

Н. В. ДЫЛИС

ОСНОВЫ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ

ДОПУЩЕНО МИНИСТЕРСТВОМ ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ СССР В КАЧЕСТВЕ УЧЕБНОГО ПОСОБИЯ ДЛЯ СТУДЕНТОВ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ СПЕЦИАЛЬНОСТЕЙ УНИВЕРСИТЕТОВ

867918

ВОЛГОДСКАЯ
областная библиотека
им. Н. В. Бабушкина

Издательство
Московского университета
1978

Рецензенты:

кафедра охраны природы и биогеоценологии
Казанского гос. ун-та им. В. И. Ульянова-Ленина;
доктор биологических наук, профессор *Л. И. Номоконов*

Дылис Н. В.

Основы биогеоценологии. М., Изд-во Моск.
ун-та, 1978 г.,
152 с. с ил.

Пособие знакомит с основными понятиями, концепциями и проблемами биогеоценологии, изучающей связи и взаимодействия в элементарных ячейках поверхностной оболочки Земли — биогеоценозах. Рассматривается системный характер биогеоценозов и их компонентный состав, функциональный, пространственный и временной аспекты их организации. Анализируются вопросы устойчивости и динамики биогеоценологических систем, межбиогеоценозные связи, классификация биогеоценозов. Освещается современное положение биогеоценологии, соотношение с другими науками о природе, ее важнейшие достижения, роль в решении практических задач.

Пособие отвечает программе соответствующего курса и рассчитано на студентов биологических и географических факультетов, а также будет полезно широким кругам научных работников: ботаникам, лесоводам, почвоведом, зоологам и другим, связанным с комплексным исследованием живой природы, ее рациональным использованием и охраной.

Д $\frac{21001-125}{077(02)-78}$ 102-77

Биогеоценология — наука о комплексах живых и неживых (косных) компонентов природы, находящихся в причинно-следственных взаимодействиях и в совокупности образующих сложные биокосные системы, которые В. Н. Сукачев назвал биогеоценозами. Биогеоценология — наука о биогеоценозах и их совокупности в биогеосфере, или в биогеоценопотическом покрове Земли.

В качестве особого направления биогеоценология оформилась около 35 лет назад, хотя идеи о неразрывной взаимосвязи живой и мертвой природы можно проследить значительно раньше. В общем философском смысле эта идея входит в число генеральных доктрин материалистической диалектики. Применительно к явлениям живой природы она особенно четко была выражена еще в конце прошлого столетия основоположником научного почвоведения В. В. Докучаевым.

В. В. Докучаев (1898), сетуя на то, что в его время изучаются «главным образом отдельные тела — минералы, горные породы, растения и животные.., но не их соотношения, не та генетическая, вековечная, и всегда закономерная связь, какая существует между телами и явлениями, между мертвой и живой природой, между растительными, животными и минеральными царствами», настаивал на необходимости при изучении, а особенно при использовании в практических целях «иметь в виду по возможности всю единую, цельную и нераздельную природу, а не отрывочные ее части». В работе «Место и роль современного почвоведения» В. В. Докучаев (1898) предсказывал рождение новой, по его словам, интереснейшей дисциплины «о тех многосложных и многообразных соотношениях и взаимодействиях, а равно и о законах, управляющих вековыми изменениями их, которые существуют между так называемой живой и мертвой природой». Эти взгляды В. В. Докучаева нашли широкий отклик в научных кругах, особенно среди лесоводов, которые своими работами приближали то время, когда предсказанная В. В. Докучаевым новая наука должна будет занять среди наук о природе «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».

Выдающийся знаток леса, Г. Ф. Морозов, основоположник научного лесоводства, автор знаменитой книги «Учение о лесе», находившийся, как он сам писал, под глубоким влиянием докучаевских идей, считал необходимым рассматривать лес как сложный комплекс живых организмов и физической среды их существования. Он писал, что «лес и его территория должны сливаться для нас в единое целое, в географический индивидуум, биоценозу» (1925). Важную роль в развитии комплексного подхода к живой природе сыграла работа другого известного лесовода и геоботаника, Р. И. Аболина. В 1914 г. он опубликовал оригинальное исследование по классификации болот, в котором выделял под названием эпигенемы поверхностную оболочку Земли, где рельеф, грунты, почва и растительность сочетаются и взаимодействуют между собой, а участки, на пространстве которых компоненты сохраняют однородность, называл эпиморфами. Эпиморфы по объему близки понятию биогеоценоза, а эпигенема — биогеоценотическому покрову Земли.

Комплексный взгляд на природу и ее изучение развивал лесовод Г. Н. Высоцкий. Особенно яркое отражение этот подход при изучении природы нашел в работах Г. Н. Высоцкого, посвященных анализу природы Ергеней (1915) и влиянию древесной растительности на внешние условия, которое он называл пертиненцией (1930).

Видным сторонником комплексного изучения явлений на земной поверхности был также геоботаник и луговед Л. Г. Раменский. Подводя итоги своим исследованиям в книге «Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель» (1938), он писал, что «климат, рельеф, почвы и грунты, природные воды, растительность — все это элементы одной динамичной системы, непрерывно влияющие друг на друга...», отсюда естественно стремление его «к последовательному, комплексному, синтетическому изучению земель».

Наиболее полно идея В. В. Докучаева о цельной и неделимой природе нашла отражение и научную завершенность в работах В. Н. Сукачева. Еще в 1915 г., разрабатывая учение о растительных сообществах, он писал: «...растительные сообщества тесно связаны с теми внешними условиями существования, среди которых они живут, сложными и глубокими взаимодействиями и образуют с ними одно целое» и дальше: «...животные тоже должны быть включены в состав этого единого целого». Позднее В. Н. Сукачев неоднократно возвращался к этим мыслям, углубляя и расширяя их в связи с успехами экологии и микробиологии. Все чаще он говорил о биоценозе и среде обитания как о едином комплексе. Начиная с 1940 г. он развивал представление об этих сложных природных единствах, названных им биогеоценозами. В ряде публикаций В. Н. Сукачев определил основные положения

учения о биогеоценозах, теоретические и практические задачи, программу, направление и организационные принципы исследований. В настоящее время биогеоценология заняла прочное место в ряду биологических наук, получила широкое признание в научных кругах и играет важную роль в углубленном изучении природы.

Исключительное значение для утверждения в биологии идей взаимосвязи живой и косной природы имели исследования В. И. Вернадского, посвященные глобальным аспектам поверхностной оболочки Земли, насыщенной жизнью, и планетарной роли живых организмов. В книгах «Биосфера» (1926) и «Химическое строение биосферы Земли и ее окружения» (1965) В. И. Вернадский убедительно показал роль живых существ в образовании структуры внешних оболочек нашей планеты.

Разработанные В. И. Вернадским глобальные аспекты биосферы имели огромный резонанс во всем естествознании, отразились на мировоззрении В. Н. Сукачева и сказались на идеях развитого им учения о биогеоценозе как элементарной ячейке пленки жизни, по В. И. Вернадскому. Комплексные взгляды на природу в географических науках развивались Б. Б. Польшовым, А. А. Григорьевым, Л. С. Бергом, Н. А. Солнцевым и другими учеными. Эта линия шла достаточно независимо от вышерассмотренного и более тесно связанного с биологической наукой направления, параллельно с ним.

БИОГЕОСФЕРА, ЕЕ СВОЙСТВА И ОСОБЕННОСТИ

Среди оболочек земного шара особый интерес представляет ее поверхностный слой, являющийся средой жизни растений, животных и человека. Эту оболочку мы называем биосферой (Дылис, 1969). Она расположена на контакте газовой, литогенной и водной оболочек Земли и занимает придонную часть воздушного океана и поверхностный слой коры выветривания и акваторий планеты. Биосфера имеет вид тонкой пленки, максимальная толщина которой в 30 000 раз меньше радиуса Земли. Тем не менее значение ее в жизни планеты исключительно велико и многогранно. Это было показано В. И. Вернадским, посвятившим проблемам роли живого вещества на Земле ряд блестящих исследований. Особо важное значение имеет книга «Биосфера».

По сравнению с другими геологическими оболочками Земли биосфера наиболее сложная по составу компонентов, наиболее анизотропная (неоднородная) в пространстве и наиболее динамичная во времени. В ее структуру входит самый нижний (приземный), наиболее плотный и богатый энергией слой тропосферы, почва с подпочвой, поверхностные слои водных пространств, растительность, животные и микроорганизмы. Энергетическим двигателем в биосфере является преимущественно излучение солнца, достигающее поверхности Земли.

Мощность биосферы в разных местах Земли неодинакова и варьирует от нескольких метров где-нибудь на скалах, в тундрах, степях, пустынях до десятков и даже сотен метров в районах распространения некоторых, особенно высоких лесных насаждений (австралийские эвкалиптовые леса, леса из мамонтовых деревьев в Северной Америке, дугласии и др.). Однако как верхние, так и нижние границы биосферы не отличаются большой определенностью и как бы растворяются в сериях переходных состояний в соседние оболочки Земли. Поэтому разные исследователи объем области Земли, охваченной жизнью, представляют и называют неодинаково.

В. И. Вернадский область планеты, охваченную жизнью, называл вслед за Ламарком и Зюссом биосферой и мощность ее в радиальном направлении оценивал в 25—30 км (рис. 1). На основании фактически установленных границ проявления

жизни в высоких слоях атмосферы, в глубинах океана и земной коры В. И. Вернадский относил к биосфере нижние слои стратосферы, всю тропосферу, гидросферу и кору выветрива-

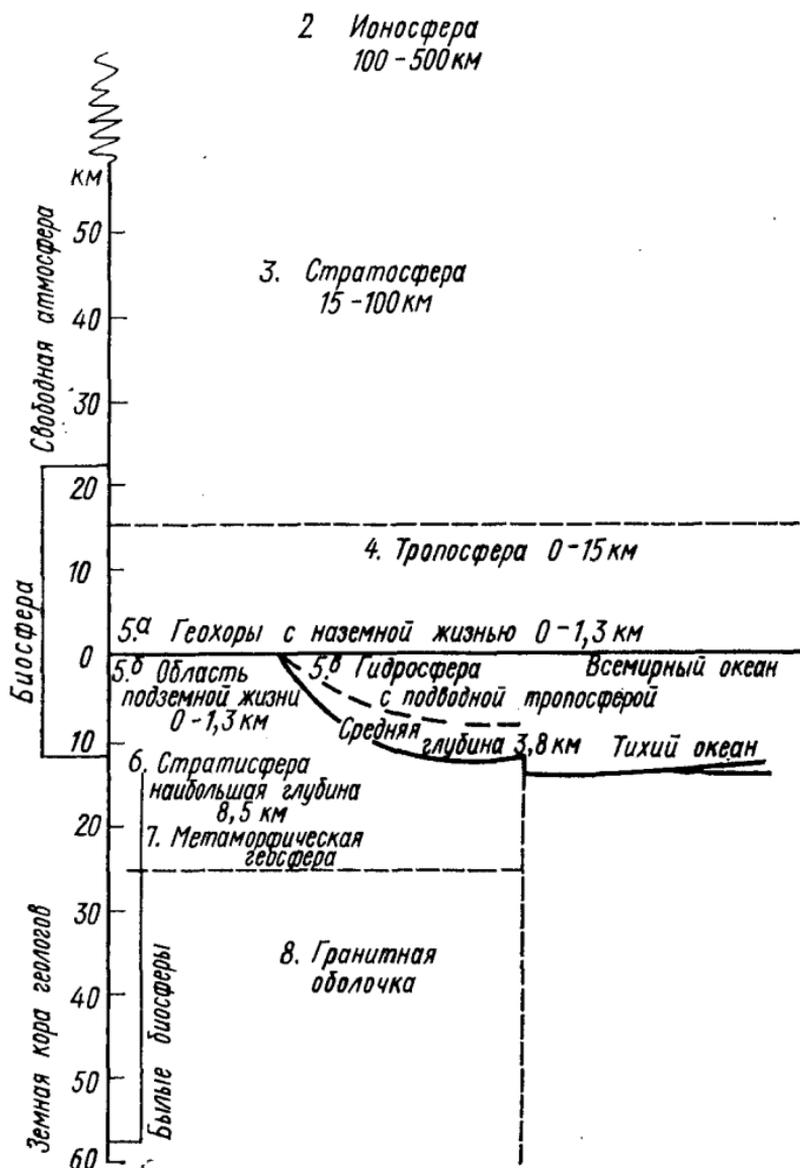


Рис. 1. Геологические оболочки и геосферы Земли (по В. И. Вернадскому, 1965)

ния. Таким образом, биосфера, по В. И. Вернадскому, не является синонимом биогеосферы.

А. А. Григорьев (1956) зону взаимодействия атмосферы, литосферы, гидросферы и сферы жизни называет «физико-ге-

ографической оболочкой земного шара» и ограничивает ее верхними слоями тропосферы и теми частями литосферы, где, по его мнению, взаимодействие между атмосферой, литосферой, гидросферой и биосферой перестает прямо или косвенно влиять существенным образом на протекающие в атмосфере и гидросфере процессы. В итоге мощность физико-географической оболочки, по А. А. Григорьеву, составляет не менее 20 км. Столь же широко (20—30 км) рассматривает зону жизни К. М. Забелин (1963). Он называет ее биогеносферой — сферой зарождения, возникновения жизни.

Область жизни в широком понимании крайне неоднородна не только в биологическом, но и в геофизическом и энергетическом отношениях. Слишком мало общего между разреженной и постоянно холодной стратосферой и верхними слоями тропосферы с редкими следами занесенных в них большей частью в латентной форме мельчайших организмов и насыщенными теплом приземными слоями тропосферы с кшащей в них многообразной и буйно проявляемой растительной и животной жизнью и огромными ресурсами свободной энергии. Учитывая это, В. И. Вернадский различал в широко трактуемой им биосфере как ряд типичных геохор, так и значительно более узкую область сгущений жизни, которую он называл «слоем жизни», «пленкой жизни», иногда — «областью концентрации живого вещества». Толщина этой пленки определялась В. И. Вернадским всего лишь десятками — сотней метров (в океанах иногда существенно больше). По объему и существу происходящих здесь процессов эта пленка чрезвычайно близка нашему пониманию биогеосферы. Близка она и к понятию биогеоценотического покрова, по В. Н. Сукачеву, и эпигенеме, по Р. И. Аболину. Их следует считать синонимами.

Е. М. Лавренко (1949) слой сгущений жизни, по В. И. Вернадскому, предложил называть фитогеосферой, стремясь подчеркнуть ведущее значение в жизни этой оболочки растительного компонента. Однако при этом в принципе совершенно правильном акценте невольно ущемляется не менее существенное значение в функционировании биогеосферы животного и микробного населения. Ведь без аналитической работы этих компонентов в биогеосфере невозможно было бы сколько-нибудь продолжительное существование и самой растительности и всей биогеосферы. Поэтому, хотя фитогеосфера по своему содержанию и объему тождественна пониманию биогеосферы, термин «биогеосфера» более полно и точно информирует об особенностях данной оболочки, и ему следует отдать предпочтение. Кроме того, термин «биогеосфера» более созвучен с названием науки, ее изучающей, — биогеоценология — и названием основного объекта изучения — биогеоценоз.

В физической географии представлению о биосфере ближе всего представление о ландшафтной оболочке, или ландшафтной сфере, выделяемой некоторыми географами и определяемой в качестве зоны прямого соприкосновения и активного взаимодействия литосферы, атмосферы и гидросферы и максимальной насыщенности органической жизнью. Фактически объем ландшафтной оболочки в трактовке признающих ее географов обычно несколько больше, чем объем биосферы, или биогеоценотического покрова, по В. Н. Сукачеву, или фитосферы, по Е. М. Лавренко. Приращение радиальной мощности здесь идет как за счет расширения воздушной части оболочки, так и за счет углубления ее нижнего предела. Более существенно, однако, то, что биосфера в отличие от ландшафтной оболочки занимает только ту часть земной поверхности, на участках которой хотя бы на короткий срок в процессах обмена веществ активно и закономерно действует, а не просто присутствует в виде зачатков или случайно забредших и занесенных организмов живое вещество; участки биосферы не могут быть в годичном цикле постоянно безжизненными.

Наиболее существенной и глубоко специфичной особенностью биосферы помимо чрезвычайно для нее характерного трехфазного состояния вещества косных компонентов является наличие сконцентрированных и активно функционирующих масс растительной и животной жизни, в совокупности образующих то, что В. И. Вернадский называл «живым веществом планеты». Одновременно функционирующая масса этого вещества в масштабе планеты очень невелика и составляет около $1/6000000$ от массы всего земного шара, но по своей деятельности и ее последствиям оно, как показал В. И. Вернадский, «является одной из самых могущественных геохимических сил планеты», в ходе времени к тому же непрерывно возрастающей.

За время существования жизни на Земле организмы коренным образом изменили весь лик планеты, перестроили энергетику, химизм и структуру как литосферы, так и воздушной оболочки. С деятельностью живых существ непосредственно связано формирование и стабилизация газового состава атмосферы, миграция и постоянство в ней запасов углекислого газа и кислорода. Конечно, организмы контролируют газовый состав только в тонком прилегающем к Земле слое воздуха, но благодаря диффузии газовая функция живого вещества распространяется далеко за верхний предел биосферы, достигает озонового экрана, участвует в его формировании и стабилизирует газовый состав воздуха во всей толще атмосферы.

Живое вещество ответственно также за преобразование и накопление на поверхности планеты энергии солнечных из-

лучений в форме химической энергии разнообразных органических материалов. С этой функцией живой материи тесно связано уменьшение энтропии, обесценивание и рассеивание солнечной энергии в тепловой форме в космическое пространство.

Принимая концепцию В. Л. Комарова о том, что возникающее в ходе эволюции множество форм жизни и усложнение их морфологической организации приводит к удлинению циклов превращения солнечной энергии на поверхности Земли, можно предполагать, что современная биосфера по сравнению с ее состоянием в предыдущие эпохи с термодинамической точки зрения более устойчива и уравновешенна, поскольку ее живое вещество представлено большим разнообразием более сложных жизненных форм растений и животных, связанных друг с другом многоступенчатыми трофическими связями и многоступенчатой передачей энергетического потока от одного трофического уровня к другому. Живое вещество, однако, не только в самом себе накапливает свободную энергию, одновременно оно обогащает ею и физические среды планеты: воздух, почву, воды.

В. И. Вернадский доказал, что живое вещество планеты ответственно также за минералогическую и химическую структуру верхних слоев земной коры и химическую активность вадозных (природных) вод, насыщенных продуктами жизнедеятельности растений, животных, микробов. По заключению В. И. Вернадского, «живое вещество является вечным, постоянным нарушителем химической косности Земной поверхности, накладывающим неизгладимую печать на всю химию земной коры». Без действия живых организмов поверхность Земли стала бы такой же инвариантной и химически инертной, как поверхность Луны. Эта химическая функция, приводящая в движение колоссальные количества химических элементов, осуществлялась и продолжает осуществляться либо непосредственно через прямое активное участие живых существ на поверхности Земли, вызывая так называемую биогенную миграцию и биогенную аккумуляцию различных веществ, либо косвенно — через преобразование физических и химических характеристик среды, в которых эти миграции осуществляются и от которых зависит их скорость и результат. Живому веществу планета обязана образованием почв, торфа, углей, нефти, битумов, известняков, сапропелей, бокситов и многих других отложений, имеющих важное значение в производственной деятельности человека. «Если бы жизнь прекратилась,— писал в связи с этим В. И. Вернадский,— то элементы этих тел быстро приняли бы новые химические группировки, отвечающие новым условиям, старые нам известные тела безвозвратно исчезли бы. С исчезновением жизни не оказалось бы на земной поверхности

силы, которая могла бы давать непрерывно начало новым химическим соединениям».

Перечисленные функции живых организмов связаны с непрерывным отправлением ими таких физиологических процессов, как питание, дыхание, испарение влаги, размножение, рост, а также с отмиранием, т. е. со всеми теми процессами, при которых химические элементы или выхватываются из внешней среды и преобразуются в телах растений и животных в разнообразные органические материалы, или, наоборот, выносятся во внешнюю среду в первозданных или биологически преобразованных формах. Одновременно изменение физических и химических характеристик косной среды живыми организмами, притом также автоматически, осуществляется и механическим путем, например, через задержание осадков телами растений, через отражение ими света, ослабление силы ветра через трение в зарослях растений и т. п.

Таким образом, живое вещество планеты осуществляет непрерывный контроль за состоянием и перемещением материально-энергетических ресурсов и рядом важных параметров среды, в которой оно функционирует.

Подчеркивая это, необходимо сказать, что в биосфере проявляется и обратное воздействие косных компонентов природы (правильнее сказать биокосных) на состав, структуру, уровень организации, размер массы, продуктивность, характер метаболизма и другие особенности современных живых систем. В разных частях биосферы это воздействие проявляется очень неравномерно, что обусловлено астрономическими и геофизическими особенностями планеты — ее геометрией, орбитой, наклоном оси вращения, распределением материков и океанов, их размерами, очертаниями, формой литогенной основы и другими факторами более частного характера. В связи с этим и живое вещество планеты и свойства пронизанных им косных участников биосферы отличаются в пространстве крайней неоднородностью, пестротой, имеют мозаичный характер. Например, на суше наибольшего разнообразия, сложности строения и наивысшей продуктивности системы живых организмов достигают во влажном тропическом поясе; наоборот, наименьшее сгущение жизни и низкая биологическая продуктивность отличают области холодного и сухого климатов полярных стран, пустынь, высокогорий. В океанах наибольшая концентрация живого вещества и соответственно наивысший урожай органического материала наблюдаются в мелководных, неретических областях, сильная рассеянность живых существ отличает центральные глубоководные части океанов.

Структурно-физическая и функциональная характеристика дифференциации биосферы на элементарные составляющие будет рассмотрена ниже. Рассмотрим еще один общепла-

нетарный аспект биосферы. Биосфера — область не только растительной и животной жизни, организованной в разнообразных конкретных элементарных ячейках, она одновременно и колыбель человечества, причем единственная из всех оболочек Земли, где по всему комплексу условий возможно постоянное его нахождение и его нормальная всесторонняя деятельность. Человечество не может не находиться в процессе непрерывного общения и материально-энергетического обмена с биосферой. Даже тогда, когда люди на время покидают пределы биосферы на самолетах, космических и подводных кораблях, они, во-первых, ведут там не совсем полноценное существование, во-вторых, вынуждены захватывать с собой в том или другом виде минимум условий из привычной для них и их породившей среды — биосферы, и, наконец, в-третьих, они всегда рассчитывают вновь оказаться на поверхности Земли, в биосфере, в условиях нормального для себя давления, освещения, газового режима, влажности, тепла, пищи и др.

Биосфера снабжает человечество всеми жизненно необходимыми ресурсами: водой, кислородом, продовольствием, топливом, сырьем для промышленности, строительства и других целей. В биосфере человек удовлетворяет и свои духовные потребности, в ней он черпает многие идеи для технического прогресса, развития науки, искусства. С другой стороны, человечество все время находится под известным контролем и сильным воздействием биосферы и испытывает с ее стороны различные и неблагоприятные влияния: болезни человека, домашних животных и возделываемых растений, порча продуктов, повреждение промышленных изделий, зданий и других сооружений, культурных ценностей: картин, книг и пр., что вынуждает прибегать для их охраны к разнообразным и часто очень дорогостоящим мерам. Это, конечно, еще больше увеличивает наш интерес к биосфере и ее изучению.

Используя биосферу в различных направлениях, развивающееся человечество одновременно все сильнее изменяет строение этой коренной среды своего существования, причем часто в сторону, весьма неблагоприятную для себя и грядущих поколений. Масштаб этих изменений за последние 30—40 лет приобрел поистине глобальный характер, и человечество стало едва ли не самой могущественной, а главное постоянно действующей силой на поверхности Земли, к тому же непрерывно нарастающей. Не случайно поэтому лучший знаток интегральных особенностей этой оболочки В. И. Вернадский писал, что «мы переживаем сейчас новое геологическое эволюционное изменение биосферы». Биосфера превращается в ноосферу, по терминологии других, — биотехносферу, в новое, человеческой деятельностью обусловленное состояние.

Человечество, вооруженное небывало мощными техническими средствами и колоссальными новыми энергетическими ресурсами, начинает контролировать и преобразовывать природные ресурсы и структуру биосферы, направляя и приспособляя их к своим возрастающим нуждам.

Но далеко не всегда эта деятельность, как известно, приводит к ожидаемым результатам. Биосферные связи в природе, обеспечивающие равновесие биосферы и ее отдельных частей, чрезвычайно разнообразны и сложны, и недоучет каких-нибудь из них часто приводит к неожиданно тяжелым последствиям. Примеров этого сейчас известно очень много, и в общепланетарном плане чрезвычайно остро встал вопрос об охране биосферы, о разработке таких форм и методов хозяйствования в природе, чтобы ресурсы ее не разрушались и истощались, а приумножались. Это особенно достижимо в условиях планового социалистического хозяйства. Верховным Советом СССР в 1972 г. было принято специальное постановление «О мерах по дальнейшему улучшению охраны природы и рациональному использованию природных ресурсов», в котором указано, что вмешательство в природу должно осуществляться «на основе глубоких комплексных исследований, сопровождаться научными прогнозами возможных последствий, исключающих вредное воздействие на окружающую природную среду»¹.

Учитывая эту насущно острую проблему современности, XXV съезд КПСС принял широкую программу конкретных действий по охране окружающей среды, рациональному использованию и воспроизводству природных ресурсов. Планируется строгий контроль за состоянием окружающей среды и источниками ее загрязнения, строительство высокоэффективных очистных сооружений, рекультивация земель на месте горных и торфяных разработок, прогнозирование влияния хозяйственной деятельности на окружающую среду при подготовке проектных решений, безотходность промышленного производства, комплексное и рациональное использование земельных, водных и лесных ресурсов и др.

«Хозяйское, рачительное использование естественных ресурсов, забота о земле, о лесе, о реках и чистом воздухе, о растительном и животном мире — все это наше кровное коммунистическое дело. Мы должны сохранить и украсить нашу землю для нынешних и будущих поколений советских людей», — говорит Генеральный секретарь ЦК КПСС, Л. И. Брежнев².

¹ «Правда», 1972, 21 ноября, № 265.

² Брежнев Л. И. Ленинским курсом. Речи и статьи, т. 2. М., Политиздат, 1970, с. 103.

**БИОГЕОЦЕНОЗ — ЭЛЕМЕНТАРНАЯ
ЯЧЕЙКА БИОГЕОСФЕРЫ**

Самая дробная и самая внутренне однородная часть биосферы — биогеоценоз, понятие о котором было введено в науку академиком В. Н. Сукачевым в 1940 г. и усиленно разрабатывалось им в послевоенное время. В последней редакции В. Н. Сукачев (1964) дал биогеоценозу следующее определение: «Биогеоценоз — 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 слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией между собой и другими явлениями природы и представляющая собой внутренне противоречивое единство, находящееся в постоянном движении, развитии». В. Н. Сукачев дал и графическое изображение этой совокупности живых и косных тел и связей между ними (рис. 2).

В предложенном определении биогеоценоза особо надо подчеркнуть, что:

1) биогеоценоз связан с определенным участком земной поверхности и, стало быть, является категорией биохорологической;

2) составными частями биогеоценоза являются материальные тела: живые (растения, животные, микроорганизмы) и косные (атмосфера, горная порода, почва); они называются компонентами биогеоценоза, или биогеоценозическими компонентами;

3) связанность компонентов биогеоценоза покоится на обмене веществом и энергией как между ними, так и с окружающей внешней средой;

4) биогеоценоз внутренне противоречивое и динамичное биокосное единство.

