюция почв 443
 Эдафотопическая классификация лесов 13
 Эдификаторы 28
 Экзогенные сукцессии 463, 468, 483
 Экологический ареал вида 171
 Экосистема 12, 14, 15
 Экосистематическая классификация лесов 13
 Экотоп 13, 15
 Экологическая классификация лесов 13
 Экспульверизация 464
 Элемент биотопа 37
 Элементарный ландшафт 8, 10, 11, 15
 — физико-географический район 9
 Элементы кибернетической системы 503
 Элювиальная группа почв 374, 440
 Эндогенез 468
 Эндогенные сукцессии 483
 Эндодинамические сукцессии 463, 468, 483
 Эндозоохория 290
 Эндоккоакция 464
 Эпиген 9
 Эпигенема 9, 489
 Эпигенология 9
 Эпиморфа 9, 10, 15
 Эпифитные взаимодействия 189
 Эпиформация 9
- Ярусы растительности 104, 105

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
<i>Глава I.</i> Основные понятия лесной биогеоценологии	5
Биогеоценоз как выражение взаимодействия явлений живой и неживой природы на поверхности Земли. Соотношение понятий биогеоценоза, экосистема, географический ландшафт и фация	5
Определение понятия лесной биогеоценоза; его компоненты и основные свойства	23
Планетарная и космическая роль биогеоценозов вообще и лесных биогеоценозов в частности	29
Принципы выделения биогеоценозов в природе и их классификации. Понятие о лесной типологии	35
Экспериментальный метод в лесной биогеоценологии и место ее в ряду других научных дисциплин о природе	46
<i>Глава II.</i> Атмосфера как компонент лесного биогеоценоза	50
Газовый состав атмосферы	51
Солнечная радиация	53
Радиация внутри растительных сообществ	58
Освещение внутри растительных сообществ	58
Тепловой режим атмосферы	61
Влажность атмосферы	68
Движение атмосферы	70
Атмосферные осадки	73
Атмосферная пыль и вредные газы	87
<i>Глава III.</i> Фитоценоз как компонент лесного биогеоценоза	91
1. Биомасса фитоценозов, ее структура и работа	91
Биогеоценозическая работа фитоценоза	91
Запасы фитомассы	92
Динамика фитомассы и ее продуктивность	95
Отпад органического вещества	97
Состав фитоценозов	99
Структура фитоценозов	103
Взаимодействия фитоценоза с другими компонентами	106
Связи фитоценоза с атмосферой	107
Связи фитоценоза с почвой	110
Связи фитоценоза с фауной	111
Связи фитоценоза с микроорганизмами	113
2. Основные физиологические процессы, протекающие в фитоценозах их роль в обмене веществ и энергии	115
Баланс соединений углерода в фитоценозах	115
Процессы водообмена	137
Минеральное питание	154

