

Л.П. РЫСИН

БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКИЕ
АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ЛЕСА



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

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

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

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

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

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

ОГЛАВЛЕНИЕ

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

Глава 1. БИОГЕОЦЕНОЗ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Определение «биогеоценоза» в дальнейшем приняло следующий вид: **«Биогеоценоз – это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействий этих слагающих её компонентов и определённый тип обмена веществом и энергией их между собой и с другими явлениями природы и представляющая собой внутренне противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении, развитии»** (Сукачев, 1964, с. 23).

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

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

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

Лесной биогеоценоз как система

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

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

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

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

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

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

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

Структура лесного биогеоценоза

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Границы лесного биогеоценоза

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

шую пестроту почвенного покрова, особенно характерную для флювиогляциальных равнин.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Дополнительными показателями являются формы мезорельефа:

- всхолмления,
- выравненные территории,
- понижения,
- крутые склоны (более 15°),
- склоны средней крутизны ($5\text{--}15^\circ$),
- пологие склоны (менее 5°),
- шлейфовые части склонов,
- приручьевые ложбины,
- замкнутые ложбины.

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

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

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

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

Литература

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

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

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

Глава 2. РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

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

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

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

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

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

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

Флористический состав фитоценоза

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

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

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

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

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