В состав биогеоценоза не включаются такие явления, как рельеф, климат, земное тяготение, время. Они не являются материальными телами, не вносят в биогеоценоз ни веществ, ни энергии и, естественно, не участвуют в биогеоценозическом метаболизме. Но они оказывают на биогеоценозы разностороннее сильное влияние, как прямое, так и косвенное. В частности, рельеф влияет на направление и интенсивность



Владимир Николаевич Сукачев

обменных процессов, на некоторые свойства, структуру и связи отдельных компонентов, определяет пространственное размещение биогеоценозов. Все указанные явления суть факторы биогеоценоза, но не компоненты. К факторам биогеоценоза В. Н. Сукачев относит также деятельность человека, связанную с использованием компонентов биогеоценоза: ра-

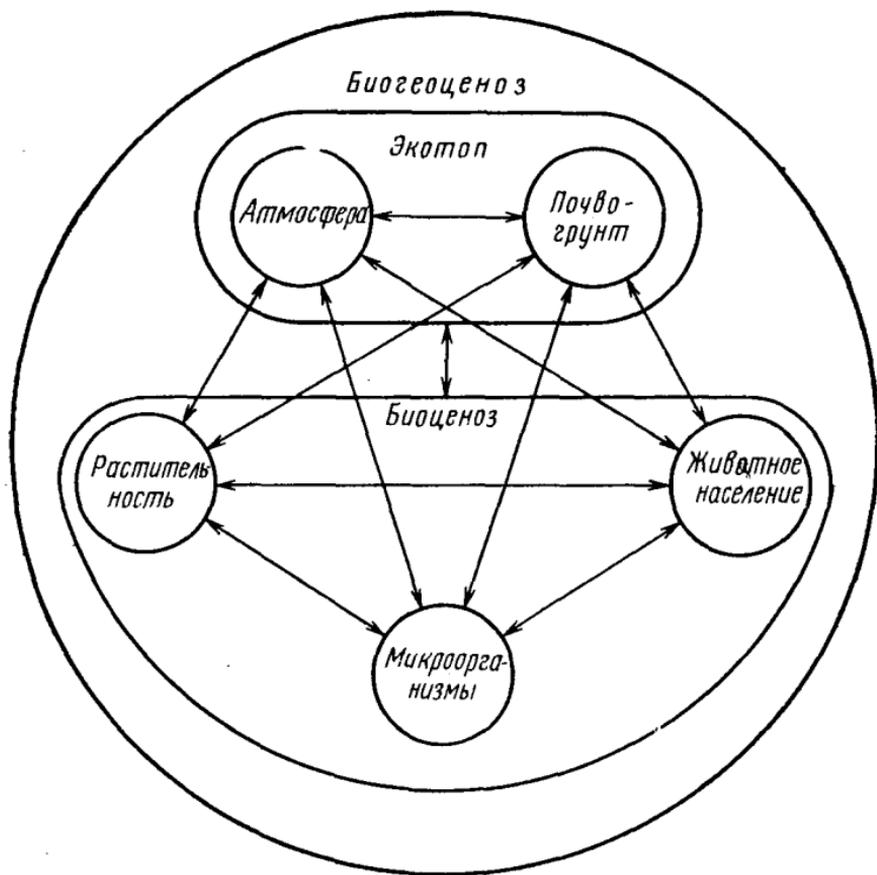


Рис. 2. Схема функциональной структуры биогеоценоза (по В. Н. Сукачеву, 1964)

стений, животных, почвы, воды, воздуха. Однако вопрос этот достаточно дискуссионный.

Биогеоценоз состоит из структурно и функционально очень разнородных компонентов живой и косной природы, но 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, подчинен 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. Например, атмосфера елового биогеоценоза преобразована во всех своих свойствах и состояниях иначе, чем в соседнем березняке или сосновом бору. То же можно сказать о почве или животном населении биогеоценоза. Следовательно, биогеоценоз не просто собирает «под общей крышей» разнообразные элементы, он все свои части формирует в соответствии со своей общей системной организацией, со своей общей «целью» — обеспечение устойчивости структуры и функционирования.

Биогеоценозы развиваются как на суше, так и в разного рода водоемах, но их нет или они выражены фрагментарно и зачаточно на вечных льдах, на территориях, занятых городами, дорогами, промышленными карьерами, молодыми лавовыми потоками и т. п. Биогеоценозы в природе очень разнообразны, и разнообразие это трудно обозримо. Различается великое множество конкретных биогеоценозов: лесных, болотных, луговых, тундровых, степных, пустынных, пресноводных, морских и др.

Переходы в пространстве от одних биогеоценозов к другим сопровождаются сменой состояний и свойств всех его компонентов, а соответственно и сменой всего биогеоценозического метаболизма и его последствий. Границы биогеоценозов могут быть прослежены на любом из его составляющих, хотя чаще всего они определяются и совпадают с границами растительных сообществ. Растительность во всей системе компонентов биогеоценоза; их связях и работе занимает узловое, центральное, положение, и изменения в ее составе, строении и свойствах влекут за собой более или менее адекватное изменение свойств и состояний остальных компонентов биогеоценоза.

Границы между биогеоценозами могут быть довольно резкими, почти линейными, и размытыми, полосными, с постепенным переходом. Первые характерны для территорий, нарушенных хозяйственной деятельностью человека, вторые — для неизменных или мало измененных местностей.

Понятие биогеоценоза приложимо не только к естественным системам, но и к искусственно создаваемым человеком хозяйственным угодьям: пашням, сеяным лугам, лесным культурам, паркам, прудам, водохранилищам и т. д. Наряду с закономерностями, общими с природными биогеоценозами, эти искусственно созданные системы имеют ряд существенных особенностей в компонентной структуре и материально-энергетическом метаболизме, обусловленных спецификой культурных растений и проведением на участках их выра-

щивания разнообразных мероприятий, направленных на создание благоприятных условий для выращиваемых растений: внесение удобрений, поливы, снегозадержание, известкование, вспашка и рыхление почвы, прореживание посевов, прополка сорняков, распыление ядохимикатов и т. п. Такие системы часто выделяются в особую категорию культур биогеоценозов, или агробιοгеοценозов.

Наряду с понятием и термином биогеоценоз в литературе, главным образом иностранной, фигурирует еще понятие экосистемы. Это понятие, как и сам термин, введено в науку английским ботаником А. Тенсли (Tansley) в 1935 г. Он рассматривал экосистему как одну из физических систем, в которую входит комплекс организмов, или биом, и весь комплекс физических факторов, составляющих среду биома, причем организмы и факторы неорганической среды являются равноправными и неразрывно связанными участниками экосистемы. В современных экологических работах, развивающих и углубляющих идею экосистемы, особенно подчеркивается функциональный характер этого явления, которое включает циркуляцию, трансформацию и аккумуляцию веществ и энергии посредством живых организмов и их деятельности. Таким образом, по общему духу, по идее, понятие экосистемы близко к биогеоценозу. У нас некоторыми авторами эти понятия рассматриваются даже в качестве синонимов, что, однако, совершенно неправильно. Экосистема и в понимании автора термина, и современных иностранных исследователей не имеет определенного объема, может охватывать пространство любой протяженности, приложимо к системам любой размерности — от капли прудовой воды, аквариума с водными растениями и рыбками до океана и всей поверхности планеты и даже вселенной.

Биогеоценоз, конечно, тоже система, поскольку его элементы обнаруживают между собой глубокие органические связи и взаимодействия и поскольку налицо его несомненная целостность. Однако система эта однозначной размерности: она ограничена вполне определенными достаточно узкими рамками растительного сообщества и занимаемого им пространства и в соответствии с законом диалектики о переходе количественных изменений в качественные не может быть распространена ни на пень, ни на одинокое дерево, ни на океан. Соотношение биогеоценоза и экосистемы может быть передано так: биогеоценоз — это экосистема в границах фитоценоза, или точнее: категории экосистемы и биогеоценоза совпадают на уровне растительного сообщества и принципиально расходятся как выше, так и ниже этого уровня. Даже методика и программа изучения таких категорий разнокачественны и, в частности, не может быть одной меры для оценок структуры и процессов океана и ведра прудовой воды, дре-

весного пня и биосферы в целом. Не случайно В. И. Вернадский, исследуя глобальные аспекты биосферы, ввел интегрированное понятие живого вещества. Учет фактического разнообразия живых организмов и их специфического действия, которое необходимо при изучении дробных биогеоценологических систем, при раскрытии планетарных особенностей функционирования биосферы был бы большой помехой. Наконец, надо подчеркнуть, что (на это уже обращал внимание В. Н. Сукачев) экологические отношения, составляющие главную суть понятия экосистемы, не покрывают полностью связей, отношений, процессов, имеющих в действительности в биогеоценологических системах, таковы физикохимическое выветривание горных пород, движение воздушных масс, обусловленное барическими и температурными градиентами, в водных биогеоценозах перемещение водных масс и др.

Возможно, учитывая это, Z. Schmitchusen (1961) считал необходимым понятие экосистемы дополнять понятием голоцена, включающего не только процессы, происходящие под действием биологических (экологического характера), но и физических сил.

В заключение следует подчеркнуть, что, несмотря на популярность концепции экосистемы во многих странах Европы и Америки, еще нет единства взглядов на природу экосистемы, и параллельно с этим термином в зарубежной литературе уживаются и другие наименования: биосистема—в качестве единицы живого мира в месте ее существования (Thienemann, 1939), биохора—в качестве системы, составленной из живого населения и окружающей среды (Friderichs, 1948), сайт—применительно к лесным экосистемам для обозначения целостной совокупности физических и биологических факторов определенного местоположения, (Rowe, 1960) экотоп и др.

Из географических терминов ближе всего по объему к биогеоценозу понятие фации, под которой понимается наиболее дробное и внутренне по составу компонентов наиболее однородное подразделение ландшафтной оболочки. Академик В. Б. Сочава считает понятия фации и биогеоценоза синонимами, но рассматриваемыми с разных сторон: фация—с географической, биогеоценоз—с энергетической. Фактически во многих частных случаях фация и биогеоценоз территориально не совпадают, биогеоценоз более дробный, более однородный, чем фация. Кроме того, понятию фации нередко придается типологическое значение, которому может отвечать, конечно, не биогеоценоз, а тип биогеоценоза. Наиболее существенным, однако, представляется расхождение в направлении изучения биогеоценозов и фации. В биогеоценологии упор при исследовании биогеоценозов делается, как это правильно отмечает В. Б. Сочава, на раскрытие связей компонентов био-

геоценоза, на анализ материально-энергетических взаимодействий между ними. Исследование фаций, как и других подразделений ландшафтной оболочки, направляется главным образом на морфологию, структуру, описание пространственной сопряженности, выделение и картирование фаций, урочищ, ландшафтов. В отличие от биогеоценозов фации могут быть безжизненными, их можно выделять и исследовать не только на Земле, но и на Луне, биогеоценозы, как показывает и само название их, неразрывны с работой живого вещества, связаны с территориями, занятыми сообществами организмов.

Биогеоценоз — подлинная природная лаборатория, где одновременно совершаются тысячи разнообразных процессов и реакций, из которых наиболее общее и наиболее существенное значение для биосферы имеют процессы обмена веществом и энергией как между компонентами биогеоценоза, так и между всем биогеоценозом и его ближайшим окружением. Этот процесс В. Н. Сукачев назвал основным биогеоценозическим процессом и его изучение рассматривал в качестве главной, профилирующей задачи биогеоценологии. Расшифровка и оценка этого процесса должны давать исчерпывающую количественную характеристику потоков вещества и энергии. Решение этой генеральной задачи биогеоценологии немислимо, однако, без самого тщательного анализа состава и структуры растительного и животного компонентов, выявления и количественной оценки трофических уровней, по которым в биогеоценозе идет передача вещества и энергии, экологических ниш, первичной и вторичной продуктивности, свойств почвы, темпов и направления почвообразовательного процесса, солярного режима и др.

Среди разнообразных последствий работы биогеоценозических систем особо важное место принадлежит образованию биомассы растений. В ней находят отражение все взаимодействия растительного компонента с гетеротрофами и косной частью биогеоценоза. Количественное выражение этой биомассы служит исходной величиной для всех последующих расчетов, связанных с движением энергии по цепям питания и балансом веществ и энергии в биогеоценозических системах. Правда, в биогеоценозическом отношении роль этих балансов не очень велика, придавать им особое значение нет оснований, поскольку они не могут характеризовать всех особенностей биогеоценозического процесса, и в частности его ритма, интенсивности и пр. Сходство балансов разных биогеоценозических систем, естественно, может быть достигнуто и при резком несходстве их по всем тем процессам, которые к этим балансам ведут.

Это хорошо иллюстрирует сравнение первичной продуктивности влажного тропического леса в Африке и букового

Брутто продукция

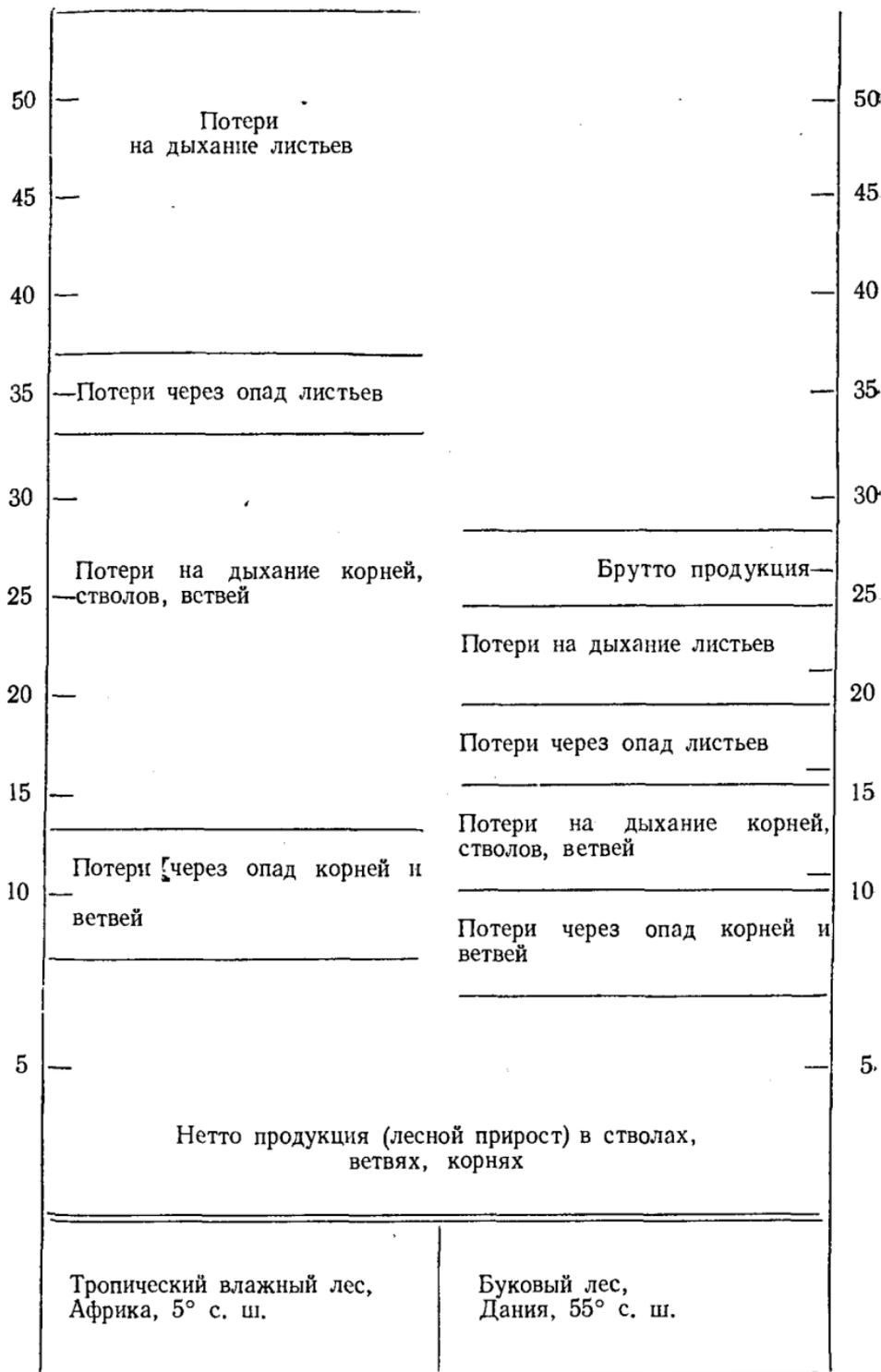


Рис. 3. Первичная продуктивность и расходы растений на дыхание в двух контрастных лесных экосистемах (по Muller, Nielson, 1965)

леса в Дании, проведенное Muller, Nielson (1965). Как видно из схемы (рис. 3), годовой баланс всех обменных процессов растительного компонента влажного тропического леса и букового леса Дании в виде чистой продукции примерно одинаков — около 9,5—10 т сухого вещества, тогда как весь годичный ход обменных связей растительности с другими составляющими биогеоценозов в этих двух точках биосферы, естественно, очень резко различен. Это отражается, с одной стороны, соотношением брутто продукции органического вещества, которое в тропическом лесу в два с лишним раза превышает брутто продукции буковых рощ Дании, и, с другой стороны, соотношением расходов вещества и энергии на дыхание растений, которое в тропиках опять-таки гораздо больше. Баланс сходный, но формирование его, входные величины и текущие расходы ресурсов резко различны, и, следовательно, биогеоценозический процесс в этих системах разворачивался в годичном цикле по разной программе.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИХ СИСТЕМ И ЕЕ АНАЛИЗ

Как любая функционирующая физическая система биогеоценоз обладает определенной степенью организации или упорядоченности в связях и работе материальных компонентов. Эта организация проявляется в виде определенного порядка в размещении и группировке взаимосвязанных своей работой масс живых и косных тел, который обеспечивает возможность всей системе биогеоценоза осуществлять генеральную функцию — материально-энергетический обмен между составляющими биогеоценоза и между биогеоценозом и окружающей его внешней средой.

Можно различать три аспекта в организации биогеоценологических систем: структурно-физический, характеризующий пространственную группировку и размещение масс живых и косных тел, функциональный, отражающий их взаимоотношение и работу; и временной, фиксирующий динамику сложения и работы их. Все аспекты между собой органически связаны и в биогеоценологических системах проявляются как разные стороны одного явления.

Функциональная структура биогеоценозов

При исследовании структурно-функциональной организации биогеоценозов прежде всего необходим анализ их компонентной, или элементной, структуры, отражающей членение системы на подсистемы и блоки, подчиненные ей с определенной степенью свободы. При этом важно учитывать не столько субстратную природу компонента, сколько его функциональные действия в общей системе биогеоценоза. Ни один компонент биогеоценоза не может быть раскрыт и описан вне его функциональной характеристики, вне его работы.

В наиболее сложном виде компонентная структура биогеоценологических систем проявляется на суше. Именно здесь в лесах, на лугах, в степях, тундрах развиваются биогеоценозы, в состав которых включаются все отмеченные выше компоненты живой и косной природы. Их рассматривают как полночленные биогеоценозы.

Структура водных биогеоценозов проще. В глубоководных системах нет, в частности, ни атмосферы, ни почвы и все

взаимодействия биоты осуществляются с одним общим компонентом — жидкой водой. В прибрежно-водных биогеоценозах, в составе которых участвуют плавающие или в той или иной мере выставляющиеся из воды растения, структура сложнее — в число компонентов входит воздушная среда, но почвы еще нет. Донные или другие грунты, в которых укореняется часть водных растений, нецелесообразно смешивать с почвой, поскольку в них нет признаков, присущих последней, а связи с ними водных растений носят преимущественно механический характер.

В биогеоценозах суши компонентная структура бывает не всегда полно развита. Так, неполночленными системами надо считать лишённые почвы болотные биогеоценозы, биогеоценозы птичьих базаров, где нет растительности, почвы и нет сбалансированного обмена органических веществ, а идет мощное накопление на поверхности скал экскретов и других отходов птиц в виде залежей гуано. К неполночленным биогеоценозам относятся также системы различных зарастающих отмелей и осыпей, скалы и россыпи с накипными лишайниками и ряд других. Особо надо отметить биогеоценозы, компонентный состав которых изменяется в годичном или суточном ритме. Таковы заливные участки пойменных террас или участки морских побережий, ежедневно заливаемые морскими водами. Периодически эти системы приобретают черты строения то водных биогеоценозов, то биогеоценозов суши.

В соответствии с разработкой компонентной структуры биогеоценоза В. Н. Сукачевым в любом биогеоценозе можно выделить две части: косную и живую, или иначе экотоп и биоценоз, находящиеся в материально-энергетическом взаимодействии. С функциональной точки зрения косная часть биогеоценоза является материально-энергетической базой биогеоценоза, поставщиком веществ и энергии, на основе которых работает живая часть системы. Ресурсы состоят из газов атмосферы, воды, различных минеральных веществ, солнечной радиации. В зрелых биогеоценозах эти ресурсы находятся в преобразованных биоценозом формах и в значительных количествах непосредственно включены в состав органических веществ, из которых образованы тела живых растений, животных, микроорганизмов и разнообразные продукты их жизнедеятельности. Часть этих ресурсов в биогеоценозах находится нередко в недоступных для живых существ формах и образует потенциальный запас биогеоценоза.

Живая часть биогеоценоза, образованная растениями, животными и микроорганизмами, в функциональном плане выступает в целом как трансформатор ресурсов косной части в разнообразный мир органических веществ и фиксированной в них энергии солнца. Эта трансформация осуществляет-

ся организмами главным образом в процессах питания, дыхания, роста тел и разнообразных прижизненных выделений. Среди них необходимо различать три взаимосвязанных звена: 1) первичных продуцентов, или автотрофов, создающих первичное органическое вещество; 2) консументов, потребителей готовых органических веществ и 3) редуцентов, разрушителей органических материалов.

Продуценты в биогеоценозах представлены зелеными фототрофными растениями, создающими органические вещества из неорганических с помощью энергии солнечного луча, и хемотрофными бактериями, использующими энергию химических связей при окислении некоторых неорганических веществ. Роль последних в функционировании биогеоценозов велика.

Консументы в биогеоценозах представлены очень большим разнообразием животных форм, значительно превышающим видовой состав растений. Среди них выделяются группы фитофагов, потребляющих ткани и органы живых растений, зоофагов, пожирающих животных или паразитирующих на животных, и сапрофагов, питающихся отмершими организмами или их частями.

Редуценты, в основном бактерии и низшие грибы, в огромных количествах населяющие поверхностные слои почвы, разрушают сложные органические вещества как растительного, так и животного происхождения до элементарных составляющих, добытую при этом энергию используют на собственные синтезы и на образование собственного тела.

В ходе трофических взаимодействий этих трех групп живых существ в биогеоценозах осуществляется передача энергетического потока с одного трофического уровня на другие, причем на каждом уровне в процессе дыхания организмов происходит потеря части первоначально накопленной продуцентами энергии в тепловой форме, как это схематично показано на рис. 4. Сохраняется только та часть энергии, которая на время жизни растений и животных закрепляется в их биомассе в форме энергии химических связей органических веществ.

Функциональные связи компонентов биогеоценоза чрезвычайно разнообразны. Одни из них имеют характер прямых и пропорциональных зависимостей, другие разнообразно и сложно опосредованы. Ряд связей имеет для биогеоценозических систем облигатный характер, другие менее существенны и факультативны. Все связи очень динамичны: временами усиливаются, временами ослабевают, а иногда и совершенно прерываются из-за периодичности в жизнедеятельности биоты или перемен в состояниях косной части биогеоценоза и сопровождающих систему факторов. Изменения характера и тесноты связей в биогеоценозах могут быть колебательными и

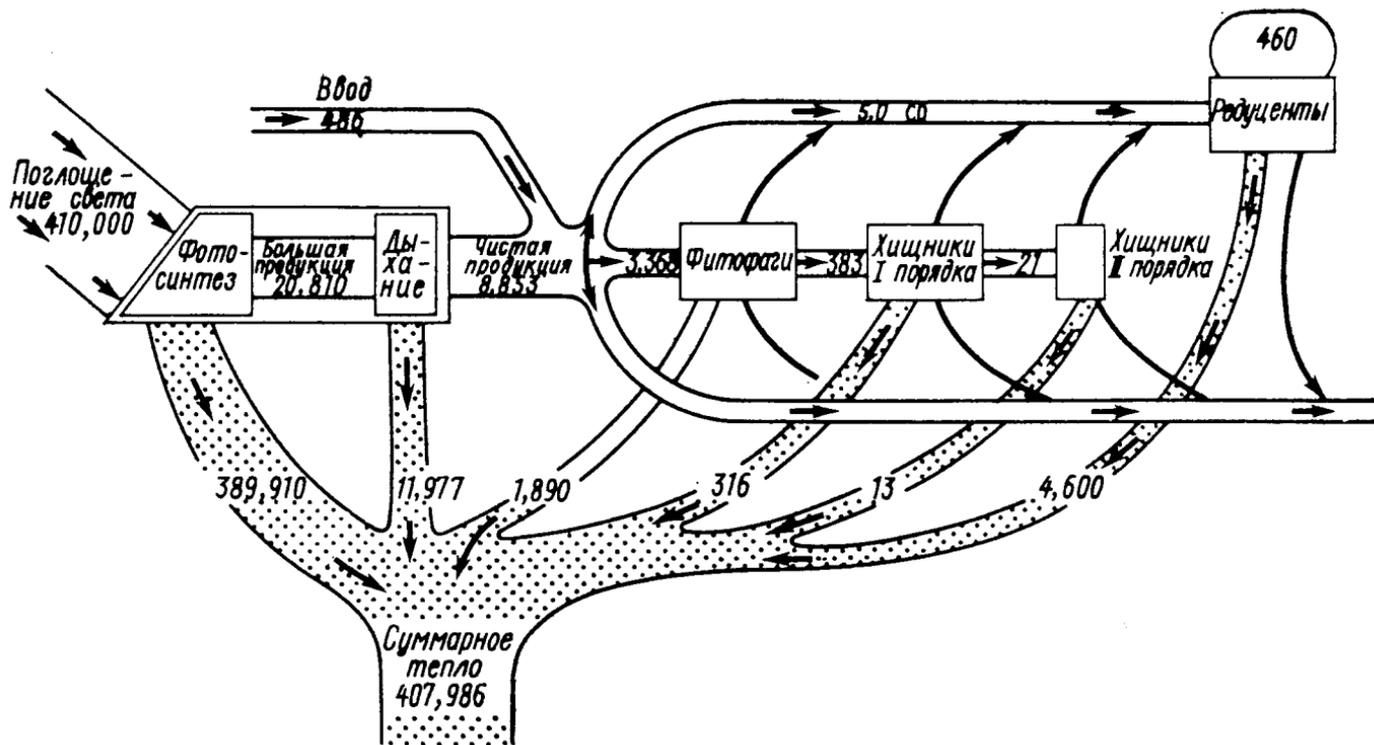


Рис. 4. Диаграмма потока энергии через систему биогеоценоза (по Одуму, из кн. Philipson)

кратковременными, обуславливая легко обратимые реакции компонентов и систем, например суточные и погодные перемены во взаимодействиях растительности с атмосферой, почвой, животными, а могут быть направлены в какую-либо сторону, и тогда они ведут к необратимым сменам в метаболизме компонентов и к полной смене биогеоценоза, например при изменении поемности на аллювиях в результате понижения базиса эрозии, при заболачивании суши и т. д.

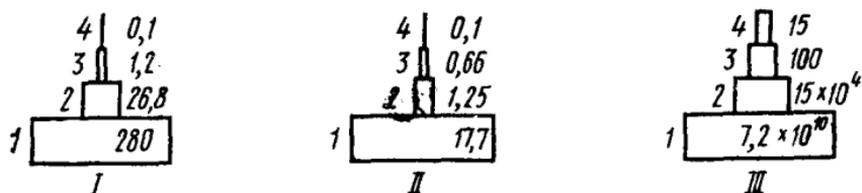


Рис. 5. Пирамиды продуктивности, биомассы и численности организмов различных трофических уровней (по Уиттекеру, 1971): I — продуктивность, сухое состояние, мг/м²/день; II — биомасса, г/м²; III — численность, индивидов/м²

Все компоненты биогеоценоза функционально взаимозависимы, все являются облигатными участниками его, однако системоорганизующая роль их, как и значение в динамике биогеоценозов, неравнозначна, и в разных биогеоценозах ведущим звеном в становлении и развитии системы могут выступать разные компоненты. В. Н. Сукачев, разбирая этот вопрос в применении к взаимодействию живой и косной части биогеоценоза, приходит к выводу, что в благоприятных условиях внешней среды в сложившихся биогеоценозах ведущая роль в жизни и сменах их принадлежит органическому миру, причем тем резче, чем мощнее развита биота; в неблагоприятных для развития органической жизни условиях экотопа (в пустынях или на бедных субстратах) ведущая роль в функционировании и сукцессиях биогеоценозов принадлежит, как и на ранних этапах биогеоценозического процесса, компонентам косной части биогеоценоза.