Возможность существования лесных фитоценозов с точки зрения физиологии	162
3. Взаимоотношения между растениями и их значение в жизни лесных биогеоценозов	169
Взаимоотношения между высшими растениями и биогеоценозические процессы в лесу	170
Факторы, регулирующие интенсивность и механизм взаимодействий между растениями	177
Краткий обзор главнейших форм взаимодействий между растениями	184
Практическое значение проблемы взаимных отношений между растениями в лесных биогеоценозах	213
<i>Глава IV. Животный мир как компонент лесного биогеоценоза</i>	216
Беспозвоночные фитофаги в лесном биогеоценозе	225
Взаимодействия беспозвоночных фитофагов с древесной растительностью	229
Зависимость беспозвоночных фитофагов от почвы	238
Взаимодействия беспозвоночных фитофагов между собой и с другими животными	240
Воздействие беспозвоночных фитофагов на почву	244
Взаимодействия беспозвоночных фитофагов с микроорганизмами и грибами	245
Беспозвоночные фитофаги и атмосфера	247
Микроклиматические условия существования беспозвоночных фитофагов	248
Реакции на климатические факторы в онтогенезе беспозвоночных	249
Сложение группы растительноядных беспозвоночных и ее значение в лесном биогеоценозе	252
Почвообитающие беспозвоночные-сапрофаги в лесном биогеоценозе	257
Формирование комплексов беспозвоночных животных в почвах лесных биогеоценозов	258
Участие почвенных беспозвоночных в разложении лесной подстилки	266
Воздействие беспозвоночных животных на физико-химические свойства почвы	272
Воздействие почвенных беспозвоночных на характер и состояние растительного покрова	274
Позвоночные животные в лесных биогеоценозах	277
Позвоночные животные как компонент лесного биогеоценоза	277
Влияние позвоночных животных на передвижение воды, перемещения и превращения органических и минеральных веществ почвы	281
Участие позвоночных животных в превращении и перемещении живого вещества	284
Особенности деятельности животных в различных типах биогеоценозов.	294
Лесопользование и роль позвоночных животных в жизни биогеоценозов	296
Регулирование деятельности позвоночных животных в лесу	298
<i>Глава V. Микроорганизмы как компонент лесного биогеоценоза</i>	300
Условия жизнедеятельности микробного населения в почве	302
Адсорбция микроорганизмов	303
Кислотность почвенного раствора	304
Влажность почвы	305
Окислительно-восстановительные условия	306
Температура почвы	306
Процессы, вызываемые микроорганизмами в почве	307
Разложение азотистых органических веществ	307
Разложение безазотистых органических веществ	308

Окисление минеральных соединений	310
Восстановление минеральных соединений	312
Превращение соединений фосфора и железа	316
Мобилизация усвояемого калия	317
Образование биотически активных веществ	317
Образование и усвоение углекислоты	318
Образование и разложение перегноя	319
Микрофлора лесных почв	319
Токсикоз лесных почв	332
Взаимоотношения микроорганизмов и древесных растений	335
Микрофлора лесных подстилок	336
Роль высших грибов в разложении растительных остатков в лесу	345
Фитонцидные свойства подстилок	347
Влияние корней древесных растений на микрофлору лесных почв	352
Влияние микроорганизмов на древесные растения	364
Взаимоотношения высших шляпных грибов и древесных растений	365
Микроорганизмы и атмосфера	367
Микроорганизмы и животный мир	368
Влияние лесохозяйственных мероприятий на микрофлору лесных почв	369
Глава VI. Почва как компонент лесного биогеоценоза	372
Воздействие лесной растительности на почвы	377
Отношение главнейших лесообразующих пород к почвам	377
Запасы биомассы лесных биогеоценозов как суммарный показатель взаимодействия растительности и почв	405
Опад и его значение в жизни лесных биогеоценозов	408
Лесная подстилка и ее роль в биогеоценоотическом процессе в лесу	413
Выщелачивание химических элементов из растений и роль его в биогеоценоотическом процессе	423
Роль микроэлементов и радиоизотопов в круговороте веществ и энергии в лесных биогеоценозах	426
Взаимодействия животных и микроорганизмов с почвами	428
Подразделения почв по типам круговорота веществ и энергии в лесных биогеоценозах	436
О влиянии взаимодействий лесных биогеоценозов на почвы и грунтовые воды	440
Динамика почв в лесных биогеоценозах	442
Динамика почв при первичном заселении территории лесной растительностью	446
Динамика почв в длительно существующих лесных биогеоценозах	449
Общая оценка роли почвы в лесном биогеоценозе	454
Глава VII. Динамика лесных биогеоценозов	458
Понятие о сукцессиях и о развитии биогеоценоотического покрова Земли	458
Экзогенные смены лесных биогеоценозов	468
Циклические (периодические) изменения лесных биогеоценозов	475
Общие выводы о динамике лесных биогеоценозов и классификация ее форм	480
Глава VIII. Принципы построения классификации лесных биогеоценозов	487
Глава IX. О возможности применения идей и методов кибернетики в лесной биогеоценологии	501
Теоретическое и практическое значение лесной биогеоценологии	511
Литература	518
Указатель терминов	566