Нормальной функциональной структурой биогеоценозических систем является такая, в биоте которых масса потребляемых организмов много больше массы их потребителей. Без такого соотношения биогеоценозические системы существовать устойчиво, конечно, не могут. Это соотношение потребляемых и потребителей в биогеоценозах обычно отражается в так называемом правиле пирамиды масс (рис. 5).

В основании такой пирамиды находится масса первичных продуцентов, преимущественно зеленых растений. Над ней

находится масса фитофагов, в десятки раз уступающая массе первичных продуцентов, а еще выше масса хищников первого и второго порядков, уступающая массе фитофагов также в несколько раз. Информативнее, однако, изображать соотношение продуцентов и разного рода консументов не их биомассой, а продуктивностью их за какое-то время, поскольку в водных биогеоценозах пирамида масс всегда искажена в сторону доминирования массы гетеротрофной части биоты. Масса микроскопически малых продуцентов (фитопланктон) в каждый данный момент резко уступает массе своих потребителей, но, размножаясь с большими скоростями, представители фитопланктона многократно восстанавливают свою биомассу, и суммарно за год она будет также в десятки раз превышать массу фитофагов и вторичных гетеротрофов, как и в нормально сложенных биогеоценозах суши. Свое биогеоценотическое значение имеет еще и соотношение численностей популяций различных трофических уровней. Поэтому целесообразен параллельный показ соотношений продуцентов и разного рода консументов и по массе, и по продуктивности, и по численности.

В связи с рассмотрением функциональной структуры биогеоценологических систем необходимо остановиться еще на так называемых консорциях. Понятие о консорциях еще не стабилизировалось, и разными авторами рассматривается по-разному, но смысл его всеми исследователями сводится к группировке живых существ, связанных пищевой связью или топически с первичным продуцентом или его популяцией в границах биогеоценоза. Наиболее развернутое определение консорции дал Т. А. Работнов. Консорция есть «совокупность популяции любого самостоятельно существующего (т. е. не эпифита) в пределах определенного фитоценоза автотрофного растения и совокупности организмов, связанных с ним трофически (консументов, редуцентов) или использующих его как субстрат для прикрепления (эпифиты) или как источник воды и элементов минерального питания (автотрофные полупаразиты)». С биогеоценологической точки зрения консорции есть функциональные структуры биоты, отражающие в своей совокупности разнообразие путей перемещения и трансформации веществ и энергии от первичных продуцентов биогеоценоза ко всем в нем участвующим консументам и деструкторам. К сожалению, натурное исследование консорций до сих пор еще носит отрывочный характер, и фактические данные о них очень ограничены. Изучаются не консорции во всем разнообразии их прямых и опосредованных связей, а отдельные звенья, ограниченные двумя-тремя непосредственно связанными консортами (цветки — насекомые-опылители; дерево — насекомые-ксилофаги; зеленое растение — микоризные грибы и т. п.).

Консорции в биогеоценологических системах очень разнообразны и трудно изучаемы, и не случайно уже сейчас даже при крайне скудных знаниях о сложении и функционировании консорций различают консорции ведущие и второстепенные, трофические и топические, групповые, популяционные, индивидуальные, зависимые и др. Высказано предложение считать консорциями также группировки организмов, развивающихся на мертвых телах растений и животных. Вопрос этот имеет очень существенное значение для анализа и выявления функциональной структуры биогеоценозов.

В самом деле, если консорциями считать только те связанные группировки живых существ, в центре которых в качестве первичного источника энергии находится живое автотрофное растение, тогда консорционная структура биогеоценозов далеко не будет покрывать фактического разнообразия функционально связанных в них групп растений и животных. В лесных биогеоценозах, например, из консорционной структуры выпадут такие широко в них распространенные и энергетически связанные группировки грибов, разного рода животных, бактерий, которые развиваются на мертвых стволах деревьев, пнях, сучьях, подстилке. Не будут включены в консорционную структуру лугов и степей также группировки гетеротрофов, энергетически связанные с ветошью трав и др. Если встать на этот путь, то наряду с консорциями, чтобы покрыть полностью все функциональное разнообразие биогеоценозов, придется выделять еще какие-то новые понятия и вводить новые термины. Делать это нет больших оснований, особенно с энергетической точки зрения. Конечно, консортивные группировки, развивающиеся на мертвой основе, надо отделять от таковых на живых организмах, но не за пределами понятия консорции, как нечто принципиально от нее отличное, а в рамках его на правах подразделения.

С биогеоценологической точки зрения очень важно расчленение консорций на группы консортов, которые функционально связаны не с растением в целом, а специализированно с определенными его органами — цветками, плодами, листьями, корнями, стеблем. Значение таких групп очень неодинаково не только для центрального вида консорции — зеленого растения, но и для общей структурно-функциональной организации биогеоценозов, поскольку участники одних групп воздействуют преимущественно на ход газообмена (листоеды), другие — на миграцию минеральных веществ и воды (корнееды), третьи (через образование и разрушение диаспор) — на сохранение видового состава растительного компонента биогеоценоза (семяеды, плодоеды, опылители, разносчики плодов и семян) и т. п.

В настоящее время накапливаются сведения о значительной дифференциации консорционных систем в пределах со-

Дифференциация ценопопуляций видов травяного покрова в лесах
Подмосковья по степени повреждения листьев, наносимых
различными листогрызущими насекомыми, %
(Дылис, 1973)

Центральный вид консорции	Тип лесного биогеоценоза	Неповреж- денных	Поврежденных листьев				
			очень слабо	слабо	средне	сильно	очень сильно
<i>Ranunculus cassu- bicus</i>	березняк волосистоосоковый	76	12	6	4	2	—
	ельник лещиново-костянич- ный	65	9	7	7	10	2
<i>Oxalis acetosella</i>	сосняк лещиново-лютиковый	40	26	17	9	5	2
	ельник лещиново-костянич- ный	31	66	2	1	—	—
<i>Majanthemum bifo- lium</i>	сосняк-кисличник	41	55	3	1	—	—
	ельник лещиново-костянич- ный	67	17	8	6	2	—
<i>Anemone nemorosa</i>	сосняк-кисличник	44	30	12	10	4	—
<i>Rubus saxatilis</i>	дубо-ельник анемоновый	73	18	6	1	2	—
<i>Convallaria majalis</i>	там же	38	27	29	5	1	—
<i>Asarum europaeum</i>	»	59	25	12	—	4	—
<i>Aegopodium podag- raria</i>	»	63	22	1,5	12	1,5	—
<i>Galeobdolon luteum</i>	дубо-ельник зеленчуково-во- лосистоосоковый	48	42	7	5	—	—
	там же	62	32	6	—	—	—

вершенно однородных ценопопуляций. Как видно из табл. 1, среди исследованных ценопопуляций видов травяного покрова в лесах Подмосковья нет видов, особи которых были бы связаны более или менее однородно с животными, использующими их в качестве кормового ресурса. На фоне господствующей массы растений, не имеющих никаких следов работы листогрызущих насекомых, у каждого вида выделяются группы особей с листьями, поврежденными в той или иной степени. Наиболее контрастно выглядят особи, листья которых подверглись сильному объеданию. Особенно ярко это наблюдалось у калины, листовая мякоть которой у одних особей почти нацело пожирается калиновым листоедом *Galerucella viburni*, у других, рядом растущих,—сохраняется без всяких повреждений.

Если основой консорции считать всю совокупность особей автотрофных растений, обитающих в границах однородного фитоценоза, то в приведенных примерах будет объединяться в одну функциональную единицу чрезвычайно пестрая по действительным связям с гетеротрофным звеном биогеоценоза совокупность растительных организмов. Такое решение, однако, будет неправильно, поскольку исказит действи-

тельное разнообразие взаимоотношений автотрофов с гетеротрофной частью биогеоценоза и даст упрощенное представление о функциональной организации его. Пока не известны причины наблюдаемого разнообразия консортивных связей растений ни для одной исследованной видовой ценопопуляции но их, конечно, много. Есть, видимо, чисто случайные. Имеет значение разновозрастность особей, хотя бы благодаря различной кормовой привлекательности молодых и старых особей, а также разнокачественность растений, обусловленная конкуренцией. Большую роль может играть фенологическая дифференциация растений, обусловленная как генетической разнокачественностью особей (например, ранние и поздние формы древесных пород), так и мозаичностью условий освещения, увлажнения и пр. Не может не иметь значения также дифференциация популяций консументов как в возрастном, так и генетическом отношении и численность их в соотношении с обилием кормовых растений и т. д.

Среди механизмов, регулирующих функциональную организацию биогеоценологических систем, наряду с консортивными зависимостями очень большое значение имеет взаимоотношение организмов, обусловленное не кормовыми зависимостями, а трансформацией условий жизни одними организмами для других. Они могут быть как между особями одного вида, так и разных, т. е. иметь характер внутри- и межвидовых отношений. Особенно важны для функционирования и пространственной организации биогеоценозов средообразующие влияния растений.

Функционирование биогеоценологических систем находится в зависимости не только от внутренних взаимодействий их материальных компонентов, но и от окружающей физико-географической среды. Особенно важное значение имеют гидро-термические режимы. Вся ритмика внутреннего метаболизма биогеоценозов адекватна ритмике тепла и увлажнения. Ей же подчиняется география биогеоценологического покрова суши, его высотная дифференциация в горных странах и в определенной степени топографическое распределение биогеоценологических систем. В связи с этим необходимо согласовывать анализ функционирования биогеоценологических систем, количественную оценку их выходных состояний с исследованием ритмики и количественной оценкой режимов тепла и влаги, образующих внешний фон биогеоценоза. Конечно, не может быть забыто влияние на работу биогеоценозов и таких факторов внешней среды, как понижение или повышение базиса эрозии, молодые эпейрогенические поднятия или опускания участков суши, воздействие сильных ветров, особенно постоянных румбов и др. В настоящее время функционирование большинства природных биогеоценозов в сильной степени зависит еще от хозяйственной деятельности человека.

Пространственная структура биогеоценозов

Пространственная структура биогеоценозов, или структурно-физический аспект их организации, наряду с функциональной структурой, представляет другой важный раздел исследований биогеоценологических систем. Он является необходимой предпосылкой как для изучения и оценки потоков вещества и энергии через систему биогеоценоза, так и для определения роли, доли и формы участия отдельных компонентов в материально-энергетическом метаболизме всей системы. Естественно, что любая система может функционировать нормально только в том случае, если ее рабочие части будут расположены по отношению друг к другу и к воздействующей на них внешней среде в определенном порядке. В биогеоценозах размещение материальных участников развернуто очень неоднородно в двух направлениях: горизонтальном и вертикальном. Первое отражает закономерности горизонтального сложения биогеоценологических систем, второе — вертикальную стратификацию биогеоценологической толщи.

Каждый биогеоценоз связан с вполне однородным участком земной поверхности, где экотопические условия монотонны, и отличается значительной однородностью строения компонентов, однако его однородность не имеет абсолютного характера. И во времени, и в пространстве биогеоценозу свойственна определенная то большая, то меньшая изменчивость как процессов, в нем происходящих, так и его структурной организации. На суше, вероятно, лишь в виде исключения можно встретить биогеоценозы, в которых бы не наблюдалось некоторого разнообразия в пространственном сложении образующих их компонентов, а в связи с этим и некоторого разнообразия в материальном энергетическом метаболизме всей системы биогеоценоза.

Особенно важную и в большинстве случаев ведущую роль в горизонтальной неоднородности биогеоценозов играет их растительный компонент. В пространственном сложении его всегда или почти всегда наблюдаются заметные вариации в густоте стояния растений, в размещении отдельных видов (рассеянно, группами, латками), количестве ярусов, степени развития и т. д. Эта неоднородность сложения растительного компонента биогеоценоза определяется как естественными причинами, в частности особенностями вегетативного и семенного размножения растений, разновозрастностью популяций (особенно существенно в лесных биогеоценозах), конкуренцией разрастающихся клонов, так и неравномерным воздействием человека на растительность, почву, животных. Неравномерность в сложении растительности, ее мозаичность влекут, в свою очередь, разнообразие в составе, структуре и свойствах других компонентов биогеоценоза: атмос-

феры (в смысле освещенности, влажности, движений), почвы (в смысле влажности, промерзания, выщелоченности и др.), животного населения, микроорганизмов, а также в характере материально-энергетического обмена между ними. Для отражения такой взаимосвязанной пестроты, мозаичности биогеоценотических компонентов в пределах однородного экотопа нами было предложено понятие биогеоценотических парцелл.

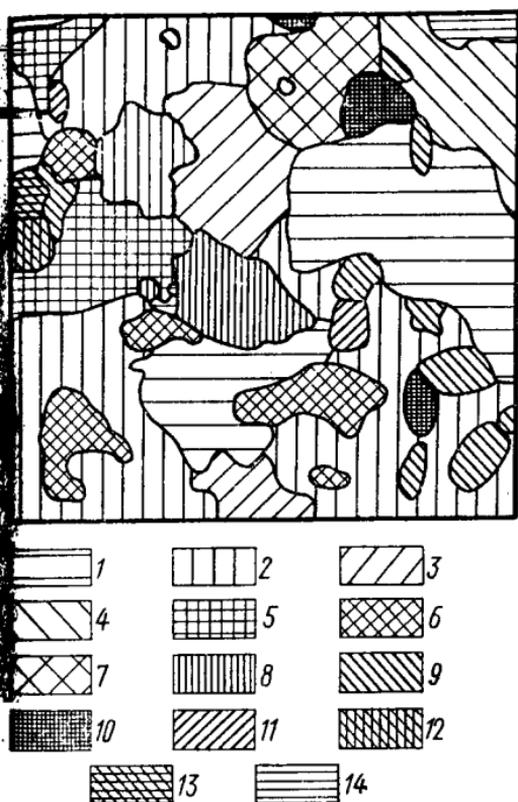


Рис. 6. Парцеллярное сложение одного из участков липо-ельника зеленчуково-волосистоосокового.

Парцеллы: 1 — елово-волосистоосоковая; 2 — елово-зеленчуковая; 3 — елово-кисличная; 4 — осиново-елово-медуничная; 5 — елово-костяничная; 6 — елово-щитовниковая; 7 — елово-пальчатоосоковая; 8 — елово-липовая; 9 — крупнопоротниковая в окнах древесного яруса; 10 — осиново-снытевая; 11 — дубово-снытевая; 12 — елово-лещиновая; 13 — лещиново-волосистоосоковая; 14 — парцелла группового подроста ели



Рис. 7. Парцеллярное строение дубо-ельника волосистоосокового. Парцеллы: 1 — елово-волосистоосоковая; 2 — елово-кисличная; 3 — крупнопоротниковая в окнах древесного яруса; 4 — дубово-снытевая; 5 — елово-костянично-пальчатоосоковая; 6 — елово-щитовниковая; 7 — дубово-осиново-медуничная; 8 — березово-елово-мертвопокровная; 9 — лещиново-щитовниковая в окне; 10 — осиново-снытевая; 11 — снытевая в окне древесного яруса

Биогеоценотическими парцеллами называются структурные части горизонтального расчленения биогеоценоза, отличающиеся друг от друга составом, структурой и свойствами компонентов, спецификой их связей и материально-энергетического обмена. Обособлены парцеллы друг от друга в пространстве на всю вертикальную толщу биогеоценоза. На территории, занятой биогеоценозом, отдельные парцеллы могут быть представлены большим или меньшим количеством конкретных участков, довольно разнообразных по величине и конфигурации (в лесах от нескольких квадратных метров до десятков и сотен квадратных метров) (рис. 6, 7). Таким об-

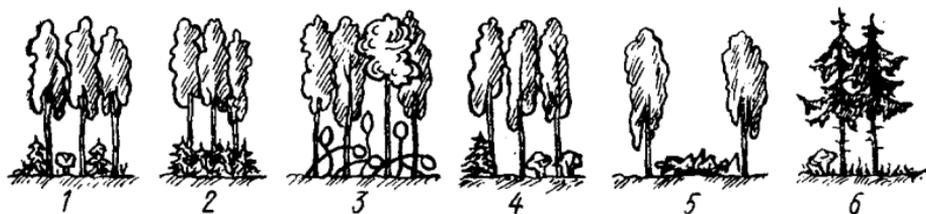


Рис. 8. Вертикальное строение фитоэлемента парцелл волосистоосокowego березняка.

Парцеллы: 1 — березово-волосистоосоковая; 2 — березово-слово-мертвопокровная; 3 — березово-липово-мшистая; 4 — березово-мшистая; 5 — разнотравная в окне древесного яруса; 6 — слово-волосистоосоковая

разом, биогеоценотическая парцелла — понятие типологическое, объединяющее разрозненные части биогеоценоза, сходные между собой по всем отмеченным выше показателям структуры и обмена.

Как и биогеоценоз в целом, парцеллы — понятие комплексное и включает на правах материальных участников обмена веществом и энергией растения, животное население, микроорганизмы, почву, атмосферу. В связи с этим парцеллы не могут отождествляться ни с фитоценотическими синузиями, ни с микроассоциациями, ни с фрагментами ассоциаций, поскольку эти понятия имеют чисто ботаническое содержание и отражают пространственные изменения исключительно одной растительности. Сопоставить с этими категориями можно лишь растительный компонент парцеллы. Биогеоценотические парцеллы представляют частный случай биогеоценотических синузид, по В. Н. Сукачеву, и близки к ценоэлементам, по М. И. Сахарову. Парцеллярное строение биогеоценозов лучше исследовано в лесах, на примере мозаичности которых было разработано и само понятие биогеоценотической парцеллы. Но дифференциацию парцелл можно наблюдать и в других типах биогеоценотического покрова: в степях (Е. М. Лавренко), пустынях (Е. В. Ротшильд), тундрах (В. Д. Александрова).

Устанавливаемые парцеллы удобнее всего называть по признакам парцеллообразующих растений, не упуская из виду, однако, что они имеют комплексный многокомпонентный характер и подобно биогеоценозу в целом требуют анализа всех участников ее в материально-энергетическом обмене.

Каждая парцелла имеет ряд внешних особенностей (рис. 8), отражающих особенности ее биогеоценологического метаболизма и позволяющих отличать и отграничивать ее участки от остальных парцелл биогеоценоза. Наиболее отчетливо и технически просто границы парцелл прослеживаются по



Рис. 9. Долго не тающие пятна снега в мелких окнах древесного яруса с четко выраженной границей участка парцеллы

структурным особенностям их фитоэлемента: по числу, высоте или густоте ярусов, видовому составу растений, их формирующих, обилию, форме роста, возрасту и жизненности, наличию внеярусных синузид. Иногда парцеллы хорошо разграничиваются по составу и строению подстилки, свежему опаду, по границам долго не тающих снеговых пятен (рис. 9) и др. Переходы между смежными участками разных парцелл могут быть как резкими почти линейными на всех высотных уровнях биогеоценоза, так и постепенными, размытыми, по-

Некоторые показатели структуры и метаболизма двух типов парцелл в дубо-ельнике волосистоосоковом под Москвой

Парцеллы	Освещенность, тыс. лк на уровне травяного покрова	Энергия ФАР, 10^{-3} кал/ см ² в минуту, там же	Средняя высота снегового покрова, см	Средний запас снеговой воды, мм	Среднемесячное кол-во осадков в % от кол-ва осадков в окнах деревьев	Опад абсолютно су- хое состояние		Масса под- стилки	Масса трав		Общее кол-во зародышей грибов в 1 г почвы		Численность полужестко- крылых	
						всего	хвои		над- земная	под- земная	ризо- сфера осоки	ризо- сфера сныги	среднее число особей на пло- щади 10 м ²	всего видов
г/м ²														
Елово-волосистоосоковая	1,1	5,7 ± 0,3	29	53	31,5	350	251	1285	39	4200	20 000	9	4,5	
Крупнопорогнковая в ок- не древесного яруса	1,6	8,2 ± 0,2	38	71	100	141	37	818	100	9 000	9 000	9	129,4	

лосными. Это зависит от контрастности доминирующих на участках смежных парцелл жизненных форм растений или в лесах от возрастных различий эдификаторов.

Как показывают наблюдения, различия между парцеллами одного биогеоценоза и по внешним признакам, и по характеру материального обмена могут быть исключительно глубокими, сопоставимыми с уровнем различий даже таких контрастных систем, как например, биогеоценозы березового и елового леса или леса и луга. Приведем некоторые показатели структуры и метаболизма двух характерных парцелл еловых лесов Подмосковья. Различия этих парцелл затрагивают условия экотопа (освещенность, увлажнение), ряд характеристик растительности (видовой состав, биомасса, опад, подстилка), массу микромицетов, численность насекомых, причем различия достигают высокой степени даже у такого подвижного элемента, как наземные полужесткокрылые (табл. 2).

Дифференциация парцелл свойственна не только естественным биогеоценозам, но наблюдается и в посевах сельскохозяйственных растений, и в посадках древесных пород. В чистых лесных посадках дифференциация парцелл является следствием, с одной стороны, неравномерного отмирания от-

дельных деревьев и групп в результате конкуретных отношений, приводящего к образованию окон или разреженных групп деревьев со всеми вытекающими отсюда изменениями в структуре и метаболизме элементов биоты и экотопа, с другой стороны — неравномерного внедрения и разрастания в посадке растений, заносимых под ее полог со стороны прилегающих лесов, полей и др. В посевах мозаичность есть следствие неравномерного распределения удобрений, огрехов при обработке почвы, высева семян, уходе.

Наряду с обособленностью парцелл между ними в биогеоценозах наблюдается глубокая органическая связь, благодаря которой, с одной стороны, создается и поддерживается единство и целостность биогеоценозов, с другой — обеспечивается существование и обособленность самих парцелл. Природа каждой парцеллы — результат не только специфических особенностей и метаболизма составляющих ее компонентов, но не в меньшей степени и ее непосредственного окружения. Последнее влияет на парцеллу через горизонтально направленный теплообмен, изменение освещения, разброс растительного опада (особенно существенный канал влияния), семян, спор, через поверхностный сток осадков и талых вод, перемещения животных и некоторые другие каналы. В силу этого каждая парцелла может существовать и сохранять свои особенности только в соседстве с участками другой определенной парцеллы или небольшим набором близких парцелл, входящих в данный биогеоценоз. При изменении этого окружения связи между компонентами парцеллы сильно нарушаются, перестраивается характер обмена веществом и энергией между ними и в конечном счете происходит смена ее на новую структуру, иной природы и свойств.

Такое явление наблюдается обычно на участках леса, прилегающих к сплошным лесосекам. По сравнению с исходным состоянием на всех участках лесных парцелл, оказавшихся на краю таких лесосек, резко возрастает освещенность, усиливается нагрев воздуха и почвы, как правило, уменьшается влажность воздуха и возрастает иссушение почвы, ускоряется снеготаяние (особенно на южных стенах леса), сильнее идет разброс опада и его разложение, сильно изменяется состав растений, их жизненность, фенология, многие формы (особенно лесные тенелюбы) вообще исчезают из состава группировок или резко сокращают свое обилие, другие, наоборот, появляются (пионерные светолюбивые формы) или круто перестраивают свою биоморфу и сильно разрастаются. Словом, природа парцелл при изменении окружения перестраивается и тем сильнее, чем резче отличается характер нового окружения. Эта зависимость природы парцелл от их окружения подчеркивает, с одной стороны, целостность биогеоценоза как элементарного составляющего биогеосферы,

с другой—отражает природные закономерности его горизонтального сложения, его мозаичную структуру.

Роль отдельных парцелл в строении и обменных процессах биогеоценозов, как это видно из приведенных планов парцелл (см. рис. 8, 9) лесных биогеоценозов, далеко не одинакова. Одни из них занимают в биогеоценозе большое пространство и объем, встречаются большими пятнами и определяют как внешний облик и строй биогеоценоза, так и характер и направление материально-энергетического обмена всей биогеоценотической системы. Это основные парцеллы.

Другие парцеллы, наоборот, занимают в биогеоценозе небольшие площади, встречаются небольшими пятнами и соответственно имеют незначительный вес в общем метаболизме биогеоценоза. Даже одинокое дерево может сформировать хорошо очерченный участок парцеллы, если по структуре своей надземной части и специфичности обменных связей с атмосферой, почвой, фауной будет существенно отличаться от своего окружения и одновременно будет хорошо развито. Таковы, например, отдельные крупные осины, дубы, липы в окружении елей, или, наоборот, отдельные ели в окружении берез или осин. Точно также и по тем же основаниям могут вызвать дифференциацию участков парцелл небольшие сгущения кустарников, например лещины, или крупных трав, вроде куртин орляка в сосновом бору и т. п. Парцеллы, занимающие в биогеоценозах небольшие площади, называются дополняющими. В отличие от основных парцелл, которых в биогеоценозе насчитывается одна-две, число дополняющих всегда значительно больше. Поэтому, хотя площади, занимаемые отдельными дополняющими парцеллами, сравнительно невелики и нередко определяются десятками и сотыми долями от общей площади биогеоценоза, в совокупности они могут занимать значительную территорию (до 30—40% от общей площади, а иногда даже больше) и в связи с этим играть весьма заметную роль как в сложении биогеоценоза, так и в его материальном обмене. Естественно, что при изучении структуры и работы биогеоценозов дополняющие парцеллы подлежат учету и анализу наравне с основными.

Помимо основных и дополняющих парцелл выделяются еще парцеллы по их происхождению. Прежде всего, несомненно существование коренных парцелл, отражающих естественное, закономерное развитие структуры биогеоценоза в соответствии с материально-энергетическими ресурсами местообитания и биогеоценотическими свойствами парцеллообразующих растений и их нормальных консортивных связей с животными и растительными гетеротрофами, и производных, возникающих под влиянием хозяйственной деятельности человека или разрушительных природных стихий (со стороны ветра, воды, инвазий животных и пр.).

Коренные парцеллы отличаются высокой устойчивостью и являются закономерными участниками климаксовых биогеоценологических систем, производные малоустойчивы и в климаксовых биогеоценозах довольно быстро сменяются коренными. И те и другие в лесных биогеоценозах могут быть и основными и дополняющими и могут находиться в разных стадиях развития, параллельных главным образом возрастным этапам древесных пород, образующих их основу и определяющих своеобразие внутривидового обмена. Например, производные парцеллы в коренных биогеоценозах могут быть обнаружены в различные моменты их становления на месте коренных парцелл (дигрессивная стадия) или, наоборот, в ходе восстановления нарушенного строя лесов (демутационная стадия). Выяснить происхождение парцеллы, как и направление ее дальнейшего развития, не всегда легко. Так, среди изученных в широколиственно-хвойных лесах Подмосковья участков крупнопоротниковой парцеллы окон, столь характерной для ряда типов, одни могут быть естественными, коренными, а другие могут образовываться под влиянием выборочных рубок или гибели дерева (или группы деревьев) под влиянием стихийных причин, т. е. иметь производный характер.

Число парцелл в конкретных биогеоценозах может быть очень различным, что зависит, с одной стороны, от ряда естественных причин (видового разнообразия, характера распределения растений, очаговости действия фитофагов, роющей деятельности животных, в лесах — ветровальных явлений), с другой — от формы вмешательства человека в естественный ход процессов. По нашим исследованиям, наименьшее количество парцелл свойственно лесам с бедным составом древесного яруса и слабым развитием кустарников — заболоченным ельникам, молодым чистым березнякам, осинникам и липнякам, характеризующимся очень равномерной структурой древесного яруса. Мало парцелл также в молодых, сильно и равномерно сомкнутых ельниках.

Значительно более сложной парцеллярной структурой отличаются зрелые стадии сложных широколиственно-еловых лесов и производные от них березняки и осинники на стадиях четко выраженной смены их елью, включающие в свой состав относительно большое разнообразие древесных пород, кустарников и травянистых растений. Наиболее сложное парцеллярное строение имеют смешанные широколиственно-еловые леса с производимыми в них санитарными и проходными рубками, в ходе которых создается ряд производных парцелл, а именно: парцеллы разреженных групп древостоя, куртин взрослого подроста или разросшихся кустарников, окон различного возраста и размера, кострищ. Отсюда очевидно, что хозяйственная деятельность человека в лесных

биогеоценозах является важным фактором формирования и усложнения структуры биогеоценологических систем.

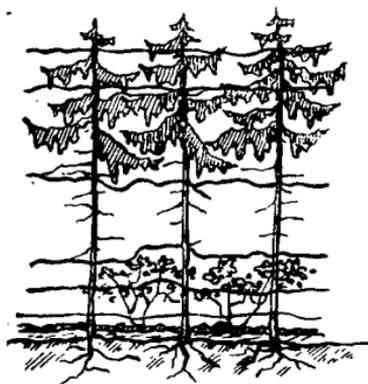
Парцеллярный анализ биогеоценологических систем требует очень много труда и времени, но он дает богатую информацию о природе исследуемых биогеоценозов в ее подлинном разнообразии и сложности. Особенно важен парцеллярный анализ биогеоценозов для правильной организации научной работы: для закладки экспериментов, выбора точек для фенологических и метеорологических наблюдений, буровых скважин, почвенных разрезов, для определения первичной продуктивности, запасов биомассы, запасов мертвого органического материала и пр. Игнорирование мозаичности биогеоценологических систем может служить источником разного рода ошибок, а при организации и проведении опытов чревато получением вообще несравнимых результатов.

Рассмотрим теперь вертикальную структуру биогеоценозов. Толща биогеоценозов никогда не бывает интегральной на всю свою радиальную мощность ни по составу и состоянию их компонентов, ни по условиям и результатам их биогеоценологической работы. Она закономерно изменяется по всем параметрам и по вертикали стратифицируется на ряд слоев, которые, по предложению Ю. П. Бялловича (1960), называются биогеогоризонтами. Биогеоценологические горизонты являются элементарными и по вертикали далее нерасчленимыми структурами биогеоценоза, каждая из которых характеризуется специфическим составом входящих в нее биогеоценологических компонентов и специфическим обменом и превращениями вещества и энергии между ними.

Как и в случае с горизонтальной мозаичностью, особенно важное значение в вертикальном расслоении биогеоценологической толщи принадлежит растительному компоненту, дифференциация которого на разновысотные ярусы и функционально дифференцированные части влечет за собой соответственно расслоение атмосферы, почвы, животных и микроорганизмов. Не говоря уже о расслоении каждого яруса сухопутного биогеоценоза на надземные и подземные части, работающие в резко различных средах, естественно выделяются горизонты с концентрацией акцепторных (воспринимающих) частей растений. В надземной части ярусов это будут в основном листья, молодые стебли и побеги деревьев, кустарников, трав, мхов. Они служат акцепторами углекислоты и солнечной радиации, каналами влагообмена с атмосферой и, что надо особо подчеркнуть, главными трансформаторами внутренней среды биогеогоризонтов, поскольку перехватывают основную долю солнечных лучей, осадков, гасят главную силу ветра, преобразуют влажность воздуха, тепло и др.

В подземной биомассе акцепторная часть представлена молодыми окончаниями корней. Основная часть их сконцен-

трирована в верхних гумусовых горизонтах почвы, где скапливаются также главные массы грибов, бактерий, беспозвоночных, наиболее доступные корням растений минеральные вещества и где в силу этого метаболические связи компонентов оказываются особо сложными. Отсюда корни выкачивают основное количество зольных веществ и азота, сую-



Биогеоценоз Индекс	Про- паяж, м	Фор, %	Масса, х/доц, %	Ф. бсс х/доц, кг/см ²	Скелет х/доц, кг/см ²	Зелет х/доц, кг/см ²	Тек. прирост поде- зи, %	Тек. прирост одощи, м ³	Силе вет- бу	
Ф ^I Д	27-24	100-80	29,8	12,4	0,78	0,08	44,1	27,0	0,156	0,8
Ф ^{II} Д	24-20	60-34	47,7	9,9	1,09	0,11	41,6	38,2	0,066	7,6
Ф ^{III} Д	20-17	21-17	18,7	7,5	1,44	0,15	12,2	13,5	0,028	17,0
Ф ^{IV} Д	17-14	6	4,0	5,8	4,11	0,28	2,1	5,7	0,019	32,6
А _к Д	14-0	—	—	—	—	—	—	15,6	0,011	42,0
Ф ^V П	6-3,5	—	43,5	—	2,7	—	36,0	26,0	—	17,0
Ф ^{VI} П	3,5-2	—	51,7	—	2,3	—	57,0	40,0	—	30,0
Ф ^{VII} П	2-0	—	5,0	—	1,6	—	7,7	34,0	—	53,0

Рис. 10. Схема стратификации надземного блока елового биогеоценоза

да же выделяют главную часть своих метаболитов и здесь же оставляют главную долю своих отмирающих частей. Кроме того, эта часть почвенной толщи выделяется еще повышенной рыхлостью, лучшей аэрацией, водопроницаемостью, прогреванием в летнее время.

С биогеоценологической точки зрения отмеченные сферы размещения акцепторных частей растений по вертикали тоже очень неоднородны и, в свою очередь, отчетливо дифференцируются по ряду параметров на несколько слоев различной мощности. Количество таких слоев теоретически может быть очень большим, однако эмпирическое доказательство объективного характера каждого из них — дело сложное, поскольку между отдельными горизонтами нет резких качественных границ, а тесные связи несомненны.

Как показывает опыт работы с вертикальной дифференциацией толщи лесных биогеоценозов, только в кроновой части большинства древесных пород можно достаточно четко выявить 3—4 биогеогоризонта, с которыми тесно связывается изменение ряда параметров атмосферы (интенсивность радиации, влажность воздуха и ее контрасты, тепло, движение воздуха, содержание и колебания концентрации CO₂), состава и деятельности животного комплекса и самой растительности. Ввиду того что в кроновой части надземной фито-

массы специфическим процессом является фотосинтез, автор понятия биогеогоризонтов, Ю. П. Бяллович, предложил именовать биогеогоризонты кроны фотосинтетическими биогеогоризонтами — Φ^1 , Φ^2 , Φ^3 . Каждый из них фотосинтезирует с различной интенсивностью, поскольку находится в неодинаковых условиях освещения, концентрации CO_2 , влажности, ветра. То же относится к транспирации и ростовым процессам. Они могут быть прямо измерены и количественно описаны. Косвенным свидетельством разнокачественности биогеоценологических горизонтов могут служить различные показатели их структуры.

Как видно из рис. 10, где показана стратификация полога елового леса, верхние биогеогоризонты выделяются высоким уровнем ФАР, высокой концентрацией хвои, ее повышенными размерами, резко выраженной концентрацией молодых побегов, свидетельствующих о высоких темпах образования здесь органического вещества, и ничтожно малым количеством отмирающих ветвей. Наблюдения, проведенные над распределением по вертикали биогеоценоза работы фитофагов, показывают четкую стратификацию крон и по этому параметру и лишней раз подтверждают то положение, что биогеогоризонты, хотя выделяются (как и биогеоценоз) в первую очередь по признакам растительности, однако являются структурами комплексными, биогеоценологическими (табл. 3).

Таблица 3

Вертикальное распределение повреждений мезофилла листа филофагами в кроне пушистой березы, % от сухого веса листьев

Высота яруса кроны над почвой, м	Степень повреждения листьев			Без повреждений
	сильное	среднее	слабое	
24	3	17	72	8
23	3	26	53	18
22	2	35	50	13
21	5	38	49	8
20	20	56	24	—
19	30	43	17	—
18	38	30	32	—
17	29	43	28	—
16	48	52	—	—

Помимо парцелл и биогеогоризонтов, являющихся основными структурными образованиями биогеоценозов, имеющих общий характер, присущих любым биогеоценозам, отмечаются структуры более частного характера. В лесах, например, очень хорошо выделяются микроструктуры, связанные с пнями и мертвыми стволами древесных пород, лежащими на почве. Они существенно разнообразят микросреду биогео-

ценоза и распределение живых организмов. На них формируются специфические группировки из подроста древесных пород, трав, мхов, колоний дереворазрушающих грибов разнообразных насекомых и других беспозвоночных (рис. 11). Группировки эти весьма разнообразны, поскольку валеж в лесу принадлежит к разным древесным породам, имеет раз-



Рис. 11. Одна из микроструктур елового леса — упавший ствол дерева с развившимися на нем группировками мхов, грибов, различных беспозвоночных и лесной подстилки

ный возраст, разный размер, различную степень разложения древесины, очень неоднороден по влажности, химизму и др.

Очень специфичны в некоторых лесах структуры, связанные с группировками эпифитов на стволах и ветвях различных древесных растений. Вместе с массой трофически и топически связанных с ними консументов, деструкторов и поверхностным слоем коры они значительно усложняют общую организацию лесных биогеоценозов и во многих случаях играют заметную роль в общем строе и функционировании биогеоценологических систем. Таковы влажные тропические леса, смешанные леса юга Дальнего Востока и др.

Значительный интерес представляют и некоторые зоогенные структуры, наподобие бугорчатых земляных выбросов

крота в лесах и на лугах, муравейников и др. Исследованные Б. Д. Абатуровым выбросы крота оказались очень своеобразными микроразонами жизни и биогеоценологического обмена между некоторыми группами растений (мхов) и новообразованием почвы на выбросах.

В заключение надо подчеркнуть, что все отмеченные структуры биогеоценоза — явления динамичные как в физическом, так и функциональном плане. Они возникают, развиваются и могут разрушаться на разных стадиях под влиянием как внешних, так и внутренних причин. Например, часть кроны в лесу в определенные моменты образующая верхний биогеоценологический фотосинтез, через 10—15 лет будет формировать уже один из нижних биогеоценологических фотосинтезов или превратится в зону мертвых сучьев и стволовой аккумуляции. Свалившийся на землю в лесу ствол погибшего дерева тоже пройдет под действием физико-химических и биологических агентов несколько этапов превращения прочной древесины в трухлявую массу с соответствующей сменой на ней животных, грибов, бактерий и высших растений.

Раскрытие интегральных особенностей биогеоценологических систем невозможно без основательного анализа биогеоценологических особенностей их компонентов. Поэтому ниже в специальных главах рассматриваются структура и функции важнейших составляющих сухопутных биогеоценозов, механизмы их связей и результаты действия в общей системе биогеоценоза.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ КАК КОМПОНЕНТ БИОГЕОЦЕНОЗА

Основу растительного компонента биogeоценоза составляют растения, содержащие хлорофилл. В природных биogeоценозах они представлены большим разнообразием видов и жизненных форм. Во всех биogeоценотических системах зеленая растительность играет особенно важную системообразующую роль. Она определяет пространственные, зримые границы биogeоценозов, их структуру и облик, внутренний климат биogeоценоза, важнейшие свойства почвы, набор и распределение животных и микроорганизмов, корректирует и преобразует внешние воздействия, умеряет и гасит их и направляет материально-энергетический обмен системы биogeоценоза в целом. Зеленая растительность служит единственным образователем первичного органического вещества и основным накопителем энергии, на базе которой совершается большинство химических реакций и физических и биологических процессов в биogeоценозе.

Растительность — объект геоботаники, которая исследует ее в плане видового состава, структуры, взаимных отношений растений, динамики, смен во времени, связей со средой. Эти же вопросы очень важны и для изучения растительности в биogeоценологических целях, однако рассмотрение их в биogeоценологии имеет ряд особенностей и особую направленность в изучении. С биogeоценологической точки зрения исследование растительности существенно, прежде всего, в аспекте той специфической, ей только присущей работы, которую она выполняет в системе биogeоценоза в качестве его материального компонента. Особо важное значение с этой точки зрения имеют такие функции растительности, как поглощение из других компонентов биogeоценоза разнообразных веществ и энергии и синтез их в первичные органические вещества, используемые для построения тел растений (фитомассы) и на их внутренний катаболизм; выделение растительностью продуктов жизнедеятельности, а с ними и части захваченной энергии при их формировании; возврат в атмосферу и почву части поглощенной и аккумулированной энергии и вещества при отмирании органов растений или целых растений; преобразование растительностью свойств и состоя-

ний других компонентов биогеоценоза в процессах роста, поглощения, накопления и выделения веществ и энергии.

Под контролем растительности находятся все параметры атмосферы, входящей в состав сухопутных биогеоценозов: влажность воздуха, тепловой режим, освещение, движение воздуха, газовый состав. При этом чем выше растительность, гуще ее заросли и сложнее структура, тем значительнее ее роль в преобразовании атмосферы. Растительность также влияет на тепловой режим почвы, влажность, структуру, характер органического вещества, рН почвы, особенно ее верхних горизонтов, обильно насыщенных корнями растений и органическим веществом. Степень и характер изменений атмосферы и почвы растительностью существенно зависят от видового состава растений, структуры сообществ, густоты стояния растений и др.

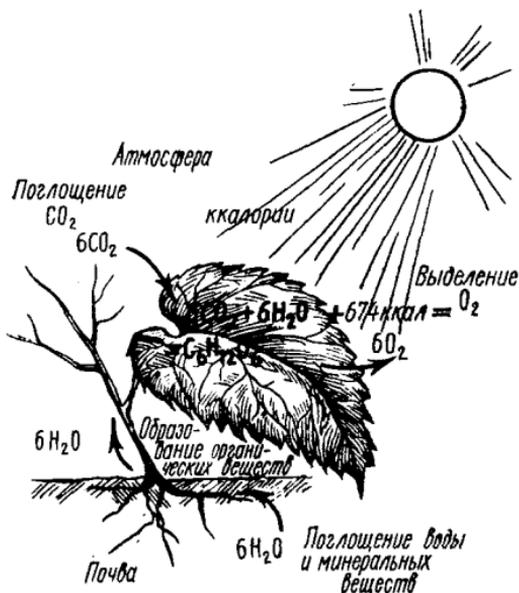


Рис. 12. Схема фотосинтеза и его последствий в биогеоценотической системе: уменьшение концентрации CO_2 в воздухе, увеличение содержания O_2 , уменьшение содержания H_2O в почве, формирование первичных органических веществ и корма для гетеротрофного блока

Выполнение перечисленных функций растительностью биогеоценоза связано с физиологическими процессами: фотосинтезом, дыханием, транспирацией, поглощением воды, минеральных веществ, ростом. Изучение этих процессов во всем многообразии их сложных механизмов и условий составляет предмет физиологии растений. С биогеоценотической точки зрения важны результаты этих процессов и воздействие их на общий биогеоценотический процесс.

В сложном процессе фотосинтеза зеленые растения поглощают из атмосферы углекислый газ, из почвы — воду и минеральные вещества и с помощью энергии солнечного луча создают из них сложные органические соединения (углеводы, белки, жиры, органические кислоты и др.). Эти вещества богаты энергией и способны к различным химическим превращениям как в самих растениях (внутренний катаболизм), так и в телах различных гетеротрофов, использующих энергию

растительных материалов в процессе питания на свои жизненные функции. В результате атмосфера обедняется углекислотой, почва — водой и минеральными веществами, но воздух обогащается кислородом, а система биогеоценоза — свободной энергией (рис. 12). Чем энергичнее в биогеоценозах осуществляется фотосинтетическая работа зеленых растений, тем энергичнее протекает весь метаболизм биогеоценоза, тем больше вовлекается в обмен углекислого газа, воды, минеральных веществ, больше фиксируется энергии солнца, выделяется в атмосферу кислорода, создается органических веществ и на их основе больше кормится гетеротрофов.

Масштаб фотосинтетической работы растительного компонента биогеоценозов грандиозен и имеет огромное общепланетарное значение. В его ходе стабилизируется газовый состав атмосферы и создается энергетическая основа гетеротрофного блока биогеоценологических систем. Даже в странах с умеренным климатом и коротким периодом вегетации один гектар сомкнутой растительности поглощает в ходе фотосинтеза не менее 5 т атмосферной углекислоты в год, а весь растительный покров суши на продукцию органического вещества берет из атмосферы $93,6 \cdot 10^9$ т углекислоты. В годовом обороте углекислоты, идущей через фотосинтез зеленых растений Земли, участвует около $1/35$ атмосферного запаса CO_2 .

В разных биогеоценозах фотосинтетическая работа растительности по масштабу, ритму и результату варьирует в широких пределах в силу различий в условиях климата, почвенно-грунтовых условий, в видовом составе и в видовых особенностях растений, формирующих растительный компонент биогеоценоза. Хотя фотосинтез везде идет по общей формуле, но его интенсивность и его КПД у разных видов и в разных условиях очень неодинаковы. Оптимально фотосинтез у большинства видов идет в условиях повышенного содержания CO_2 , при температуре $20\text{--}25^\circ \text{C}$, при хорошей влагообеспеченности и при оптимальном для каждого вида уровне освещенности и продолжительности освещения. Отклонения от этих оптимальных режимов угнетают процесс и снижают его эффективность.

Часть образовавшегося в ходе фотосинтеза органического вещества в качестве энергетического материала используется растениями на внутриклеточный обмен, часть идет на построение тела и превращается в урожай органического вещества — фитомассу. Среди естественных биогеоценозов суши наиболее высокие урожаи, или прирост органического вещества, дают лесные биогеоценозы, особенно в благоприятных условиях влажных тропиков, где фотосинтез древесных пород равномерно осуществляется в течение года. Минимальных значений продукция органического вещества достигает в биогеоценозах с наименее благоприятными для фотосинтеза ус-

ловиями климата и почв, например, в условиях короткой вегетации и низких температур (в тундрах), недостаточного (в пустынях) или, наоборот, избыточного и застойного (на болотах) увлажнения и пр. (табл. 4).

Таблица 4

Запасы и годичный прирост надземной и подземной фитомассы в биогеоценозах различных природных зон, т/га (по данным Н. И. Базилевич и Л. Е. Родина, 1971)

Природные зоны	Запас	Прирост
Тундры арктические	2,5	—
Тундры моховые, лишайниковые, кустарниковые	12,6—25,0	1,1—2,5
Лесотундры	25,1—50	2,6—4
Темнохвойная северная тайга	50,1—150	4,1—6
Среднетаежные и южнотаежные темнохвойные леса	150,1—300	6,1—8
Широколиственно-хвойные леса	300,1—400	8,1—10
Широколиственные леса	400,1—500	10,1—15
Луговые степи	12,6—25,0	10,1—15
Сухие степи	5,1—12,5	4,1—6
Соляново-полынные пустыни	2,6—5,0	1,1—2,5
Саксаульники и кустарниковые пустыни	25,1—50	6,1—8

Очень важное и специфическое биогеоценозическое значение имеет не только текущая продукция растительности, но и процесс накопления этой продукции за определенный срок в телах растений в виде запасов многолетней фитомассы. Этот процесс в наиболее ярком виде осуществляется в лесных биогеоценозах, где благодаря долголетию господствующих древесных растений скапливается огромное количество органического вещества и затраченной на его производство солнечной энергии в древесине живых стволов. Год от года это количество растет и во взрослых лесах в сотни раз превышает соответствующие запасы в других типах биогеосферы (табл. 4). Очень большие запасы органических веществ скапливаются в дождевых тропических лесах, хотя рекорды принадлежат странам с более умеренным климатом. Например, в Чили стволовой древесины в лесах из *Nothofagus* накапливается до 4000 м³. Это доказывает, что биогеоценозическая работа растительности и накопление ими органических веществ зависят не только от гидротермических и почвенных условий, но в сильной степени и от биологических особенностей растений, составляющих эти сообщества. Большими массами органические вещества накапливаются также в болотных системах в виде торфяных залежей.

Природное разнообразие КПД фотосинтеза и запасов фитомассы на земле увеличивается многообразными культурными

ми биогеоценозами, создаваемыми человеком. Все обменные процессы в них, так же как и результирующая их — первичная продуктивность, имеют важные особенности, обусловленные удобрением, поливами, снегозадержанием, известкованием, вспашкой почвы, рыхлением, внесением ядохимикатов для регуляции первичной продукции хозяйственно-важных растений с деятельностью разнообразных, особенно вредных гетеротрофных организмов. Ввиду этой заботы о выращиваемых растениях культурбиогеоценозы по интенсивности синтетической работы первичных продуцентов часто намного превосходят естественные системы и дают феноменальные урожаи органического вещества, например, сахарный тростник, сахарная свекла, картофель и др.

В процессе фотосинтеза зеленая растительность биогеоценоза осуществляет огромную работу, затрагивающую многие стороны биогеоценотического процесса и расходующую на ее осуществление не менее огромное количество энергии.

Для иллюстрации приведем расчет фотосинтетической работы посева кукурузы, сделанного А. А. Ничипоровичем. Для производства урожая зерна в 8 т/га посев кукурузы должен усвоить в процессе фотосинтеза 35—40 т углекислого газа и подвергнуть химическому разложению 28—32 т воды, выделить из состава ее молекул в воздух 25—30 т кислорода, направить из состава молекул воды на восстановление CO_2 , а частично азота нитратов, серы сульфатов и ряда других, окисленных элементов 3—4 т атомов водорода, поглотить из почвенных растворов и включить в состав формирующихся органических веществ не менее 150—200 кг азота, по 50—60 кг фосфора и серы, усвоить около 700—1500 кг других элементов минерального питания и перегнать через свое тело не менее 4500—5000 т воды в процессе транспирации.

На выполнение этой работы посев расходует только на фотохимическую реакцию около 100 млн. ккал энергии света, а поглотить должны в 10—20 раз больше, поскольку коэффициент использования радиации в фотосинтезе не превышает 5—10%. Иначе говоря, 1 га посева кукурузы для производства указанного урожая зерна должен поглотить 1—2 млрд. ккал физиологически активной радиации.

Наряду с синтетической работой растительность биогеоценоза осуществляет деятельность и противоположного знака. Как и все живые организмы, зеленые растения дышат. Процесс дыхания, как и процесс горения органического вещества, идет путем окисления энергетического материала с освобождением энергии в виде тепла. Он протекает по тому же суммарному уравнению, что и горение, но протекает медленно, многоступенчато, с постепенным освобождением тепла, и потому выделяемая энергия может использоваться на биосинтезы, сопряженные с дыханием.

В отличие от фотосинтеза, идущего только в светлое время суток и только в теплое время года, дыхание растений не прекращается и происходит непрерывно днём и ночью и в течение большей части года. На этот процесс тратится около половины органических веществ, образуемых растениями в процессе фотосинтеза. Дышат все живые ткани, хотя и с разной интенсивностью. Наиболее интенсивно дыхание растений и воздействие этого процесса на биогеоценологическую систему наблюдается в период вегетации. Как и фотосинтез, интенсивность дыхания зависит от гидротермических условий местообитания и видовых особенностей растений. В процессах дыхания биогеоценологические системы обогащаются в своей воздушной части углекислотой, а поскольку очень интенсивно дышат и корни растений, то и в почве, и в приземном слое воздуха концентрация CO_2 повышается.

Дыхание растений связано со всеми процессами взаимных превращений веществ в организме (внутренний катаболизм) и насыщает биогеоценологическую систему органическими веществами, имеющими различную ценность в материальных превращениях веществ и энергии для других компонентов биогеоценоза.

Наряду с фотосинтезом и дыханием огромное биогеоценологическое значение имеют процессы минерального и водного питания растений, транспирации и роста, тем более что с ними тесно, органично связаны не только фотосинтез и дыхание, но и трансформация косной части биогеоценоза — уменьшение в почве влаги, минеральных веществ, обогащение атмосферы влагой и увеличение объема атмосферы и почвы, вовлеченных в обращение. Водоснабжение растений резко различно в водной и сухопутной среде. Оно значительно сложнее в сухопутных системах и часто определяет всю работу их. Вода — непременный участник всех физиологических процессов растений и непременное условие жизнедеятельности клеток и тканей. Для поддержания постоянно высокой обводненности клеток у растений наземных систем необходимо непрерывное пополнение воды в их теле путем поглощения ее корнями из почвы.

Растения по-разному добывают воду, расходуют ее и сводят свой водный баланс с помощью различных приспособлений, как морфологических, так и физиологических. Поглощение воды корнями зависит от количества и формы ее в почвенной среде, концентрации почвенных растворов, поверхности корней, наличия микоризы и других условий. Существуют два двигателя воды по телу растения. Один — присасывающая деятельность корней, основанная на разности сосущих сил живых клеток корня и почвы, другой — присасывающая сила испаряющих органов надземной массы растений, в основном листьев.

В результате поглощения почвенной воды корнями растений количество ее в почве уменьшается, и это не может не влиять на процессы почвообразования, жизнь почвенной фауны и микроорганизмов. Поглощенная корнями влага используется на обводнение растительных тканей, на процесс фотосинтеза, поскольку вода — компонент этого процесса, на биосинтезы и дыхание, но основная масса поглощенной корнями воды расходуется на испарение, главным образом листьями. При достаточном водоснабжении испарение воды надземными органами растений, или транспирация, идет, как и физическое испарение, с поверхности воды или почвы, т. е. тем интенсивнее, чем выше дефицит насыщения атмосферы водяными парами, но при недостатке влаги процесс транспирации растениями уже регулируется физиологически внутренними механизмами и в случае повышения температуры и повышения дефицита водяных паров расход воды растениями на транспирацию в порядке обратной отрицательной связи может даже сокращаться. Интенсивность транспирации, а значит и глубина влияния растительности на водообмен биогеоценологических систем зависит от температуры воздуха, освещенности, особенно от прямой радиации с большой долей тепловых лучей. В ночное время транспирация сильно снижается, до нуля падает на очень короткое время. Наступление холодов и уменьшение массы листьев или полная потеря их снижают транспирацию в очень сильной степени даже у вечнозеленых растений.

Поглощение и расход воды растениями биогеоценоза тесно связываются с биологической продуктивностью фотосинтеза. Для отражения этой связи в физиологии введено специальное понятие — транспирационный коэффициент ассимиляции, показывающий количество воды, испаренное растением за время производства 1 г сухого вещества в процессе фотосинтеза. На транспирацию воды растения тратят огромное количество энергии. Интенсивность транспирации зависит также от видовых особенностей растений и их жизненных форм, в лесных биогеоценозах зависит, в частности, от возраста древесных растений. Интенсивность транспирации меняется в связи с изменением внешних условий (температуры, влажности воздуха), запасов почвенной влаги и фазы развития, растений.

Специфическое действие на биогеоценозы оказывает минеральное питание растений, осуществляемое корневой системой. Растения поглощают самые различные минеральные вещества. В золе их встречаются почти все элементы химической системы Менделеева. Роль их как для растений, так и для биогеоценоза в целом далеко не одинакова. Во-первых, масштаб их потребления очень различен. Одни элементы поглощаются в большом количестве — макроэлементы, другие в

очень небольшом — микроэлементы. Во-вторых, одни элементы входят в состав основных продуктов жизнедеятельности растений (фосфор, азот, сера, калий), другие входят в состав физиологически активных веществ, например хлорофилла (магний, железо), гормонов (железо, марганец, медь и другие микроэлементы). В-третьих, одних элементов в биогеоэкологических системах содержится обычно большое количество, и они легко доступны растениям, другие почти всегда в дефиците или в труднодоступных соединениях.

Если поглощение воды корнями основано на явлении осмоса, то поглощение минеральных веществ идет на основе химического взаимодействия почвенных растворов с обменным фондом ионов на поглощающих зонах корней, большей частью ионов углекислоты, образующейся в процессе дыхания корней. Чем интенсивнее дыхание, тем быстрее идет поглощение минеральных веществ. Механизмы поглощения минеральных веществ и воды различны, но между этими процессами несомненно имеется связь (хотя и не прямая), поскольку поглощающая поверхность у них одна и та же, минеральные вещества поглощаются только в водной форме и тем легче, чем слабее раствор.

С биогеоэкологической точки зрения важны также все те превращения минеральных веществ, которым подвергаются поглощенные химические элементы, поскольку скорость их биосинтеза в растительных тканях влияет на поступление их из почвы в корни, а значит и на интенсивность обмена между растительностью и почвой. Поступление минеральных веществ в растения зависит от фазы роста и обнаруживает отчетливую сезонную ритмичность. Наиболее интенсивно поглощение минеральных веществ отмечается в периоды особо активного роста с наиболее высоким содержанием их в молодых листьях и побегах. При старении органов и растений часть минеральных веществ переносится в другие молодые части, т. е. реутилизируется и может вновь использоваться в различных биосинтезах, не покидая тела растений. К такого рода элементам относятся азот, фосфор, калий, они могут не только задерживаться в телах растений, но и активно многократно вступать в биосинтезы. И только такой важный регулятор внутренних процессов, как кальций, вторичной утилизации не подвергается.

Скорость поглощения минеральных веществ очень сильно зависит от характера тех соединений, в которых они залегают в почвенной среде. Доступны растениям только хорошо растворимые в воде минеральные соединения. Многие вещества, присутствующие в почве в больших количествах, прочно связаны с почвенным поглощающим комплексом и не используются растениями. Таковы некоторые соединения фосфора и калия. Важным фактором минерального питания растений яв-

ляется сожительство их корней с микоризными грибами, которое существенно облегчает поглощение минеральных веществ, особенно труднодоступного фосфора.

Явление роста растений имеет большое биогеоценологическое значение не только потому, что в процессе роста существенно изменяются все параметры растительного сообщества, но и потому, что нарастает толщина биогеоценоза, нарастает также глубина трансформации всех других компонентов биогеоценоза. Особенно хорошо это можно проследить в лесах по мере роста древесных растений от молодых деревьев на лесосеках до зрелых, когда под контроль их попадает слой атмосферы в несколько десятков метров и слой почвы до 2—3 м глубиной. Хорошо исследован этот процесс также на сельскохозяйственных посевах. На рис. 13 видно, как в толще посева ржи глубоко преобразуется такой важный параметр воздушной среды биогеоценоза, как температура, по мере нарастания фитомассы и высоты растений.

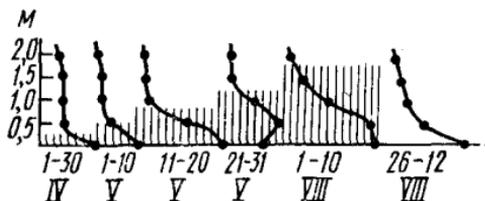


Рис. 13. Изменение температуры на поле озимой ржи в связи с нарастанием фитомассы и высоты растений (по Тишлеру, 1971)

Растительность всеми свойствами, работой и взаимоотношениями с другими компонентами биогеоценоза определяющим образом влияет на биогеоценоз, однако одним из важнейших результатов ее деятельности является формирование биомассы растений, или фитомассы. Именно через фитомассу осуществляется взаимосвязь растительности с животными, микроорганизмами, почвой и атмосферой. Распределение фитомассы в пространстве как бы «оструктурирует» всю систему биогеоценоза, определяет размещение всех участников его в парцеллах и биогеогоризонтах.

Понятие биомассы растений не является вполне устоявшимся, хотя и широко используется в научной литературе. Большой частью под биомассой фитоценоза понимается валовое количество органического вещества, заключенного в живых растениях сообщества на площади одного гектара в сухом состоянии (абсолютно сухом, или иногда в воздушно-сухом). Однако вес сухого органического вещества в живых растениях сообщества не может служить синонимом биомассы фитоценоза. Неотъемлемой частью ее является вода, заключенная в телах растений. Наряду с этим биомасса фитоценоза характеризуется также определенным объемом, поверхностью, внутренней структурой, химизмом, калорийностью. Эти свойства фитомассы имеют отличное от веса биогеоценологическое

значение и специфически сказываются на многих связях растительности с другими компонентами биогеоценоза.

Фитомассу биогеоценоза правильнее рассматривать как совокупность тел живых растений фитоценоза, характеризующуюся определенным весом, объемом, поверхностью, химизмом, калорийностью и обводненностью.

Для решения одних исследовательских задач более необходимы сведения о весе биомассы, для других — о ее поверхности и т. д. Например, для определения превращений элементов минерального питания растений необходима, конечно, весовая характеристика биомассы и ее элементарный химический состав; для расчетов фотосинтеза и дыхания, а также радиационного баланса, наоборот, существеннее данные о поверхности тела растений, а для суждения о полноте использования фитоценозом объема атмосферы и почвы нужны данные об объеме фитомассы. В валовом выражении перечисленные параметры фитомассы для биогеоценологических целей недостаточно информативны, поскольку фитомасса любого сообщества (особенно сообществ суши) не бывает аморфной и однородной, а очень сильно дифференцирована по строению, химизму, физиологическим свойствам и выполняемым функциям, калорийности, усвояемости для животных и микроорганизмов, а также по условиям биохимической работы расчлененных структур.

Прежде всего необходимо различение биомассы надземных частей растений, выполняющих роль акцепторов углекислого газа и солнечной энергии, с другой стороны, аппарата для выделения кислорода, углекислого газа, паров воды и ряда других метаболитов, и массы подземных частей: акцепторов воды и минеральных веществ и выделителей разнообразных продуктов обмена клеток корней с почвой¹. В свою очередь, биомасса надземных частей дифференцируется на фотосинтезирующие и скелетные части, не фотосинтезирующие, но дышащие и выполняющие в растениях проводящую и опорную функции.

Для биогеоценологических целей такой дифференциации, однако, еще недостаточно. Например, фотосинтезирующие зеленые органы (листья, хвоя, молодые побеги, отчасти стебли) частично находятся в условиях интенсивного освещения и имеют световую структуру, другие пребывают в значительной тени и характеризуются теневой структурой. А теневые листья фотосинтезируют в десятки раз слабее световых и в продук-

¹ Несмотря на организменный уровень связи между этими частями растений и общую согласованность их работы, полной синхронности в их действиях, в природе, однако, нет. В умеренных зонах весной корневые системы начинают функционировать значительно позже надземных, поскольку воздух прогревается раньше почвы, осенью, наоборот, рост корней продолжается значительно дольше, чем рост и общая вегетация надземных частей растений.

ции органического вещества, газообмене и накоплении энергии играют в сообществе малосущественную роль. Иногда они расходуют пластических веществ даже больше, чем создают вновь. У вечнозеленых растений нельзя смешивать биомассу молодых и старых листьев (хвои), поскольку имеются сведения о различной у них интенсивности фотосинтеза, водообмена и химизма и в силу этого различной кормовой ценности и привлекательности для фитофагов.

Резко отделяется от общей фитомассы растений масса цветков, плодов, семян. Они очень специфичны по химизму, повышенной калорийности, функциональному назначению, вкусовым качествам и связям с животным населением биогеоценоза.

В скелетных частях древесных форм очень различными свойствами с биогеоценологической точки зрения обладают древесные стволы и ветви различных диаметров и порядков. Если ствол древесных пород является главным кумулятором органических веществ и выполняет функцию опоры для кроны и проводника воды и минеральных веществ из почвы в крону, а пластических веществ из кроны в корни, то ветви являются распределителями ассимиляционной ткани в воздушном пространстве и опорой для массы живущих в кроне животных, водорослей, лишайников, мхов, а иногда высших эпифитных растений. Кроме того, ветви, образуя значительную поверхность, принимают существенное участие в задержании света и осадков и потому оказывают определенное воздействие на почву и ее биоту. При отмирании стволы и ветви оказываются также разнокачественным материалом и разлагаются на почве с разной скоростью — стволы значительно медленнее ветвей, особенно тонких.

Биомасса подземных органов также неоднородна по своей структуре и функциям. Функционально различаются мелкие, сосущие корни, играющие главную роль в обменных связях фитоценоза с почвой, биомасса корневищ, клубней, луковиц, имеющих существенное значение не только в размножении растений и запасании для них питательных веществ, но и в жизни животных фитофагов, являясь лакомым кормом как для почвенных, так и надземных животных.

Вообще, чем подробнее будет исследоваться фракционная структура фитомассы биогеоценоза, тем подробнее и точнее могут быть раскрыты и оценены связи растительности с другими биогеоценозическими компонентами.

Фитомасса биогеоценозов образуется из огромной совокупности растительных особей, которые по своей биогеоценозической 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, биогеоэкологически различно активные. Это особенно хорошо наблюдается в лесах, где деревья по росту и развитию расчленяются на ряд так называемых классов Крафта. Сильно затененные, стесненные в пространстве более мощными соседями, сильно угнетенные имеют небольшую массу (общую и листовую), работают при очень напряженных для фотосинтеза условиях освещения и производят органического вещества, а значит и свободного кислорода атмосферы в несколько раз меньше, чем масса деревьев лучших классов развития.

В многовидовых сообществах биогеоэкологическая неоднородность фитомассы, естественно, еще больше, поскольку растения разных видов, благодаря своей генетической специфике, взаимодействуют с другими компонентами биогеоэкологического сообщества неодинаково: различно и в разном количестве добывают необходимые 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 жизнедеятельности (CO_2 , O_2), весьма специфические метаболиты, на свой лад изменяющие черты и свойства других компонентов биогеоэкологического сообщества.

Целесообразно различать виды, представленные большими массами, производящие наибольшее количество органических веществ, вовлекающие в обмен наибольшее количество CO_2 , минеральных веществ и воды, фиксирующие наибольшее количество солнечной энергии и благодаря всему этому наиболее глубоко трансформирующие состояние и работу других компонентов биогеоэкологического сообщества. Это так называемые макропродуценты и одновременно макроаккумуляторы энергии. Другие автотрофы по масштабу своей биогеоэкологической работы могут быть мезо- и микропродуцентами. Роль их в сложении и функционировании биогеоэкологических сообществ подчиненная. Такая дифференциация растений особенно хорошо выражена в лесных биогеоэкологических сообществах, где функции макропродуцентов выполняют древесные породы, господствующие в главном, первом полове древостоя, а кустарники, травы, мхи, лишайники — мезо- и микропродуценты.

Биогеоэкологическая 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 в одни этапы онтогенеза, оказываются на положении мезо- и микропродуцентов в других экотопах, с иными режимами экологических условий или в иную фазу развития. Например, ель в таежной зоне на суглинистых или супесчаных почвах с хорошим увлажнением и хорошей аэрацией, образуя густые и тенистые леса высокой производительности, является макропродуцентом и макро-

трансформатором внутренней среды биогеоценоза. Там же, в тайге, но на сухих и бедных песках или на сильно заболоченных почвах с недостатком кислорода ель сильно угнетена, имеет малый прирост и по масштабу своей биогеоценотической работы и трансформации среды биогеоценоза — несомненный микропродуцент. В роли микропродуцента ель пребывает на лесосеках временно, в первые годы своей жизни.

Другой пример. Кукушкин лен и некоторые виды сфагнума в сосновых и еловых лесах встречаются очень часто, но на хорошо дренированных субстратах их количество крайне невелико, масштаб их биогеоценотической работы ничтожно мал — они здесь явные микропродуценты. 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. Ясно, что в таких условиях мхи выполняют роль макропродуцентов и своей биогеоценотической работой нередко значительно перекрывают роль древесного яруса (табл. 5).

Таблица 5

Прирост органического вещества в некоторых типах заболоченных лесов, кг/га/год в абсолютно-сухом состоянии, Вологодская область (по Пьявченко Н. И., 1960)

Тип леса	Прирост органического вещества				
	древесный ярус	подлесок	травы и кустарники	мхи	всего
Ельник болотно-травяной	850	8	89	959	1906
Сосняк кустарничково-сфагновый	104	—	15	1661	1780

Особенно существенна биогеоценотическая специфика растений разных жизненных форм. В связи с этим биогеоценотическая дифференциация фитомассы тем больше, чем разнообразнее в биогеоценозе экобиоморфы растений, участвующих в ее образовании. Максимум разнообразия жизненных форм растений достигается в лесах, где встречаются деревья, кустарники, травы, мхи, лишайники, лианы, эпифиты. Различаясь размерами, долголетием, формой роста, способностями добывать и трансформировать необходимые вещества и энергию, отношением к свету, влаге, минеральным веществам почвы, эти формы плотно заполняют воздушное пространство и почву и определяют вертикальное расчленение фитомассы на ряд слоев — ярусов. Каждый из них обособлен в биогеоценозе не только морфологически, но и биогеоценотически, т. е. как материально-энергетическая подсистема, специфически вос-

принимаящая вещество и энергию и функционирующая при неповторимых в других ярусах режимах света, тепла, влажности, концентрации CO_2 , минерального питания, аэрации почвы, движений воздуха, работы фауны и микроорганизмов.

Ярусов бывает 1—6, что зависит от условий косной среды, истории земной поверхности и взаимных отношений растений, нередко ограничивающих возможность ассоциирования многих видов и форм. Между ярусами существуют тесные, порой антагонистические отношения. Сильное развитие верхних ярусов ограничивает развитие нижних, и наоборот. Ярусное распределение фитомассы является основой для вертикальной дифференциации других компонентов и определяет основные черты общей стратификации биогеоценоза.

Растительность любой биогеоценотической системы оказывает влияние на все параметры ее не только прижизненно, через отправление своих физиологических функций, но и после отмирания растений или их органов.

Отмершая фитомасса опадает на поверхность почвы (надземная масса) или с подземными органами непосредственно в почву. Различают отпад фитомассы при отмирании целых растений и отпад, образующийся в процессе отмирания отдельных органов растений — листьев, хвои, цветков, плодов, корней или их частей. Причины отпада: болезни растений, конкуренция за свет, воду, минеральное питание, механические повреждения ветром, животными. Причины опада: обновление органов — листового аппарата, корней, сброс отслуживших свою функцию частей почек, цветков, отслоившихся участков коры у деревьев, старение и попадание в неблагоприятные условия освещения части надземных органов вследствие затенения более молодыми верхними частями растений. Вместе с отмирающими органами растений в опад попадает значительное количество эпифитных грибов, бактерий, покоящихся личинок беспозвоночных и разнообразных выделений фитофагов в период их работы на листьях и побегах.

Биогеоценотическое значение отмирания фитомассы очень велико и не менее важно и разнообразно по результатам, чем образование и накопление органического вещества живыми растениями. Отмирающая фитомасса — важный участник обмена в системе связей между растительностью и почвой, растительностью и атмосферой, почвой и атмосферой, растительностью и микроорганизмами, растительностью и животными. Разлагаясь, она пополняет ресурсы минеральной пищи растений в почве, участвует в образовании почвенного гумуса, определяет реакцию почвы, способствует накоплению ряда химических элементов в верхних горизонтах почвы, в сильнейшей степени влияет на состав и обилие почвенных животных и микроорганизмов, обогащает углекислотой и утепляет приземные слои атмосферы.

Особенно велико значение опада. Это очень крупномасштабный процесс. В лесах, например, в опад ежегодно уходит 3—4 т и более растительных материалов в абсолютно сухом состоянии. В лесу за время жизни одного поколения в отпад и опад уходит органического вещества в 3—4 раза больше, чем его удерживается в живой фитомассе леса. Накапливаясь в некотором количестве на поверхности почвы в виде слоя неразложившегося или мало разложившегося растительного материала, отмершие остатки растений образуют в лесах лесную подстилку, на лугах, в степях — ветошь, или калдан.

Биогеоценотическая роль подстилки очень велика. Она влияет на газообмен почвы с атмосферой, проникновение жидких осадков в почвенную толщу, поверхностный сток, тепловой режим почвы, испарение с поверхности, прорастание семян и развитие всходов, на взаимоотношение самих растений (через подавление одних видов и благоприятствование другим).

В историческом прошлом подстилка в лесах, несомненно, сыграла важную роль в формировании ряда жизненных форм растений и животных, в частности лесных сапрофитов, подстилочных растений с корнями и корневищами, погруженными в нижнюю часть лесной подстилки. В подстилке находятся не только отмершие части растений, но и живые материалы: семена, пыльца, гифы грибов, бактерии, простейшие.

С биогеоценотической точки зрения очень важны сведения о запасах подстилки и ее соотношении с массой опада. Они имеют большое индикаторное значение, отражая темпы и направление обмена между растительностью и почвой. Чем больше частное от деления массы опада на массу подстилки, тем интенсивнее обмен, тем быстрее разлагаются отмирающие растительные массы, тем быстрее оборачиваются элементы минерального питания растений в биогеоценотических системах. Большого значения этот коэффициент достигает во влажных тропических лесах, где скорость разложения мертвых материалов особенно высока. В лесах умеренной зоны он не очень устойчив в отдельные сезоны, поскольку запасы подстилки в них уменьшаются к концу лета и сильно возрастают к осени (после листопада). Быстрее разлагается подстилка лиственных пород, медленнее — хвойных, особенно в избыточно увлажненных и холодных почвах. По исследованиям в кедровых лесах Западного Саяна установлено, в частности, что хвоя древесных пород (кедра, пихты), судя по потере веса, в течение года разложилась на 30—35%, осока (*Carex macroura*) и папоротник (*Dryopteris spinulosa*) — на 50, листья рябины — на 70, листья черемухи и борца (*Aconitum excelsum*) — на 85—90% (Чагина, 1971). Подстилка даже в однопородных лесах неоднородна по своему фракционному составу и нуждается при исследованиях в подробной дифференци-

ции, поскольку разные фракции ее существенно различны в химическом отношении и по-разному используются почвенными животными и микроорганизмами.

Запасы подстилки варьируют в природных системах в очень больших пределах. Но не только масса подстилки и ее соотношение с опадом имеют индикаторное значение. О темпах и направлении биогеоценотического процесса свидетельствуют и такие ее свойства, как мощность, состав, структура, зольность. Наряду с исследованием отмирания надземных частей растений важна оценка массы отмирающих корневых систем, в первую очередь сосущих корней и корневищ, играющих большую роль в образовании органического вещества почв. Важны не только суммарная оценка массы опада и отпада, но и ход их в годичном цикле и по годам в связи с нарастанием возраста древесных и вообще многолетних растений. В этом отношении биогеоценотические системы могут различаться так же, как и по количеству и составу опада и отпада.

ЖИВОТНОЕ НАСЕЛЕНИЕ КАК КОМПОНЕНТ БИОГЕОЦЕНОЗА

К животному населению биogeоценоза необходимо подходить с позиции роли животных в процессах превращения веществ и энергии в общей системе биogeоценоза, или иначе говоря, с определения формы, направления и масштаба его биogeоценотической работы, в ходе которой они вступают в различные взаимодействия, связи с другими компонентами и друг с другом.

В биogeоценотическом плане животное население биogeоценозов выступает как:

1) трансформатор первичных органических веществ, создаваемых растительностью, в производные органические вещества (животные белки, жиры, мочевины и др.), входящие в состав животной протоплазмы и разнообразных метаболитов животного организма; мир этих производных очень разнообразен, а превращение их, благодаря разнообразию цепей питания, очень сложно и многоступенчато; они включаются в биogeоценотический процесс в форме продуктов жизнедеятельности животных (экскрементов, мочевины, углекислого газа и других выделений) или их трупов;

2) ускоритель превращения веществ и освобождения энергии в связи с раздроблением и химической переработкой пищевых материалов в детрит, более доступный для аналитической работы микроорганизмов;

3) участник газообмена с атмосферой и почвой, в процессе дыхания поглощающий кислород атмосферы и выделяющий углекислоту;

4) транспортер веществ и энергии из одних биogeоценозов в другие, а также в одном биogeоценозе из парцеллы в парцеллу и из одних генетических горизонтов почвы в другие;

5) фактор почвообразования и плодородия почвы в результате удобрения ее экскретами, рыхления, перемешивания, оструктурирования;

6) участник процессов опыления и распространения плодов и семян многих растений, определяющих видовой состав фитоценоза и его устойчивость.

С указанных позиций животное население любого биogeоценоза очень разнокачественно, поскольку участвующие группы животных очень различны по численности, способам и

ции, поскольку разные фракции ее существенно различны в химическом отношении и по-разному используются почвенными животными и микроорганизмами.

Запасы подстилки варьируют в природных системах в очень больших пределах. Но не только масса подстилки и ее соотношение с опадом имеют индикаторное значение. О темпах и направлении биогеоценотического процесса свидетельствуют и такие ее свойства, как мощность, состав, структура, зольность. Наряду с исследованием отмирания надземных частей растений важна оценка массы отмирающих корневых систем, в первую очередь сосущих корней и корневищ, играющих большую роль в образовании органического вещества почв. Важны не только суммарная оценка массы опада и отпада, но и ход их в годичном цикле и по годам в связи с нарастанием возраста древесных и вообще многолетних растений. В этом отношении биогеоценотические системы могут различаться так же, как и по количеству и составу опада и отпада.

ЖИВОТНОЕ НАСЕЛЕНИЕ КАК КОМПОНЕНТ БИОГЕОЦЕНОЗА

К животному населению биогеоценоза необходимо подходить с позиции роли животных в процессах превращения веществ и энергии в общей системе биогеоценоза, или иначе говоря, с определения формы, направления и масштаба его биогеоценотической работы, в ходе которой они вступают в различные взаимодействия, связи с другими компонентами и друг с другом.

В биогеоценотическом плане животное население биогеоценозов выступает как:

1) трансформатор первичных органических веществ, создаваемых растительностью, в производные органические вещества (животные белки, жиры, мочевины и др.), входящие в состав животной протоплазмы и разнообразных метаболитов животного организма; мир этих производных очень разнообразен, а превращение их, благодаря разнообразию цепей питания, очень сложно и многоступенчато; они включаются в биогеоценотический процесс в форме продуктов жизнедеятельности животных (экскрементов, мочевины, углекислого газа и других выделений) или их трупов;

2) ускоритель превращения веществ и освобождения энергии в связи с раздроблением и химической переработкой пищевых материалов в детрит, более доступный для аналитической работы микроорганизмов;

3) участник газообмена с атмосферой и почвой, в процессе дыхания поглощающий кислород атмосферы и выделяющий углекислоту;

4) транспортер веществ и энергии из одних биогеоценозов в другие, а также в одном биогеоценозе из парцеллы в парцеллу и из одних генетических горизонтов почвы в другие;

5) фактор почвообразования и плодородия почвы в результате удобрения ее экскретами, рыхления, перемешивания, оструктурирования;

6) участник процессов опыления и распространения плодов и семян многих растений, определяющих видовой состав фитоценоза и его устойчивость.

С указанных позиций животное население любого биогеоценоза очень разнокачественно, поскольку участвующие группы животных очень различны по численности, способам и

энергии питания, скорости размножения, скорости роста, размеру тела, образу жизни (дневные, ночные, оседлые, перелетные и т. п.). Классификаций животных известно много, но для биогеоценологических целей нужна особая классификация, основанная на учете их работы и ее итогах. Из всех ныне существующих подразделений животного мира наибольшее биогеоценологическое значение имеет деление его представителей по типу питания — фитофаги, сапрофаги, зоофаги и т. п. Такое деление очень информативно. Оно дает возможность определить место каждой группы животных в потоке энергии, идущем в биогеоценозе через пищевую связь, их относительную численность и биомассу, характер, масштаб и место их работы в биогеоценологической системе.

Достаточно подробную классификацию животных на этом принципе предложил Д. В. Панфилов (1966), выделивший 12 функционально-биогеоценологических групп, и в том числе среди фитофагов: филлофаги, использующие хлорофиллоносные ткани (в основном листья, хвоя), ксилофаги (потребители древесных тканей), ризофаги (потребители корней), карпофаги (плодо- и семяеды), антофилы (потребители пыльцы и нектара), мицетофаги (лучше было бы микофаги; использующие в пищу грибницу и плодовые тела грибов), фитодетритофаги (потребители растительных остатков); среди зоофагов: собственно зоофаги (использующие в качестве корма живых животных), зоопаразиты (организмы, живущие на теле и в теле животных и питающиеся соками их), гемофаги (кровососы), копрофаги (питающиеся экскретами животных) и некрофаги (поедающие трупы). Еще более дробное деление на этом же принципе позднее сделал П. П. Второв (табл. 6).

Большое значение в биогеоценологических системах имеют животные, питающиеся растительной пищей, — фитофаги и животные, использующие в пищу мертвые органические остатки, — сапрофаги, значительно меньше в энергетике биогеоценозов роль зоофагов, поскольку их меньше по массе и видовому разнообразию. Главное значение их заключается в регуляции численности растительных форм.

В разных биогеоценозах роль отдельных групп животных может существенно изменяться как в силу различий в кормах, так и других условий существования. Например, в биогеоценозах лиственных лесов благодаря образованию рыхлого, мягкого и относительно сочного опада древесных пород может быть очень велика роль дождевых червей, в хвойных насаждениях с их грубой подстилкой и кислой реакцией доминирующее положение имеют клещи и белые мелкие черви (энхитрииды) и другие членистоногие.

Для правильной оценки роли животных в конкретных биогеоценозах надо иметь в виду разнообразие радиуса их действия и учитывать группы:

Схема функционально-трофической классификации животного населения биогеоценозов
(по П. П. Второву, 1971)

Биофаги		Сапрофаги		Сапробиофаги	
Функционально-трофические					
семейства	трибы	семейства	трибы	семейства	трибы
Хлорофитофаги	филлофаги ризофаги ксилофаги карпофаги антофилы	детритофаги	гумусофаги некрофитофаги сапроксилофаги	хлорофито- детритофаги	ризогумусофаги ризонекрофитофаги филлонекрофитофаги
Ахлорофитофаги	мицетофаги бактериофаги	некрофаги	сапронекрофаги энтонекрофаги (1 и 2 порядка)	ахлорофито-детрито- фаги	мицето-гумусофаги бактерио-гумусофаги мицето-некрофитофаги
Зоофаги (1, 2, 1—2 порядка и др.)	хищники паразитонды эктогеомофаги эндопаразиты зоомицетофаги зообактериофаги	копрофаги	копрофаги (1 и 2 по- рядка)	зоодетритофаги зоонекрофаги зоокопрофаги	
Зоофитофаги	зооризофаги зоофиллофаги зоокарпофаги зоофиллокарпофаги зооризомицетофаги				

1) животные неподвижного образа жизни или малоподвижного, не покидающие границ отдельного биогеоценоза или даже отдельных парцелл или еще более мелких структур;

2) животные, эпизодически покидающие пределы одного биогеоценоза и выносящие из него некоторую долю веществ и энергии;

3) животные, закономерно работающие во многих биогеоценозах, часто пространственно очень отдаленных, например, тундра и тропики у перелетных птиц. При этом деятельность их в разных биогеоценозах может быть резко различного характера. В одном биогеоценозе они могут кормиться, в другом выводить потомство, рыть логовища, устраивать гнезда и т. д.

С биогеоценотической точки зрения важен учет не столько присутствия или отсутствия в тот или другой момент подвижного животного, сколько характер и масштаб его действий, его работы, специфичной для каждого биогеоценоза. Это особенно надо подчеркнуть здесь, поскольку многие зоологи полагают невозможным связывать подвижные формы животных рамками одного определенного биогеоценоза и предпочитают пользоваться безразмерным понятием экосистемы.

Рассмотрение деятельности животных в биогеоценотических системах целесообразно рассматривать отдельно по двум блокам: наземному и почвенному. Хотя между животными этих блоков имеются, несомненно, определенные связи, однако гораздо более резко подчеркнуты их особенности и обособленность. И это, естественно, поскольку слишком разнокачественны среды, в которых живут и работают животные в этих блоках, слишком различны экобиоморфы многих из них, очень разнокачественны материалы, из которых животные этих блоков добывают необходимую энергию. Наконец, животные этих блоков по-разному связаны с другими компонентами биогеоценоза, по-разному влияют на них и на биогеоценоз в целом. Надо подчеркнуть также специфичность методов изучения почвенных и наземных животных, оценку их деятельности и глубину воздействия на общую организацию биогеоценоза.

Животное население почвенного блока

Животные почвы представлены фитофагами, сапрофагами, плотоядными разного уровня, некрофагами и копрофагами. При этом следует различать фауну простейших (см. главу «Микроорганизмы»), мезофауну беспозвоночных и позвоночных. Они резко различаются по методам исследования, экологическим особенностям и по месту в общей организации биогеоценотических систем.

Особенно велико в биогеоценозах суши значение работы беспозвоночных почвенных сапрофагов. На их долю приходится до 70—80% от всех почвенных беспозвоночных. Они принимают активное участие в переработке огромного количества отмерших растительных остатков в подстилке и верхних горизонтах почв, перемещаются в почве в различных направлениях и вследствие этого рыхлят почву и обогащают приземные слои воздуха и почвы углекислотой; перераспределяют органическое вещество в толще почвы, перемещаясь, углубляют гумусовый горизонт; способствуют расселению микроорганизмов, грибов; создают новые формы органических веществ, участвуют в образовании гумуса почв и определяют существование в биогеоценозах важных трофических связей, поскольку являются важным пищевым ресурсом для многих биотрофов как почвенного, так и наземного блоков; улучшают аэрацию и водопроницаемость почв.

Скорость разложения органических материалов в наибольшей степени зависит от сапрофитных микроорганизмов, но, как показывают специальные методически интересные опыты в природных условиях, большое влияние на процесс разложения оказывают и почвенные животные сапрофаги. Так, в дубовом лесу листовой опад при участии беспозвоночных за 140 дней теплого времени разложился на 55%, при изоляции от них только на 9% (Курчева, 1960). Особенно велика роль в этом отношении дождевых червей и мелких членистоногих (клещей, ногохвосток). Последние более характерны для хвойных лесов с их грубой и кислой подстилкой. По имеющимся данным, клещи и ногохвостки в хвойных лесах перерабатывают до 50% годового опада, двупарные многоножки — свыше 10%.

Скорость превращения опада в перетертый детрит зависит от численности различных групп животных; состава перерабатываемого растительного материала и его кормовых свойств, поскольку сапрофаги, используя разнообразный энергетический материал, все же в ряде случаев обнаруживают известную избирательность к кормам; физико-химических свойств почв: температуры, влажности, аэрации, гумусированности, структуры.

Воздействие сапрофагов на растительные остатки проявляется:

1) в раздроблении остатков при прохождении через пищеварительную систему с резким увеличением поверхности использованного материала (клещи, например, питающиеся хвоей сосны, мелко перетирают ее в своих желудках, увеличивая поверхность использованного опада в 10 000 раз) что, естественно, увеличивает соприкосновение его с кислородом, водой, микроорганизмами и ускоряет его полное разложение;

2) через изменение химизма использованного опада при

животном метаболизме; экскременты различных сапрофагов содержат значительно больше подвижных минеральных веществ, чем контрольная почва (табл. 7);

3) через воздействие на микрофлору: количество бактерий в экскрементах животных часто много выше, чем в почве. Например, в копролитах дождевых червей количество бактерий выше, чем в обычной почве на 30% и более (Тишлер, 1971), по другим данным, в 2—3 раза и более (Гиляров, 1968).

Таблица 7

Среднее содержание подвижных минеральных веществ в экскрементах беспозвоночных и почвы, мг на 100 г абс. сухого вещества (по Л. С. Козловской, 1975)

	N аммиачный	P ₂ O ₅	K ₂ O
Экскременты дождевых червей (Lumbricidae)	31,75	12,28	103,8
Контрольная почва	19,06	17,01	71,9
Экскременты Enchytraeidae	43,65	4,25	58,08
Контрольная почва	29,16	2,85	72,6
Экскременты Sciaridae	44,96	17,36	127,8
Контрольная почва	8,77	12,91	144,6
Экскременты Tipulidae	56,78	9,45	108,9
Контрольная почва	32,99	7,54	—

Воздействие беспозвоночных сапрофагов на свойства почвы отражается:

1) на формировании почвенного профиля; особенно велико воздействие крупных форм: дождевых червей, крупных личинок насекомых; они могут мигрировать на большую глубину и затаскивать туда органические вещества и микроорганизмы, при обратных движениях выносить на поверхность почвы минеральные частицы;

2) на образовании гумуса (с дождевыми червями связано образование мягкого гумуса, или муллы, с деятельностью мелких членистоногих — более грубая форма гумуса, так называемый модер);

3) на увеличении скважности почвы, что облегчает движение корней, увеличивает водопроницаемость почв;

4) на улучшении аэрации, что способствует преобладанию аэробных микробиологических процессов и ускорению разложения органических веществ до элементарных составляющих;

5) на создании прочной структуры почвы: беспозвоночные перемешивают частицы почвы в кишечниках с размельченным и переработанным материалом растительных остатков и выводят их наружу в виде комочков, имеющих нейтральную и даже щелочную реакцию. Количество таких комочков может быть очень велико. По данным С. И. Пономаревой (1953), в подмосковных дубравах дождевые черви перерабатывают всю массу почвы до глубины 20 см; только копролиты, выведен-

ные червями на поверхность почвы, составляют до 16 т/га. В северной степи, по данным Д. Ф. Соколова (1957), количество экскрементов кивсяков за один вегетационный период достигает 686 кг/га.

Масштабность приведенных воздействий определяется огромной численностью всех этих животных. В дубовом лесу Дании, например, дождевых червей насчитывается до 1,8 млн/га при весе 537 кг, энхитреид — до 5,4 млн/га, а нематод — до 6 млн/га на 1 м².

Большую роль в жизни почвы в некоторых биогеоценозах играют муравьи. Действие их не однозначно и сложно, важно, что живущие в почве муравьи значительно разрыхляют ее, удобряют экскрементами и перемешивают с минеральной частью почвы. Термиты — сапрофаги, живущие в тропических странах, способствуют также формированию гумуса.

Масса почвенных фитофагов, питающихся подземными частями растений, обычно не превышает терпимого для биогеоценологических систем уровня, удовлетворительно регулируясь разнообразными биотрофами как почвенного, так и наземного блоков биогеоценоза. Но иногда в определенных условиях некоторые представители почвенных фитофагов размножаются в таких огромных количествах, что, пожирая корни растений, могут контролировать и структуру биогеоценоза и его развитие и устойчивость. Таков, например, майский жук. Его прожорливые личинки питаются молодыми корнями сосны и губят всходы и молодой подрост. Иногда на легких супесчаных почвах численность личинок может достигать 100 и более экземпляров на 1 м², и в этих случаях гибнет целиком не только новый молодняк сосны, но и ранее возникшие популяции.

Хотя мы говорим «почвенные фитофаги», однако фактически они являются и факультативными биотрофами, поскольку при заглатывании растительной пищи они невольно поглощают связанное с этой пищей некоторое количество живых бактерий и простейших. Среди почвенных фитофагов особо следует выделить таких беспозвоночных, которые питаются мицелием грибов — микофаги. Они очень характерны для разлагающейся древесины, в которой для своего питания разводят «грибные сады». Некоторые жуки имеют даже специальные приспособления для переноса грибных спор.

Среди почвенных плотоядных в биогеоценозах могут иметь существенное значение некоторые простейшие — жгутиковые и корненожки. Их в почвах великое множество — сотни тысяч и миллионы в 1 см³ почвы. Они питаются бактериями и могут таким образом ограничивать их деятельность и нарушать кормовые цепи, ведущие к полному разложению и минерализации растительных и животных материалов (см. выше).

Помимо беспозвоночных и простейших свою роль играют еще представители макрофауны — позвоночные животные. Они представлены значительным количеством мелких роющих млекопитающих: цокорами, слепушонками, слепышами, кротами, сурками, мышами и др. В ходе питания, устройства нор, складов пищи они рыхлят почву, улучшают ее аэрацию, водопроницаемость, газообмен, переносят гумус, создают микро-рельеф, уничтожают одни виды растений и вызывают расселение других. В то же время сами они являются кормом для других плотоядных, кровососов и паразитов и занимают в биогеоценозах определенное место в цепях питания и общем функционировании биогеоценоза. Масштаб работы, выполняемой этими животными, в природных биогеоценозах может достигать очень больших значений. Например, слепыш на площади одного гектара выносит из почвы на поверхность до 13 м³ земли, сурки — до 100 м³ и более. Крот в лесах в процессе питания продельвает ходов протяженностью до 15—18 км на площади одного гектара и выбрасывает на поверхность кучки земли до 500 кг/га и более. Эта роющая деятельность в природе варьирует в достаточно широких пределах и зависит от кормовой емкости биогеоценоза. Например, характер роющей деятельности крота непосредственно определяется особенностями распределения почвенных беспозвоночных, особенно дождевых червей. Как правило, чем больше в почве беспозвоночных и особенно червей, тем интенсивнее роющая деятельность крота.

Роющая деятельность почвенных позвоночных влечет за собой более глубокое промачивание почвы и перемещение различных водорастворимых веществ. Более существенно, однако, обнажение поверхности почвы выбросами, на которых идут специфические процессы зарастания и формирования нового почвенного профиля.

Надземный блок животного населения биогеоценозов суши

Животные, обитающие в надземной части сухопутных биогеоценозов, не менее разнообразны по своей работе, чем животные подземного блока. Преобладающее значение имеют фитофаги и связанные с ними в цепях питания многочисленные плотоядные, полифаги и паразиты. Значительно богаче представлены позвоночные животные и в том числе такие специфически надземные группы, как птицы, амфибии, рептилии, копытные.

Особенно большое значение в жизни и динамике биогеоценологических систем имеют беспозвоночные фитофаги. Им принадлежит главная доля в потреблении растительных кормов и главная роль в обмене наземных животных с почвой через

прижизненные выделения, сбрасываемые при линьках покровы, трупы. Этими беспозвоночными поедается до 40% органических веществ, создаваемых зелеными растениями, а в некоторых случаях и до 100% прироста органической массы. Особенно опустошительное действие на растительный компонент лесных биогеоценозов производят гусеницы сибирского шелкопряда в горных кедровых лесах Южной Сибири, дубовой листовертки в дубравах лесостепи и южной части лесной зоны и др. В годы массового размножения зеленой дубовой листовертки целые лесные массивы стоят с почти полностью объединенной листвой в нерабочем состоянии или с резко сниженным метаболизмом и низким накоплением органических веществ (табл. 8).

Таблица 8

Влияние повреждений листового аппарата дуба гусеницами зеленой дубовой листовертки на годичный прирост деревьев дуба по диаметру, мм (по Р. И. Злотину, 1970)

	Дубы неповрежденные	Слабо поврежденные	Сильно поврежденные
Среднее за 1958—1963	8,7±1,46	6,3±1,74	4,5±1,00
Среднее за 1964—1969	5,4±0,64	4,2±0,90	2,5±0,62

Фитофаги встречаются всюду и заселяют все растения и все их органы. Целесообразно различать деятельность таких групп, как листоеды, короеды, семяеды, древесиноеды, цветоеды. Биогеоценологическое значение этих групп и их работы очень неравноценно, поскольку они своей деятельностью затрагивают разные стороны жизни растений и влияют на ход процессов, играющих различную роль в функционировании биогеоценозов и поддержании их структуры. Листоеды влияют на газообмен, водообмен растений с воздушной средой и на процесс ассимиляции и образование первичных органических материалов, семяеды — на интенсивность плодоношения, а значит и на устойчивость растительного компонента и системы в целом во времени, древесиноеды — на механические свойства древесины и скорость разложения ее при отмирании, поскольку способствуют развитию гнилей, короеды — на деятельность камбия и передвижение пластических веществ. Среди всех групп встречаются монофаги, тесно связанные консортивно с определенным кормом строго определенного вида растения, и есть фитофаги с более широким кругом кормовых растений вплоть до полифагии.

Биогеоценологические последствия деятельности наземных беспозвоночных фитофагов проявляются в осветлении внут-

ренного пространства биогеоценоза, уменьшении растительного опада, в увеличении животных экскрементов и других выделений, освещенности и нагрева поверхностных слоев почвы, количества осадков, проникающих в почву, в изменении условий питания почвенного блока животных и др.; в усилении дыхания поедаемых растений, увеличении расхода ими защитных веществ (смола, камедь), ослаблении фотосинтеза и уменьшении общей продуктивности растений.

Размер этих последствий для систем зависит от численности фитофагов в каждый данный момент и регулярности их действия. П. М. Рафес (1964) различает численность терпимую, когда фитофаги не используют избытка биологической продукции и не нарушают нормального для биогеоценотической системы хода обменных процессов; критическую, когда используется корма больше его избытка, и система биогеоценоза выбивается на какое-то время из равновесного состояния; нетерпимую, когда фитофагами потребляется не только вся текущая продукция растений, но используются и запасы прежних лет, и биогеоценозы разрушаются.

Важное значение в регуляции отношений фитофагов с растительными кормовыми ресурсами имеют в природных системах различные плотоядные, использующие фитофагов в пищу, а также паразиты и болезнетворные организмы. Существенное значение для регуляции численности многих фитофагов имеют муравьи, божьи коровки, жуки, пауки, амфибии, птицы. Муравьи — особенно активные истребители разного рода надземных насекомых — фитофагов. Население одного гнезда рыжего муравья истребляет за сезон 3—5 млн. насекомых весом 15—20 кг. Существенное значение в регуляции населения фитофагов в лесах могут иметь амфибии и рептилии. лягушки, например, при численности 40 экземпляров на 1 га поедают за сезон от 12 до 89 тыс. беспозвоночных, а при численности 100—150 экземпляров — до 190—336 тыс. насекомых, из которых больше половины составляют фитофаги (Гаранин, 1970).

Для надземного блока биогеоценозов очень характерна также работа позвоночных животных. Их особенно много в тропических странах, но и в умеренных зонах они осуществляют достаточно значительную и специфическую работу. Очень существенной может быть роль позвоночных фитофагов и животных со смешанным питанием (птицы, грызуны, многие хищные). Самыми многочисленными среди них являются мелкие грызуны: белки, бурундуки, лемминги. Крупные фитофаги — лось, олень, сайгаки в биогеоценозах сейчас менее многочисленны, но при отсутствии хищников и паразитов они местами могут концентрироваться большими стадами и тогда наносят серьезный ущерб кормовой базе и нарушают устойчивость биогеоценотических систем.

Особенно много растительной массы позвоночные фитофаги выедают в биогеоценозах тундр и степей — обычно 25—30%, а часто и намного больше, причем главную роль в этом процессе играют мелкие грызуны. В лесах выедаемая позвоночными фитомасса значительно меньше и в сравнении с общей биомассой растений и их годичным приростом обычно ничтожно мала, и потому участие позвоночных фитофагов в прямой переработке растительных материалов и превращении веществ в лесных биогеоценозах невелико (Динесман, 1964). Важнее их роль будет проявляться, если учитывать фракционный состав поедаемой ими растительной пищи. Дело в том, что основную долю в используемых кормах позвоночных фитофагов представляют высококалорийные материалы — плоды, семена, которые в биогеоценозах обеспечивают возобновление древесно-кустарниковых пород и общую устойчивость лесного биогеоценоза. При слабом или среднем урожае семян потребление их обитателями леса чувствительно отражается на лесовозобновлении недобором семенного материала. Например, в волынских дубравах Украины, по сообщению М. Е. Ткаченко, почти все желуди съедаются кабаном, в Абхазии половина плодов каштана повреждается слоником, остальное уничтожается мышами, кабаном, дикими козами и оленями (Ткаченко, 1939). Как видно из табл. 9, птицы и гры-

Таблица 9

Истребление птицами и грызунами семян древесных пород
в различных лесных биогеоценозах
(«Основы лесной биогеоценологии», 1964)

Леса	Сбито птицами и белкой, %	Съедено		
		% ко всему урожаю		мелкими грызу- нами, % к ко- личеству се- мян, осыпав- шихся на землю
		птицами	белкой	
Кедровники	до 90	22—75	до 17	85
Сосняки	38	—	24	2
Лиственничники	—	10—40	—	18—40
Ельники	до 98	до 42	до 38	до 83
Дубравы	—	—	—	до 100
Бучина	—	—	—	до 100

зуны уничтожают львиную долю урожая древесных пород, и лишь очень незначительная часть его идет на возобновление растений.

С потреблением животными плодов и семян связан важный для существования и развития биогеоценологических систем процесс расселения многих растений. Сибирская кедровка — основной агент распространения кедра, сойка — дуба. Кедровка, запасая на зиму кедровые орехи, нередко прячет их

за несколько километров от плодоносящего дерева и так способствует расселению этой породы, тяжелые семена которой иначе опали бы под кроной кедра или рядом с ним. То же надо сказать в отношении желудей, которые сойка, по наблюдениям Н. Г. Холодного, затаскивает из дубрав и «высеивает» в молодняках сосны.

Помимо прямого участия в превращениях растительного материала, связанного с питанием, позвоночные фитофаги влияют на биогеоценотические системы через изменение почвенно-грунтовых условий. Они утаптывают и уплотняют почву, выбивают травяной покров и моховую растительность, разбивают дернину злаков, рыхлят почву, удобряют ее и усиливают пестроту сложения биогеоценоза, поскольку все эти влияния в пространстве очень неравномерно проявляются. Нередко эти влияния достигают такого высокого уровня, что приводят к существенной перестройке свойств почвы и растительного компонента биогеоценозов. По наблюдениям М. Е. Ткаченко, в Боярском лесничестве под Киевом огромная колония цапель, поселившись в сосновом бору, так удобрила почву экскрементами, что вызвала мощное разрастание ряда нитрофильных кустарников и трав: малины, бузины, крапивы и, естественно, перестроила весь метаболизм соснового биогеоценоза. Сходные явления можно наблюдать и под колониями грачей, ворон.

Разбивание дернины в степях копытными и умеренный выпас их — неперемное условие существования степей. Без этого влияния степная растительность превращается в бурьянную, а на поверхности почвы накапливается мощная толща ветоши.

Деятельность животного компонента биогеоценозов в разных зонах и экотопах разнообразна и в сильной степени зависит от общеклиматических условий. Отмечая важную роль животного населения в структуре и функционировании природных биогеоценозов, надо подчеркнуть глубокую органическую связь его с другими компонентами биогеоценоза, а также теснейшую зависимость его от других компонентов и от общего материально-энергетического фона биогеоценозов, на котором разворачивается его деятельность. Как и любой элемент биогеоценологических систем, животный мир одновременно и строго зависит от системы биогеоценоза и глубоко воздействует на нее и другие ее составляющие.

МИКРООРГАНИЗМЫ КАК УЧАСТНИКИ БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Обширный мир живых существ, объединенных в науке микроскопически малыми размерами тела и соответственно специфическими микробиологическими методами их изучения, с биогеоценотической точки зрения, однако, очень неоднороден и включает целый ряд организмов, резко различающихся функциональными особенностями и направлением биогеоценотической работы. Согласно Т. В. Аристовской (1967), микроорганизмам доступны не только биохимические процессы, которые осуществляются высшими растениями или животными, но и такие, которые совершенно недоступны ни высшим растениям, ни высшим животным, например, фиксация свободного азота атмосферы, полная минерализация органических материалов, разрушение и синтез минералов почвы и земной коры, образование гумуса, специфических витаминов.

К микроорганизмам относятся бактерии, актиномицеты, низшие грибы, вирусы, микроскопические водоросли, простейшие животные. Одни из них — фитотрофы, не отличающиеся направлением работы в биогеоценозах от высших зеленых растений, другие — хемотрофы, добывающие энергию из неорганических веществ, ими разлагаемых, третьи — фитофаги, получающие энергию из первичных продуцентов подобно многим высшим животным, четвертые — зоофаги, или хищники, разных трофических уровней, пятые — сапрофиты, питающиеся мертвым органическим материалом и разлагающие его, шестые — паразиты, использующие в пищу ткани и соки организмов «хозяев» и др. Роль таких групп в структурно-функциональной организации биогеоценотических систем резко различна, и потому нельзя признать обоснованным отнесение их к одному общему компоненту биогеоценоза.

Микроорганизмы обитают всюду: в почвах, водах, воздухе, в телах высших растений и животных, в их экскретах, в горных породах, на поверхности снега и льдов, в горячих источниках, и даже в нефти. Экологически микроорганизмы очень разнообразны, но поскольку они чрезвычайно малы, то даже очень контрастные по требованию к среде формы могут уживаться бок о бок в любом комочке почвы, на любом обломке листа или почки. Так, аэробные формы найдут нужные условия на поверхности почвенного агрегата, анаэробные, на-

против, внутри него, термофилы сконцентрируются на лучше освещенной и согретой поверхности, психрофиллы займут тенивые, прохладные участки субстрата и т. д.

Хотя многие микроорганизмы полифункциональны и в зависимости от условий внешней среды и ее изменений способны к коренной перестройке своего материально-энергетического обмена, однако это не исключает существования среди них ряда групп с ограниченными биохимическими свойствами, выполняющих в биогеоценологических системах узкие специфические функции и занимающих достаточно обособленное место в биогеоценологическом процессе. Таких групп много и далеко не все еще могут быть сейчас установлены. Достаточно сказать, что в настоящее время микробиологам известно едва ли больше 20% фактического разнообразия этих микроскопических существ. Рассмотрим наиболее существенные и лучше известные в своей работе и влиянии на биогеоценологический процесс группы микроорганизмов.

Водоросли

Если в водных системах водоросли занимают ведущее место среди первичных продуцентов и вообще играют первостепенную роль в материально-энергетическом метаболизме биогеоценозов, то в сухопутных биогеоценозах роль их сравнительно невелика как в первичной продуктивности, так и в общем функционировании и структуре биогеоценозов. Водоросли — автотрофы, фотосинтетики, и работа, которую они выполняют в биогеоценозах суши, такая же, как и высших зеленых растений. Они продуцируют первичные органические вещества, выделяют в ходе фотосинтеза свободный кислород, поглощают воду, нитраты и другие минеральные вещества. Однако масштаб этой работы в биогеоценозах суши неизмеримо мал по сравнению с работой высших зеленых растений.

Главной средой обитания водорослей в сухопутных биогеоценозах является поверхностный слой почвы глубиной до 3—5 см, но не могут быть забыты также водоросли или группировки водорослей, населяющие воздушный блок биогеоценоза, где они развиваются на надземных частях многолетних растений — стволах деревьев, кустарников, пнях, сучьях, а во влажных тропических лесах даже на листьях, на стеблях и листьях трав.

Масса водорослей в сухопутных биогеоценозах невелика и редко превышает 100—200 кг/га, но она значительно выше на мокрых и сырых лугах, в поймах рек — 300 кг. На такырах, в пустынях, масса водорослевого налета, корочки, оценена в 500 кг/га в сухом состоянии (Родин, 1954). В лесах умеренной зоны масса почвенных и подстилочных водорослей не

превышает 20 кг/га (Голлербах, Штина, 1969). Эти цифры, однако, не отражают фактической массы водорослей в системах за годовой период, они носят одномоментный характер, отражающий сиюминутный запас их тел. В годовом же цикле быстро размножающиеся водоросли успеют возобновить свой запас несколько раз. Несмотря на небольшую массу разнообразие почвенных водорослей в сухопутных биогеоценозах велико и приближается к 2000 видам. Наиболее представительны здесь синезеленые и зеленые водоросли. Менее разнообразны, хотя и не менее характерны для почв диатомовые и желтозеленые. Все почвенные водоросли, как одноклеточные, так и многоклеточные, очень мелки: в 1 см³ почвы насчитывается от 10² до 10⁶ клеток водорослей. В глубоких слоях почвы нет водорослей в активном состоянии, а обнаруживаемые иногда при исследованиях водоросли скорее всего вынесены туда током влаги, и функционировать как фотосинтезики они, конечно, не могут. Масса и численность водорослей очень динамичны по сезонам и в зависимости от погодных условий и состояния других компонентов варьируют в широких пределах. Создаваемое почвенными водорослями органическое вещество — привлекательный, удобно добываемый корм как в живом виде, так и в состоянии лизиса для почвенных мелких животных, бактерий и грибов.

Большой интерес и значение для биогеоценологических систем имеет способность водорослей из группы синезеленых фиксировать атмосферный азот и накапливать его в связанных формах в почвенном комплексе, обогащая таким образом почву дефицитным и важным для высших растений элементом минерального питания. Количество усвоенного атмосферного азота почвенными синезелеными водорослями может достигать нескольких десятков килограммов на 1 га в год.

Особый интерес представляет деятельность наземных и скальных водорослей, начинающих процесс зарастания горных пород и участвующих в создании первичных микробных биогеоценозов, образованных примитивными формами автотрофных и гетеротрофных форм на еще не преобразованном биологически субстрате.

Бактерии и грибы

Бактерии и грибы — самая массовая группа микроорганизмов, заселяющих почву и тела растений и животных и играющая исключительно важную роль в функционировании и устойчивости биогеоценологических систем. Особенно важное биогеоценологическое значение имеют бактерии и грибы, населяющие почву и подстилку, и участвующие в процессах разложения органических и сложных минеральных веществ на

более простые. Без этой аналитической функции почвенных бактерий и грибов биосфера была бы очень быстро разрушена, поскольку в отмирающих растительных и животных материалах законсервировалось бы огромное количество вещества и энергии в высокомолекулярных соединениях, прекратилось бы восстановление CO_2 , прекратился бы фотосинтез и выделение кислорода.

Масса грибов и бактерий в почвах, вероятно, немногим уступает макроорганизмам. В 1 г почвы насчитываются десятки и сотни миллионов живых клеток грибов и бактерий, при этом популяции их очень быстро обновляются. Одна бактериальная клетка при отсутствии преград своим потомством меньше чем за двое суток способна покрыть сплошной пленкой всю Землю. Масса микроорганизмов, так же как их состав и численность, варьирует в широких пределах, и разными исследователями оценивается с большими допусками. Так, по данным Н. А. Красильникова, в сероземе под посевом люцерны масса одних бактерий в живом состоянии оценивается в 8 т/га. И. В. Тюрин для чернозема дает значительно меньшую массу — 1,8—2,4 т/га. Штугер считает, что общая бактериальная масса планеты составляет 0,03—0,28% от веса почв.

Масса грибов, по-видимому, мало или совсем не уступает бактериям, особенно в лесах на кислых почвах с недостаточной аэрацией.

Разложение мертвых органических веществ бактериями и грибами осуществляется в биогеоценозах с помощью разнообразных ферментов, выделяемых ими в окружающую среду на используемый энергетический материал. Высвобождающиеся при этом из сложных высокомолекулярных соединений простые химические вещества утилизируются как самими микроорганизмами для построения своего тела и внутреннего катаболизма, так и высшими растениями, что имеет исключительно важное значение для всей системы биогеоценоза, поскольку легко доступных растениям минеральных соединений в природных системах имеется не так уж много, а часто наблюдается и явный недостаток их. Процессы разложения органических материалов осуществляются путем последовательных и тесно связанных между собой реакций и сопровождаются сменой различных групп бактерий и грибов. В начале процессов наибольшую активность проявляют быстро размножающиеся, так называемые неспорообразующие бактерии и некоторые микроскопические грибы. Они работают на самых доступных и наименее устойчивых углеводах, разлагая их сразу до элементарных составляющих — CO_2 и H_2O . В более поздних стадиях анализа в процесс включаются микроорганизмы с более мощным ферментативным аппаратом — спорообразующие бактерии и актиномицеты. Они способны к усвое-

нию более устойчивых форм углеводных соединений, оставшихся после первых этапов работы неспорообразующих бактерий.

Органические вещества, поступающие в почву, по своему химизму и физическому состоянию очень разнообразны и доступны микроорганизмам в разной степени. Есть материалы, содержащие азот и безазотистые, с кислой реакцией и нейтральной, прошедшие через кишечник животных и сильно раздробленные и не прошедшие, одревесневшие, мягкие и сочные и т. п. Усвоение этих материалов микроорганизмами осуществляется неодинаково и наблюдается известная специализация как бактерий, так и грибов в использовании их. Прежде всего выделяются группы микроорганизмов, работающие на материалах, содержащих азотистые соединения, и вызывающие гниение белков и микроорганизмов, участвующих в превращениях углеводных соединений (сахаров, крахмала, целлюлозы), а также лигнина и жиров — веществ, не содержащих азота.

Разложение сахаров, крахмала и органических кислот протекает в природе быстро и до конца самыми различными микроорганизмами. Эти вещества имеют менее прочные связи и осваиваются видами со слабым ферментативным аппаратом. Разложение целлюлоз происходит также довольно легко многими микроорганизмами, но имеются и узкоспециализированные группы для этого материала. Процесс разложения углеводных соединений в биогеоценозах — наиболее крупномасштабный процесс, поскольку они являются самой распространенной фракцией органического вещества растительных тканей, вносимых в почву как в лесных, так и в травяных биогеоценозах.

Гораздо труднее и сложнее идет разложение лигнина. Это наиболее стойкое к разложению вещество и доступно немногим, избранным. Самым активным разрушителем лигнина являются грибы из рода *Merulius* и плесневые грибы. Процесс широко идет в лесных биогеоценозах, где лигнин по массе в детрите занимает второе место после целлюлозы.

Жировые вещества, состоящие из жирных кислот и глицерина, разлагаются микроорганизмами с помощью специального фермента—липазы. В особенно большом количестве жиры встречаются в плодах и семенах растений, почках, в тканях животных, однако этот материал редко поступает в распоряжение микроорганизмов в первозданном виде, поскольку служит привлекательным кормом для массы птиц и зверей и перед попаданием в подстилку проходит обычно через кишечник наземных животных. Разложение жиров осуществляется как бактериями из группы неспорообразующих, так и грибами из родов *Penicillium*, *Aspergillus* и др., а также актиномицетами. Наиболее интенсивно разложение их идет в

присутствии свободного кислорода, но может осуществляться и в анаэробных условиях.

Азотсодержащие вещества, представленные в органическом материале подстилок в виде отмерших растительных тканей, животных и микроорганизмов, а также поступившие в подстилку и почву из различных прижизненных выделений, имеют характер простых и сложных белков. Они разлагаются специализированными биоредуцентами из бактерий, грибов и актиномицетов. Процесс идет сложно, со сменой состава редуцентов и оканчивается образованием аммония аммонифицирующей группой бактерий и грибов. Процесс может идти как в аэробных, так и анаэробных условиях. Разлагаемые белковые вещества служат микроорганизмам источником энергии, часть белка используется ими на построение тела.

Превращение азота редуцирующими микроорганизмами имеет огромное значение в функционировании биоты, поскольку большинству растений он доступен только в связанных минеральных формах.

Все процессы разложения сложных высокомолекулярных органических материалов начинаются с гидролиза, т. е. могут происходить только при достаточно высокой обводненности разрушаемого материала. Отсюда значение влажности почвы для всех редуцентов и для скорости разложения отмирающих растительных и животных материалов, а значит и для функционирования и судьбы биогеоценоза в целом.

Судьба образовавшегося при разложении белков аммония может быть различной. Во-первых, он может соединяться с кислотами почвенных растворов и давать аммонийные соли, во-вторых, может частично улетучиваться из почвы в атмосферу, в-третьих, может с помощью специальных микробов дать начало другим процессам, а именно процессам нитрификации, в результате которых бактерия *Nitrosomonas* окисляет аммиак в нитриты, а *Nitrobacter* — в нитраты. В отличие от всех выше рассмотренных процессов нитрификация может идти только в аэробных условиях, на почвах с достаточным притоком свободного кислорода. В итоге процесса в почвах образуются соли азотистой и азотной кислот, легко усвояемых корнями высших растений. Минеральные соединения азота привлекают, однако, не только высшие растения, но и сами микроорганизмы, в результате чего в анаэробных условиях под влиянием специальных денитрифицирующих бактерий происходит восстановление нитратов и нитритов в молекулярный азот, газообразный и улетучивающийся из почвы в воздух. Из системы биогеоценоза трудно и сложно образовавшийся минеральный азот таким образом исчезает из обмена между организмами и выбывает из новых превращений.

Говоря об азоте, его превращениях и миграции в системе биогеоценоза под влиянием микроорганизмов, особо надо

остановиться на тех группах их, которые способны при помощи энергии своего дыхания усваивать азот непосредственно из воздуха в газообразном состоянии и таким образом включать в биогеоценотическую систему новый ресурс связанного азота. Процесс идет в природе в значительных масштабах и сопровождается образованием нитратов, используемых высшими растениями для синтеза растительных белков. С наибольшим результатом в этом процессе действуют клубеньковые бактерии, развивающиеся в симбиозе с бобовыми растениями на корнях последних. В благоприятных условиях — хорошая аэрация, минеральное богатство почвы, оптимальное увлажнение и тепло — клубеньковые бактерии за один сезон могут накопить до 200—300 кг азота на 1 га. Кроме клубеньковых бактерий к фиксации атмосферного азота способны еще и свободно живущие в почве бактерии — азотобактер, при недостатке кислорода — *Clostridium pasteurianum*, а также ряд других бактерий и актиномицетов и водорослей.

Некоторые исследователи считают, что способностью к усвоению атмосферного азота обладают также грибы, находящиеся в симбиотической связи с высшими растениями. Однако это недостоверно и в настоящее время оспаривается. Свободно живущие азотфиксаторы ежегодно связывают всего лишь 5—10 кг азота на 1 га. Но в целом в биогеоценотических системах имеется довольно большое разнообразие микроорганизмов, способных в отличие от высших растений не только удовлетворительно сводить азотный баланс, но и накапливать в биогеоценозе связанные его формы для других организмов. Это особенно важно подчеркнуть, поскольку из всех минеральных химических элементов связанные формы азота бывают в дефиците, и это накладывает своеобразную печать на весь облик и метаболизм биогеоценоза.

Важная роль принадлежит микроорганизмам биогеоценоза еще в превращениях фосфора и серы. Как известно, эти элементы в организмах входят в состав сложных белковых молекул и являются необходимой составной частью вещества клеток. При отмирании растений и животных соединения фосфора и серы в белках подвергаются расщеплению специализированными группами бактерий и грибов. Окисление серы и ее производных до серной кислоты идет с участием серобактерий, фосфора до солей фосфорной кислоты при помощи некоторых бактерий и грибов. Этими процессами обеспечивается возможность многократной утилизации биотой биогеоценоза важнейших составляющих органических веществ и ускоряется разложение массы высокомолекулярных соединений.

Особо следует отметить большую роль почвенных бактерий и грибов в разрушении токсических продуктов обмена высших растений, животных и самих микроорганизмов, поступающих в почву, а также образование ряда витаминов и рос-

товых веществ, имеющих существенное значение в питании и метаболизме растений и почвенных животных.

Наряду с преобразованием органических материалов почвенные микроорганизмы осуществляют с помощью своих ферментов разложение и превращение также многих минералов, составляющих косную часть почвы. Этими процессами в биогеоценотический обмен из недоступной минеральной основы почвы вводятся все новые порции веществ, растворимых в воде и доступных к использованию высшими растениями. С другой стороны, в ряде других процессов под влиянием жизнедеятельности почвенных микроорганизмов происходит новообразование минералов и выпадение из биологического обращения устойчивых химических соединений в рудных формах (Аристовская, 1973).

При оценке роли почвенных бактерий и грибов в биогеоценотическом процессе нельзя забывать, что все они представляют собой важный пищевой ресурс для многообразной и многочисленной почвенной фауны, а также сами частично являются биотрофами и пожирают как друг друга, так и другие микроскопические организмы и таким образом выполняют в биогеоценозах определенную роль в регуляции численности различных почвенных существ. По некоторым данным, только простейшие в агробиогеоценозах выедают в течение года около 8000 кг бактерий, нематоды — 800.

Специальный биогеоценотический интерес представляет паразитическая и патогенная деятельность бактерий и грибов. Они вызывают различные болезни растений и животных и даже такие, которые по масштабу действия нередко ставят систему биогеоценоза на грань катастрофы. Среди них возбудители рака растений, чумы — у ряда позвоночных, туляремии — у грызунов, хищников, бруцеллеза и сибирской язвы — у копытных и др. Особенно сильное воздействие имеют патогенные грибы, из них широко распространены ржавчинные, головневые грибы, аскомицеты (вызывающие голландскую болезнь ильмовых, паршу яблони и различные бурые гнили), мучнистая роса, фитофтора картофеля. Разнообразие и глубина воздействия патогенных грибов на природные биогеоценозы мало исследованы, и, видимо, степень их воздействия строго регулируется и гасится, не достигая таких мощных проявлений, как это часто наблюдается у малоустойчивых искусственно создаваемых сельскохозяйственных культур.

Деятельность бактерий и грибов в биогеоценотических системах очень дифференцирована в пространстве и времени и зависит от многих факторов. Деятельность почвенных сапрофитных микроорганизмов, имеющих особо важное и всеобщее значение для функционирования и устойчивости биогеоценотических систем суши, сильно зависит от кислотности почв, ее влажности, теплового режима, аэрации, характера раститель-

ности и т. д.; причем зависимость имеет характер прямых и косвенных связей и проявляется в пространстве чрезвычайно разнообразно, что делает исследование работы микроорганизмов особенно трудным и сложным делом. Хотя разные виды бактерий и грибов относятся к условиям среды по-разному, однако в любой почве всегда можно встретить формы их самых противоположных экологических свойств, поскольку почва для микроорганизмов слишком большое и гетероморфное тело и в ней всегда находятся микрозоны с весьма разнообразными условиями микросреды.

Огромное значение для всех редуцентов почвы имеет ее влажность, поскольку все процессы превращения веществ, вызываемые микроорганизмами, начинаются с гидролиза разлагаемых материалов, т. е. с присоединения к молекулам органических веществ молекул воды. Интенсивнее всего деятельность большинства микроорганизмов протекает при влажности почвы, близкой к 50—60% от полной ее влагоемкости. Удаление от этого оптимума в обе стороны угнетает деятельность большинства групп бактерий и грибов. Высокое насыщение почвы водой особенно неблагоприятно складывается для аэробных микроорганизмов, выполняющих окислительные функции только при свободном притоке атмосферного кисло-

Таблица 10

Потери клетчатки (%) от веса исходного опытного материала
в различных типах леса по парцеллам
(по Л. М. Носовой и Н. В. Дылису, 1972)

Парцелла	Сроки наблюдений		
	15.X.69 г.— 22.V.70 г.	22.V— 25.VII.70 г.	25.VII— 14.X.70 г.
Дубо-ельник волосистоосоковый			
Елово-волосистоосоковая	55,8	47,3	46,0
Елово кисличная	47,1	26,9	24,8
Осиново-снытевая	53,2	43,1	55,2
Березово-мертвопокровная	49,3	43,6	61,2
Дубово-снытевая	60,6	48,3	67,1
Крупнопоротниковая в окнах	58,2	55,4	83,8.
Березняк волосистоосоковый			
Березово-волосистоосоковая	38,8	26,5	24,0
Березово-елово-мертвопокровная	21,0	24,1	14,2
Березово-лидово-зеленомошная	38,2	24,6	23,9
Сосняк елово-лещиново-разнотравный			
Сосново-елово-мертвопокровная	59,4	47,5	66,9
Сосново-малиновая	90,4	53,1	72,2
Сосново-ольховая	81,0	57,8	61,7
Крупнопоротниковая в окнах	96,9	83,3	68,0

рода. В таких условиях особенно ослаблены процессы аммонификации, нитрификации, а также работа азотфиксаторов и микроорганизмов, разлагающих органические материалы до конечных продуктов — углекислоты и воды, т. е. заторможены главные функции почвенных редуцентов, определяющих устойчивость природных систем. Отсюда накопление мертвых

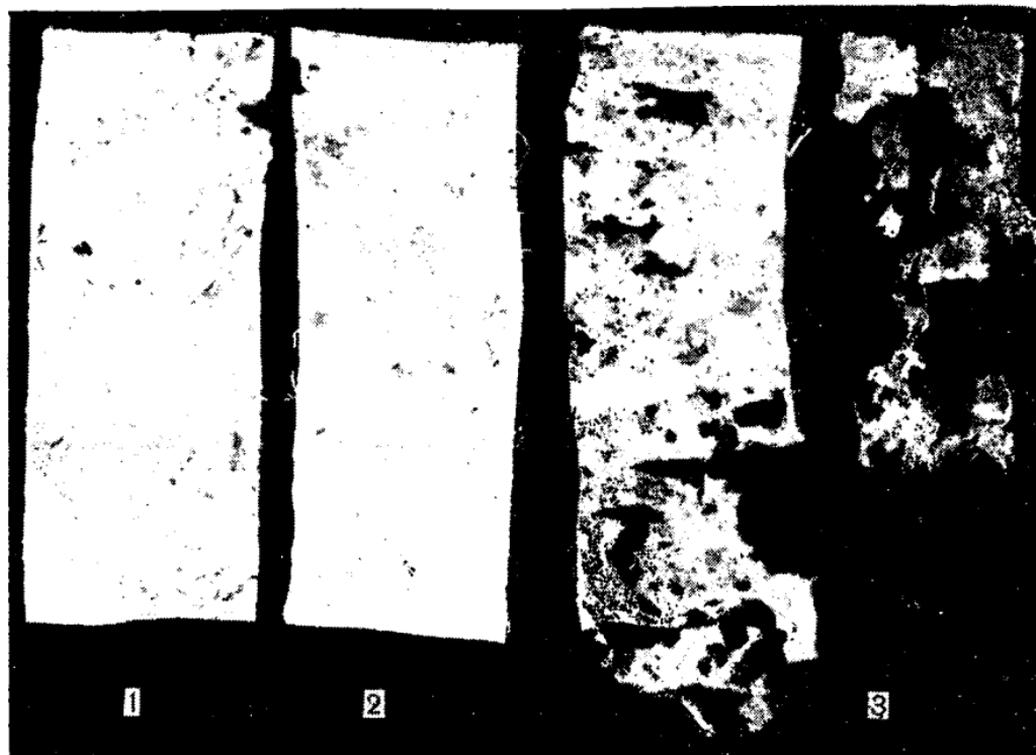


Рис. 14. Разложение клетчатки в различных микросредах в слово-волосистоосоковой парцелле дубо-ельника волосистоосокового за время с 22 мая 1969 г. по июль 1970 г.

1 — у ствола ели; 2 — на расстоянии 1 м от ствола; 3 — между кронами елей

органических материалов на поверхности почв в виде разного рода мощных подстилок и торфяных слоев.

Наиболее благоприятные условия для микроорганизмов складываются в теплых почвах. Оптимум температур для большинства из них 25—35° С. При промерзании почв все процессы вызываемые микроорганизмами, существенно ослабевают или вовсе прекращаются.

Решающее значение в подборе состава, численности и активности почвенных бактерий и грибов имеет характер растительности биогеоценоза. Зависимость почвенных микроор-

ганизмов от растительности проявляется в изменении растительностью тепла и влажности почвы, в особенностях химизма корневых выделений, вносимых в почву разными видами растений, в биохимических особенностях опада, подстилок и ветоши, в подборе состава и активности почвенных животных, перерабатывающих растительный материал до состояния, наиболее благоприятного микроорганизмам. Особенно много микроорганизмов во всех случаях наблюдается в ризосфере растений, где численность и разнообразие бактерий, грибов, простейших во много раз выше, чем в более удаленных от корней участках почвы.

Биогеоценоз — система внутренне очень однородная, но это не исключает его большой пространственной мозаичности, что особенно правильно по отношению работы микроорганизмов. В табл. 10 приводятся результаты изучения деструкционной работы сапрофитных микроорганизмов на хлопчатобумажной ткани в лесу в зависимости от особенностей микросреды. Как видно из табл. 10, интенсивность разложения хлопчатобумажной ткани во всех исследуемых типах лесных биогеоценозов варьирует в разных парцеллах в очень широких пределах. Больше того, деятельность деструкторов очень варьирует даже и в одной парцелле в зависимости от расстояния от ствола дерева, с которым связаны различия в увлажнении, составе и массе подстилки и др. (рис. 14).

Простейшие

Как и другие микроорганизмы, простейшие в биогеоценозах суши наибольшее значение имеют в почвенном блоке. Поскольку они вышли из водной среды, они и в почвах тесно связаны с их жидкой фазой и, как считает академик М. С. Гиляров (1968), ведут там водный образ жизни. Простейшие представлены жгутиковыми, амебами, инфузориями, но в отличие от форм, обитающих в водоемах, имеют очень мелкие размеры и способны противостоять тем контрастным колебаниям тепла, влажности, аэрации, которые столь характерны и неизбежны для большинства сухопутных местообитаний.

Количество видов простейших животных, обитающих в почвах, довольно значительно. По сводке В. Ф. Николюка и Ю. Г. Гельцера (1972), в почвах СССР найдено 293 вида почвенных протистов. В отдельных почвенных типах разнообразие простейших, конечно, меньше и оценивается десятками видов. Однако живая масса их всюду довольно значительна и достигает 300—400 кг/га, а численность особей их определяется десятками и сотнями тысяч в 1 г почвы.

Большинство простейших — биофаги питаются живыми бактериями, грибами, водорослями, отчасти друг другом. При

этом они очень прожорливы. Одна инфузория в течение часа поглощает и переваривает до 30 000 бактериальных клеток, а вся масса почвенных простейших может выесть в течение года до 8000 кг бактерий на площади 1 га. С другой стороны, сами простейшие представляют существенный пищевой ресурс для более крупных представителей почвенной фауны: нематод, клещей, энхитриид—и таким образом являются важным звеном в сложившихся пищевых цепях почвенной биоты.

Наибольшее скопление простейших в почвах наблюдается в ризосфере высших растений, привлекающей их как повышенной концентрацией бактериальной флоры, так и разного рода продуктами метаболизма корней. В этой же зоне разворачивается и стимулирующее действие простейших на рост и развитие высших растений, выделением специфических веществ типа гетероауксинов. В этом влиянии простейших заключается еще одна важная биогеоценотическая функция их. Есть данные о заметном стимулировании простейшими деятельности клубеньковых бактерий и азотобактера, что приводит в системе биогеоценоза к улучшению азотного питания высших растений. Наконец, простейшие участвуют в разложении органических и органо-минеральных веществ и непосредственно — в почвообразовании, в частности подзолообразовательном процессе.

Ряд простейших вызывает серьезные заболевания высших животных, например лейшманиоз пустынных млекопитающих.

АТМОСФЕРА КАК КОМПОНЕНТ БИОГЕОЦЕНОЗОВ СУШИ

В биогеоценозы суши входит только самая нижняя часть атмосферы, точнее тропосферы (дно воздушного океана). Она отличается наибольшей плотностью газовых масс и наибольшим давлением, наибольшей динамичностью физического состояния, в частности наибольшими колебаниями температуры, влажности, давления, наибольшей горизонтальной неоднородностью свойств и состояний, наиболее тесными и прямыми связями с растительностью, животными, горными породами, водой, почвой.

Атмосфера участвует во всех превращениях веществ и энергии на поверхности Земли. Ее материальные и энергетические ресурсы включаются во все звенья биогеоценологического процесса и оказывают определяющее влияние на его масштаб, направление, ритм и конечный эффект. Воздействие атмосферы испытывают все компоненты сухопутного биогеоценоза. Атмосфера определяет физико-химическое выветривание горных пород и влияет на физические и химические свойства почв и процесс почвообразования, определяет режим и интенсивность биогеохимической работы растительности, ее урожай, состав жизненных форм (главным образом через гидротермические условия). Атмосфера накладывает значительный отпечаток на состав экоморф животного населения биогеоценозов, на характер и степень его участия в биогеоценологическом процессе. От ее состояний зависят миграции животных, активизация и оцепенение их в определенные периоды времени. Вместе с этим атмосфера является условием существования всей биосферы Земли, поскольку выполняет функцию экрана (ширмы) от смертоносного для всего живого излучения солнца и функцию одеяла, предохраняющего земную поверхность от потерь тепла через излучение.

Атмосфера — сложное газовое тело, отдельные составляющие которого имеют специфическое значение в структурной и функциональной организации биогеоценологических систем; проводник в биосферу солнечной радиации — единственной формы энергии для живого населения Земли; средоточие огромных материальных ресурсов биосферы; область формирования климата. Атмосфера вводит в биогеоце-

нозы углекислый газ, кислород, земную и космическую пыль, влагу.

Воздействие атмосферы на биогеоценозы осуществляется через ряд факторов, из которых основное значение имеют: свет, тепло, вода, газы, движение воздушных масс. Прямо и особенно глубоко это сказывается на растительном компоненте биогеоценоза, выступающего здесь в качестве подстилающей и воспринимающей поверхности планеты. С другой стороны, все перечисленные свойства атмосферы в биогеоценозах разнообразно трансформируются другими компонентами, особенно растительностью, благодаря чему соотношение атмосферы с другими компонентами носит характер тесного взаимодействия.

Преобразование атмосферы в биогеоценозах сильно 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, размеров тела, формы роста). В связи с этим каждый биогеоценоз обладает специфическим состоянием и специфическими свойствами атмосферы, что и нашло свое отражение в понятии фитолимата. Наиболее фундаментально свойства и состояние атмосферы преобразуются лесными биогеоценозами, и особенно вечнозелеными лесами с постоянной структурой надземных органов.

Границы атмосферы с другими компонентами на первый взгляд очевидны и отчетливы, однако в действительности они условны, поскольку воздух глубоко проникает во все тела растений, животных (это снимает опасный для живых организмов градиент внешнего и внутреннего давления), почву, воды.

Взаимодействие атмосферы с другими частями биогеоценозов достигает максимума в зоне их непосредственного контакта, однако результаты его распространяются значительно дальше, вплоть до озонового экрана, поскольку последний образуется из продуцируемого растительностью молекулярного кислорода под влиянием ультрафиолетового излучения солнца. Таким образом, атмосфера, являясь ареной жизни растений, животных, микроорганизмов, человека, сама изменяется под влиянием процессов в органическом мире и в своем современном состоянии есть и результат жизненных процессов, и условие существования живых существ.

Газовый состав атмосферы

Газовый состав атмосферы почти неизменен на всей поверхности Земли. Несмотря на непрерывное поглощение отдельных составляющих газов воздуха, например, кисло-

рода организмами и в ходе разнообразных абиотических реакций окисления, газовый состав удерживается в довольно постоянных границах. Это объясняется тем, что наряду с поглощением отдельных газов атмосферы в одних процессах идет выделение их — в других.

На всех высотах атмосферы наблюдается одинаковое соотношение газовых элементов: 78% азота, 21% кислорода, около 1% аргона, 0,03% углекислого газа и др.

Газообразный азот — инертное составляющее атмосферы, поскольку большинством организмов не усваивается. И это несмотря на огромное специфическое значение азота в жизни растений, животных — азот важнейший элемент белка — носителя жизни. В биогенную миграцию азот атмосферы вовлекается в сравнительно небольших количествах при грозových разрядах — до 3—4,5 кг/га. Основным же источником его в биогеоценологических системах является фиксация его некоторыми микроорганизмами.

Из всех газов атмосферы наибольшее значение в биогеоценозах имеют углекислота и кислород. В биогеоценологическом обмене они участвуют в колоссальных количествах и составляют основу материального обмена между атмосферой и другими участниками биогеоценозов.

Кислород акцептируется непосредственно всеми компонентами биогеоценоза и обеспечивает дыхание организмов в воздухе, почве, водах. Он непреременный участник превращения органических веществ и важнейший участник многих химических реакций в горных породах, почвах, воде, организмах. Кислород очень активен, и от него зависит миграция большинства других химических элементов. За исключением зеленых растений, кислород необратимо потребляется в разнообразных реакциях окисления, как органических, так и неорганических соединений.

В атмосфере кислорода содержится всегда в достаточных количествах для покрытия текущих расходов растений и животных, но в почве и воде его нередко мало, и это накладывает глубокий отпечаток на органическую жизнь и физико-химические процессы в горных породах, илах, почвах, водах. Даже хорошо адаптированные формы растений к недостатку почвенного кислорода имеют более низкую продуктивность, нежели сообщества мезофильного характера, местообитания которых хорошо проветриваются не только в воздушной среде, но и в почве.

Углекислый газ из воздуха поглощается только зелеными растениями в процессе фотосинтеза. Другие организмы только выделяют его в атмосферу, воду и почву в процессах дыхания и освобождения энергии из органических веществ. Другие источники CO_2 — извержения вулканов, разложение каустобиолитов, сжигание топлива промышленными предприятиями,

транспортом и др., но они сравнительно небольшого масштаба и главным образом местного значения. Зеленые растения тоже выделяют углекислоту при дыхании и внутреннем катаболизме, в частности ночью они только выделяют ее, днем же и выделяют, и поглощают. В связи с неравномерным потреблением CO_2 растениями в суточном и годичном циклах на-

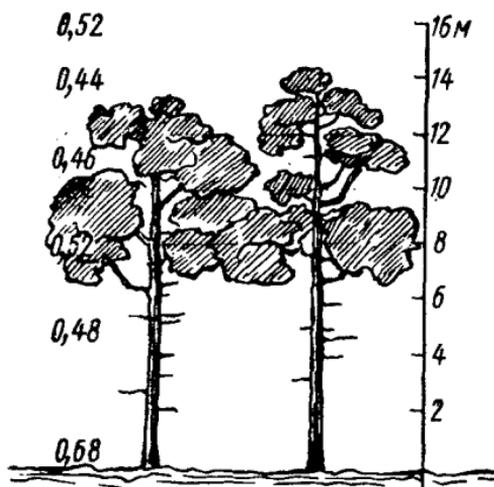


Рис. 15. Содержание CO_2 в воздухе дубового леса в ясный солнечный день в мг/л на различной высоте над поверхностью почвы (по данным А. А. Молчанова, 1968)

блюдается значительное колебание концентрации его в приземном слое воздуха. Зимой при отсутствии фотосинтеза содержание его выше, летом сильно снижается в силу высокоэнергичного фотосинтеза. Также днем в зарослях растений концентрация CO_2 сильно снижается, а ночью возрастает. Эти колебания, конечно, существенно влияют на биогеоценотический обмен, в частности на фотосинтез, снижая его в полуденное время и усиливая в утренние и предвечерние часы.

Главные источники углекислого газа в атмосфере — дыхание животных, растений, разложение органического вещества в почве микроорганизмами. В результате последнего процесса, известного под названием дыхания почвы, выделяется в час с 1 га от 1,5 до 24 кг CO_2 . Выделение идет тем энергичнее, чем почва теплее, оптимально увлажнена и чем больше органического вещества в ней содержится.

CO_2 имеет высокую удельную теплоемкость и играет роль своеобразного экрана, пропускающего тепловые лучи к Земле, но задерживающего лучи, идущие от Земли в космическое пространство. Этим CO_2 способствует регуляции температуры воздуха у поверхности Земли и смягчает градиенты температуры. В ходе эволюции концентрация CO_2 в атмосфере Земли претерпевала неуклонное снижение, это имело огромное значение в эволюции живых существ и биогеосферы в целом (возрастала прозрачность и освещенность атмосферы, увеличивались градиенты температуры и их пространственная анизотропность, возрастала контрастность зональности биогеоценотического покрова, снижалась первичная продуктивность биогеоценологических систем и др.).

Учет миграций углекислоты и кислорода в системе атмосфера — почва, атмосфера — растительность — животный мир — микроорганизмы, атмосфера — вода имеет исключительную важность в биосфере и представляет задачу биогеоценотического изучения как отдельных биогеоценозов, так и биогеосферы в целом. От хода этого обмена зависит, в частности, накопление массы органического вещества в урожае растений, накопление или вынос отдельных элементов из системы биогеосферы в другие оболочки Земли. К сожалению, эмпирических данных о миграциях CO_2 в конкретных биогеоценозах очень мало. Между тем исключительный интерес представляет оценка изменений концентрации CO_2 по вертикали биогеоценоза. Как показывают немногочисленные исследования, в приземных слоях биогеоценозов содержание CO_2 заметно выше, чем в верхних горизонтах биогеоценоза, благодаря замедленной здесь диффузии газов и рассеиванию их ветром (рис. 15). В силу этого растения приземных слоев биогеоценозов успешно ведут свой фотосинтез, несмотря на значительно сниженную интенсивность освещения.

Солнечная радиация

Под влиянием солнечной радиации находятся все процессы, протекающие в биогеосфере. От нее зависят освещенность, тепловой режим, движение воздушных масс, влажность атмосферы, ход химических реакций и физических превращений и все биологические явления. При прохождении через атмосферу часть солнечной радиации поглощается ею и превращается в другие виды энергии, рассеивается облаками, частицами пыли, водяными парами. Свыше 50% солнечной радиации расходуется именно этим путем.

Интенсивность солнечной радиации, достигающей поверхности Земли, очень различна и зависит от высоты стояния солнца, плотности атмосферы, ее радиальной мощности, облачности, содержания водяных паров, запыленности, сезона года, времени суток, рельефа. В силу этого биогеоценотический процесс на Земле очень дифференцирован. Чем выше солнце, тем через меньшую толщу проходят солнечные лучи, тем лучше нагревается поверхность Земли и приземный слой воздуха. Толща атмосферы влияет на солнечную радиацию, с одной стороны, рассеиванием прямых солнечных лучей молекулами газов, с другой — поглощением некоторых областей солнечного спектра. Озон целиком поглощает самые короткие ультрафиолетовые лучи. Изменяют состав солнечной радиации и водяные пары.

Суточная сумма солнечной радиации и ее состав сильно меняются в зависимости от экспозиции склонов, угла наклона поверхности к падающим лучам, благодаря чему, за исклю-

чением экваториальной зоны на Земле, резко различаются экотопы с нормальной для данной широты солнечной радиацией, повышенной на одних склонах (южных в Северном полушарии) и пониженной на других, противоположных (северных) (рис. 16). А это, естественно, по-разному влияет на нагрев поверхности, испаряемость, транспирацию, фотосинтез, продуктивность и другие стороны биогеоценотического процесса. В связи с этим по южным экспозициям дальше к северу проникают более теплолюбивые и засухоустойчивые виды растений и животных, по северным, наоборот, к югу дальше проходят холодостойкие и влаголюбивые формы. Например, на южной окраине лесной зоны южные склоны к долинам и балкам часто заняты степными биогеоценозами, в степной зоне северные склоны одеты более влаголюбивыми дубовыми лесами.

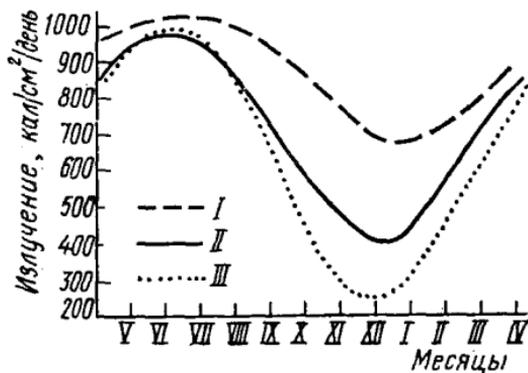


Рис. 16. Солнечное излучение, падающее на равнинную поверхность (II), на южный (I) и северный (III) склоны в годичном цикле (по Одуму, 1975)

Приходящая в биогеоценозы радиация не интегральна по характеру и воздействию на биогеоценозы. В радиации надо различать специфическое воздействие видимой и невидимой, прямой и рассеянной, длинноволновой и коротковолновой. Одни лучи оказывают на системы и процессы тепловое действие (инфракрасные), другие химическое (ультрафиолетовые). Исключительно важны для системы биогеоценоза оранжево-красные лучи, расположенные в пределах 600—700 мкм. Это так называемая физиологически активная радиация, в спектре которой осуществляется фотосинтетический процесс. Оранжево-красных лучей больше в рассеянном свете.

Состав радиации влияет и на такой важнейший в системах процесс, как транспирация, на которую системы тратят львиную долю приходящей энергии Солнца (рис. 17). Наиболее сильная транспирация связывается с красной частью солнечного спектра, самая низкая отвечает зеленой зоне. Растительность внутри себя сильно преобразует как интенсивность, так и состав радиации, поэтому в биогеоценозах все эти особенности радиационного потока сильно изменены, особенно в приземной части системы. При этом наблюдается тесная зависимость трансформации радиационного потока от вертикального распределения фитомассы, как это видно из рис. 18.

Состав радиации влияет и на такой важнейший в системах процесс, как транспирация, на которую системы тратят львиную долю приходящей энергии Солнца (рис. 17). Наиболее сильная транспирация связывается с красной частью солнечного спектра, самая низкая отвечает зеленой зоне. Растительность внутри себя сильно преобразует как интенсивность, так и состав радиации, поэтому в биогеоценозах все эти особенности радиационного потока сильно изменены, особенно в приземной части системы. При этом наблюдается тесная зависимость трансформации радиационного потока от вертикального распределения фитомассы, как это видно из рис. 18.

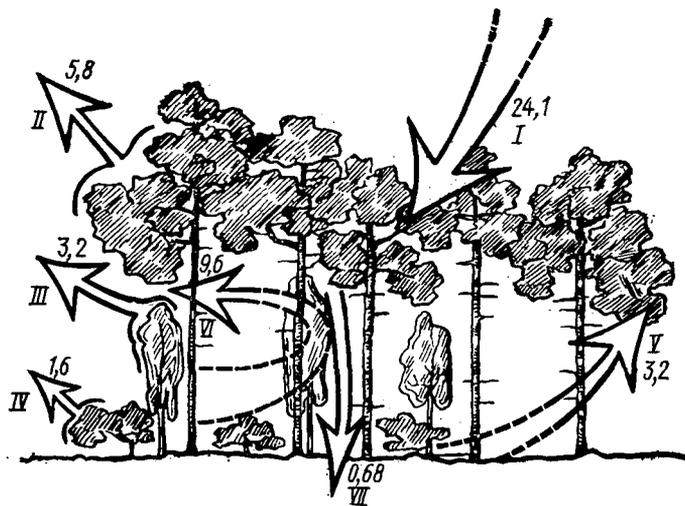


Рис. 17. Расход солнечной радиации, поступившей на верхнюю границу сѐсняка, в ккал/см² за период с температурой >10°С (по исследованиям А. Н. Золотокрылина).

I — радиация, поступившая на верхнюю границу леса; затраты тепла: II — на транспирацию верхнего соснового яруса; III — на транспирацию второго яруса лиственных пород; IV — на транспирацию подлеска; V — на испарение с поверхности почвы; VI — на турбулентный обмен с атмосферой; VII — на турбулентный обмен в почве

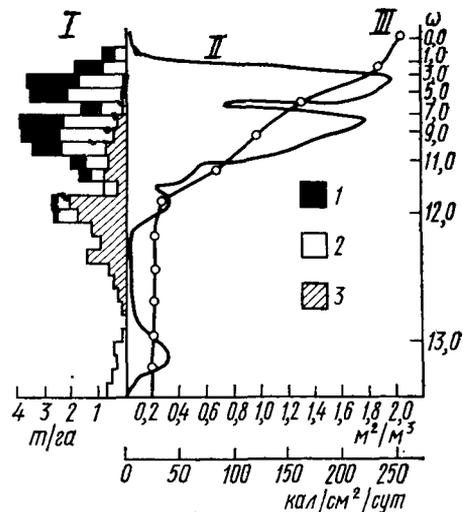


Рис. 18. Трансформация потока радиации в толще растительного полого елового леса. I — вертикальное размещение фитомассы по весу, т/га: 1 — хвоя, 2 — побеги и сучья, 3 — сухие ветви; II — размещение фитомассы по поверхности в соответствующем объеме пространства, м²/м³; III — кривая радиационного баланса (по А. Н. Золотокрылину и Л. М. Носовой, 1974)

Тепловой режим атмосферы имеет исключительное биогеоценотическое значение, поскольку нет ни одного процесса, независимого от тепла. Главным источником тепла на Земле является солнечная радиация. Непосредственно от Солнца нагреваются только верхние части атмосферы, тропосфера же нагревается в основном от Земли в результате турбулентного обмена и теплового излучения Земли. В нагреве участвует как прямая, так и рассеянная радиация. В разных точках Земли воздух нагревается неодинаково, поскольку существенно варьирует соотношение прямой и рассеянной радиаций, неодинаковыми оказываются прозрачность атмосферы, высота стояния солнца и толщина слоя атмосферы, проводящей радиацию к Земле. Важное значение имеет еще циркуляция воздушных масс различной нагретости, а в пределах ограниченных районов — формы рельефа и экспозиция склонов. За исключением тропической зоны тепловой режим атмосферы очень неравномерен в годичном цикле. Наиболее резко это выражено в смене теплых периодов года холодными, что закономерно для большей части суши. Наступление холодов в биогеоценотических системах находит отражение в спаде жизнедеятельности растений и животных, в замедленной миграции воды, или полной ее приостановке, в замедлении, или прекращении химических реакций в телах растений, почве, водах. Существенное значение для функционирования биогеоценотических систем могут иметь перемены в тепловом режиме атмосферы в разные годы и в течение суток, что находит отражение в колебании продуктивности органических веществ, продолжительности вегетации, расходах воды на транспирацию, активизацию микробиологических процессов и др. Воздействие теплового режима на разные компоненты биогеоценоза наряду с общими чертами имеет и ряд специфических особенностей.

Тепло и растительный компонент биогеоценоза. Тепло воздействует на все стороны жизни растений и в сочетании с водой определяет особенности биогеоценотической работы растений, ее масштаб, ритм и результат. Тепло атмосферы прямо и косвенно влияет на фотосинтез, транспирацию, дыхание, минеральное и водное питание растений, рост, накопление органического вещества — то усиливая, то замедляя их. Для всех процессов имеют значение перепады тепла, продолжительность теплого и холодного периодов года. Существенно влияет на все стороны биогеоценотической работы растительности снижение температуры в начале и конце вегетации. Очень резко тепловой режим атмосферы влияет на биогеоценотический процесс через физическое испарение воды и транспирацию растений. Как показывают на-

блюдения, интенсивность транспирации настолько тесно коррелирует с теплом, что ее можно вычислять непосредственно по температуре воздуха. Связи растительности с теплом очень динамичны и одно и то же состояние тепла может иметь неодинаковое действие в связи с неодинаковым состоянием других сопровождающих факторов. Тепло при наличии достаточного количества влаги обеспечивает интенсивный фотосинтез, высокое накопление органического вещества, интенсивный рост растений. Тепло при недостатке влаги ведет к засухе со всеми вытекающими отсюда последствиями: неурожаем на полях, снижение прироста деревьев в лесу, высыхание болот и др. Тепло оказывает разное действие в разные фазы развития растений, поскольку для прохождения разных фаз растениям необходимы разные условия тепла, в том числе и пониженные температуры. Наряду с прямым воздействием тепловых условий на растения очень разнообразно и специфично и косвенное его воздействие — через изменение других условий и компонентов (свет, влажность воздуха, почву).

Тепло атмосферы и животный мир биогеоценоза. Есть прямые зависимости, определяющие, например, различия в составе фауны биогеоценозов теплых и холодных стран, но более существенны косвенные воздействия тепла на животное население, происходящие при изменениях тепловых условий через изменение условий и режима питания. Этим объясняются отлет птиц с севера к югу, впадение в спячку млекопитающих, миграции животных в холодное зимнее время к югу (например, кочевки северных оленей из тундр в северные части лесной зоны и др.).

Тепловой режим атмосферы и почва. Связь теплового режима атмосферы с почвой в биогеоценозах с сомкнутой растительностью опосредована последней и тем сильнее, чем гуще и выше заросль растений. Тепло атмосферы влияет на все почвенные процессы, и в том числе на тепловой режим почвы. Последний в значительной степени производное радиационного потока, достигающего поверхности почвы, механического состава почв и характера растительности, причем растительность влияет на тепло почвы не только тем, что преобразует и ослабляет радиационный поток, но и тем, что формирует подстилку, которая контролирует нагрев и охлаждение почвы. Местами воздействие атмосферного тепла на почву ослабляется вечной мерзлотой и близостью к поверхности уровня охлаждающих грунтовых вод.

Влажность атмосферы

Особенно велика связь влажности воздуха с работой фитоценозов и почвенными процессами. Очень важен дефицит водяных паров в воздухе. Чем он выше, тем сильнее транспи-

рация и физическое испарение, тем быстрее идет миграция воды из почв и тел растений в окружающую атмосферу. Усиленный отток воды из верхних слоев почвы в тяжелых глинистых грунтах приводит к возникновению восходящего тока влаги, с которым связывается перемещение химических элементов из глубин почвы к ее поверхности. В пустынях этот процесс часто ведет к засолению верхних горизонтов почв и смене биогеоценологических систем. Усиление транспирации повышает транспирационный коэффициент ассимиляции, который показывает количество воды, расходуемое растением за время накопления 1 г сухого вещества. Чем он выше, тем выше на него траты энергии, тем ниже эффективность использования системой биогеоценоза водных ресурсов местообитания. При очень высоком дефиците влаги наблюдается спад тургора клеток растений и снижение фотосинтеза.

На биогеоценологические системы также влияет высокое содержание водяных паров в атмосфере. Оно снижает физическое испарение и транспирацию растений почти до нуля, а также затрудняет другие стороны обмена фитоценоза с атмосферой и почвой — смену воды, охлаждение листьев, минеральное питание и подъем растворов из корней в надземные части растений. Для преодоления этих трудностей у растений постоянно высокой влажности местообитаний выработался ряд приспособлений: гуттация, окраска листьев антоцианом и др.

Влажность атмосферы сильно меняется в зарослях растений как внутри сообщества, так и в прилегающем пространстве. Она тесно связана с атмосферными осадками, поскольку последние образуются из водяных паров при их охлаждении. Осадки, выпадающие над морями, не имеют биологического значения. Глубокое и специфическое воздействие оказывают как обилие, так и недостаточное количество осадков, выпадающих над сушей.

Количество осадков на поверхности суши очень различно: от 0 до 5000 мм в год, а местами иногда и больше (10 000 мм). Разнообразны их формы: дождь, роса, снег, град, изморозь, их соотношение в годичном цикле, распределение во времени и связи с температурой. Действие их на биогеоценологические системы иногда может принимать разрушительный характер. Например, навалы снега вызывают разрушения в лесах, градобой, ожеледь — на полях, в садах и др. Особенно важны для функционирования биогеоценологических систем осадки в форме дождя, составляющие главную часть влаги, получаемой земной поверхностью, и влияющие на всех участников биогеоценоза.

Атмосферные осадки, попадая в почву, растворяют разнообразные вещества, перемещают их в вертикальном и го-

ризонтальном направлениях, создают возможность их химического взаимодействия и утилизации корнями растений, покрывают потребность растений, животных и микроорганизмов во влаге, изменяют температурный режим и аэрацию почвы. Кроме того, они вносят в почву некоторое количество органических и неорганических веществ как из атмосферы, так и с крон растений.

Осадки, поступившие в биогеоценозы суши, частично задерживаются надземными органами растений, подстилкой и испаряются обратно в атмосферу, а прошедшие в почву, поглощаются корнями растений, насыщают клетки, участвуют в фотосинтезе, идут на транспирацию, используются микроорганизмами, почвенными животными, частично проникают в грунтовые воды и стекают в реки, озера, моря (рис. 19).

Главными статьями расхода влаги, прошедшей через надземный блок сухопутных биогеоценозов и достигшей почвы, являются транспирация растений и испарение с поверхности почвы. Благодаря этим процессам, поглощающим основное количество лучистой энергии, осуществляется главный водообмен сухопутных биогеоценозов с воздушной средой.

Через сток атмосферных осадков и вынос ими части органических веществ, растворенных химических соединений и мелкоземистых частиц с повышенных участков в понижения и водные потоки осуществляется одна из важнейших линий материально-энергетического обмена между биогеоценозами суши, а также между сухопутным и водным секторами биосферы.

Осадки в виде снега важны для биогеоценологических систем, поскольку влияют на температуру почвы и зимовку



Рис. 19. Статьи расхода атмосферной воды в сухопутных биогеоценозах:

- 1 — поверхностный сток; 2 — инфильтрация в грунтовые воды; 3 — транспирация и испарение с надземных частей растений; 4 — поглощение корнями и насыщение водой тканей; 5 — испарение с поверхности почвы; 6 — вода в телах растений; 7 — сток с грунтовыми водами

растений под снегом, на условия зимовки животных, добычу ими корма, передвижение. При таянии весной снег пополняет запасы почвенной влаги и способствует глубине промачивания ее. При большой массе снег сокращает период вегетации растений, удлиняя период весеннего снеготаяния, затрудняет передвижение животных и добычу корма, вызывает на полях выпревание посевов и др. В природных системах количество снега и продолжительность снегового периода год от года сильно варьируют, что влияет на все стороны биогеоценоза, его функционирование и структуру. В малоснежные зимы почвы глубоко и сильно промерзают, ухудшается зимовка растений и животных и снижается весенний запас влаги и обеспеченность растений водой летом.

Атмосферная пыль, газы, радиоактивные вещества

Общее количество пыли в атмосфере очень велико, особенно запылены нижние слои тропосферы. Источники пыли: космические, распыление почвенного слоя, выветривание горных пород, вулканические извержения, выбросы промышленных предприятий. Пыль ослабляет прозрачность атмосферы, оседая на листьях, забивает устьичные щели и затрудняет транспирацию и газообмен листа с атмосферой, затеняет зеленые клетки и ослабляет фотосинтез.

Очень вредна для фитоэлемента биогеоценозов примесь в воздухе сернистого газа, выделяемого в значительных количествах многими промышленными предприятиями. Особенно сильно страдают от него биогеоценозы, образованные вечнозелеными хвойными породами. При систематическом воздействии повышенных концентраций SO_2 хвойные деревья быстро выпадают из состава биогеоценозов, их заменяют более толерантные лиственные. В итоге происходит глубокая перестройка всего биогеоценозического метаболизма и устойчивая смена лесных биогеоценозов, наблюдаемая в широких масштабах в окрестностях многих промышленных центров.

Пыль, вредные для биоты газы, радиоактивные примеси действуют на системы не только непосредственно, но и косвенно через почву. Они вмываются с дождями и снегом в почву и преобразуют обмен корней, почвенных животных и микроорганизмов с почвенными растворами или непосредственно поглощаются и накапливаются в телах организмов (например, радиоактивные вещества).

Движение атмосферы

Движение атмосферы имеет исключительно важное и многостороннее значение для биогеоценозов суши, меньшее — для водных систем. Оно выравнивает газовый состав воздуха, формирует климаты Земли, определяет погоду и ее изменения, участвует в переносе семян и пыльцы растений,

мелких животных, микроорганизмов, переносит газовые и другие летучие продукты обмена из одного биогеоценоза в другие, зимой перераспределяет отложение снега, сдувая его с выпуклых элементов рельефа и накапливая в понижениях и на опушках лесных массивов. Весной и осенью воздушные потоки ослабляют заморозки, зимой, принося более теплые массы воздуха, способствуют образованию оттепелей. В открытых степях и пустынях движение воздушных масс порождает черные бури и наносит серьезный ущерб посевам сельскохозяйственных растений, в лесах сильные ветры вызывают поломку и вывал стволов деревьев, нередко захватывая большие площади. Движения атмосферы оказывают серьезное влияние на физиологические процессы растений: транспирацию, фотосинтез, рост, развитие корневых систем древесных пород, структуру их кроны и форму стволов. Последнее особенно характерно для высокогорий, морских побережий, северных тундр, где под действием ветра возникают специфические ветровые формы деревьев и кустарников.

Биогеоценозы гасят силу ветров, энергия которых в них расходуется на раскачку растений, обрыв листьев и ветвей, трение ветвей, стеблей, стволов. Особенно эффективно ветровой поток ослабляется и преобразуется в лесных биогеоценозах. В еловом лесу, например, уже на расстоянии 40—50 м от опушки скорость ветра падает до 1—1,5% от первоначальной скорости на открытом месте. Особенно быстро затишье наступает близ поверхности почвы (рис. 21). Преобразование ветра лесными биогеоценозами распространяется на довольно значительное расстояние за пределами леса с подветренной стороны. На этом свойстве лесных биогеоценозов основывается создание лесных полос в засушливых безлесных районах степной и полупустынной зон. Эти полосы, уменьшая скорость ветра, предохраняют от сдувания в межполосных пространствах снеговой покров, уменьшают иссушающее действие летних ветров и обеспечивают возможность получать устойчивые урожаи сельскохозяйственных культур.

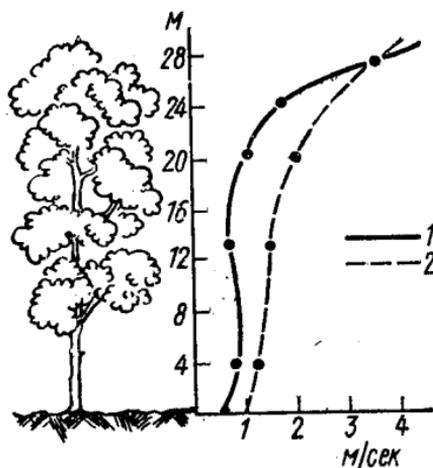


Рис. 20. Влияние дубового леса на распределение скорости ветра на разных высотах: 1 — в фазу полного облиствения; 2 — в начале распускания листьев (из книги «Des Wald und die Forstwirtschaft», 1963)

ПОЧВА КАК КОМПОНЕНТ БИОГЕОЦЕНОЗОВ СУШИ

Почва — биокосное тело, важная составная часть ее — живые организмы (почвенные животные, микроорганизмы), корни растений и продукты их жизнедеятельности (органическое вещество). Косной частью почвы является только минеральная ее основа, да и та очень часто биогенного образования, например, известняки.

В биогеоценологии особенно важно исследование почвы в качестве поставщика и кладовой ряда ресурсов, необходимых для функционирования живых компонентов биогеоценозов. Почва поставляет в биогеоценозы суши воду, минеральные и органические вещества, газы, тепло. Эти ресурсы вступают во взаимодействие с растительностью, животными, микроорганизмами, атмосферой и претерпевают при этом разнообразные превращения. Часть их переходит в атмосферу (пыль, углекислый газ, тепло, водяные пары), часть — в тела растений, животных, микроорганизмов (вода, минеральные вещества). Много ресурсов выносится из почвы в подстилающие породы, грунтовые воды, реки, моря. Всесторонний учет миграций почвенных ресурсов — одна из важнейших задач биогеоценологического исследования почвы. В ходе его должно быть определено: какие вещества, в каком количестве, куда, с какой скоростью и с каким характером превращений выносятся из почв и в распоряжение кого они поступают.

В свою очередь, почва поглощает и аккумулирует много различных веществ и энергии из других участников биогеоценологических систем. Из атмосферы в почву вносятся значительные количества пыли, кислород, вода, азот, ряд других химических элементов с водой и аэрозолями, энергия в тепловой форме.

Из растительного компонента в почву поступает большое количество мертвых растительных материалов с огромными запасами энергий и химических элементов, углекислый газ в результате дыхания корней, органические кислоты, витамины и другие прижизненные выделения растений в форме растворов или газов. Животные, микроорганизмы, особенно их почвенный блок, вносят в почву в ходе прижизненных выделений и при отмирании много специфических продуктов:

витаминов, животных белков, жиров и др. Различные минеральные вещества поступают в почву из горных пород в ходе физико-химического выветривания их. Всесторонний учет этих поступлений — вторая важнейшая задача исследования почв в биогеоценотических целях. Как и в первом случае, здесь должно быть определено: какие вещества, в какой форме и количестве, из каких компонентов поступают в почву.

Третья крупная задача биогеоценотического анализа почв — оценка массы и работы живой части почвы (корней растений, почвенных животных, микроорганизмов) в ее связях с минеральной частью почвы и в воздействии продуктов их жизнедеятельности на физику и химию почвы и, в частности, на структуру, образование гумуса, кислотность, емкость поглощения и др.

Поглощенные почвой материально-энергетические ресурсы из других компонентов биогеоценоза вступают между собой в различные взаимодействия, в результате которых в почве возникают новообразования: гумус, органические и неорганические кислоты, некоторые минеральные соединения, рудные конкреции и др. Одновременно формируется физическая структура почвы и образуются почвенные горизонты.

Почва как специфическое тело создается благодаря многоплановому обмену с другими компонентами биогеоценоза и является результатом, следствием его, а одновременно и зеркалом всего биогеоценотического процесса. По почве можно раскрыть как условия формирования, так и направление динамики веществ и энергии в биогеоценотическом процессе. Например, подзолистая почва образуется во влажном умеренно холодном климате, при промывном режиме увлажнения, доминировании нисходящего тока воды, энергичном переносе не только растворенных в воде веществ, но также иловатого материала, гумуса, железа, алюминия. Она характеризуется относительно хорошим воздухообменом с атмосферой и преобладанием аэробных процессов разложения мертвых растительных остатков, кислой реакцией почвенных растворов. Такие почвы сопровождаются таежными лесами, главным образом хвойными с грубой подстилкой, бедного видового состава и упрощенной структурой растительности. Черноземная почва отражает засушливость климата, высокий расход осадков через физическое испарение и транспирацию и пониженный вынос по профилю почвы не только твердых, но и растворенных веществ, преобладание бактериального разложения над грибным, щелочность среды и господство ксерофитных и ксероморфных степных трав.

Ритмика расхода и поступления веществ почвы неравномерна и миграция веществ в почвах то усиливается, то осла-

бевае под влиянием периодичности работы биоты и перемен в физических условиях местообитания — увлажнения, теплового режима, аэрации.

Важное биогеоценотическое значение в биогеоценозах суши имеет вода почвы. Вода — незаменимый экологический фактор. Почвенная вода покрывает потребности в воде растений, почвенных животных и микроорганизмов. Одновременно в биогеоценозах суши вода выполняет транспортную функцию, перемещает растворы солей или гумуса по профилю почвы — сверху вниз или снизу вверх и по вектору стока (уклону поверхности) в латеральном направлении. Наконец, вода почвы — среда жизни почвенных простейших, водорослей, бактерий и др.

Вода в почве может находиться в различной форме, чрезвычайно важен учет доли каждой из них, поскольку они очень разнокачественны в экологическом отношении. Важная роль для живых участников сухопутных биогеоценозов принадлежит гравитационной и капиллярной формам почвенной влаги. Гравитационная и капиллярная формы воды легко доступны для всех растений, тогда как пленочная вода доступна только организмам с высоким осмотическим давлением живых клеток, а вода, связанная с коллоидами и молекулами веществ, составляет биологически мертвый запас. В разных почвах соотношение форм почвенной влаги очень различно, и это имеет огромное биогеоценотическое значение. В почвах легкого механического состава (пески, супеси) процент гравитационной влаги значительно выше, чем в глинистых почвах и илах, поэтому водный режим в них более благоприятный в биологическом отношении даже при меньших общих запасах влаги. От соотношения форм почвенной влаги зависит направление ее потоков в почвенной толще и потоков растворенных в ней веществ. Гравитационная вода под влиянием силы тяжести движется в почвах сверху вниз и способствует выносу веществ и обеднению верхних горизонтов почв. Капиллярная влага, наоборот, в результате испарения с поверхности почвы перемещает вещества снизу вверх и в крайних случаях вызывает накопление их в верхних горизонтах почвы в виде солевых скоплений. В связи с этим, очевидно, что сведений только о суммарных запасах влаги в биогеоценологических целях недостаточно. Необходима количественная оценка динамики запасов воды и ее структуры.

Почвенная влага имеет разную цену для организации и функционирования биогеоценозов суши в зависимости еще от насыщения ее кислородом, солями, кислотами, поскольку все это влияет на функционирование корней, деятельность микроорганизмов и почвенных животных. В свою очередь, водные свойства почв зависят от климата (количества осад-

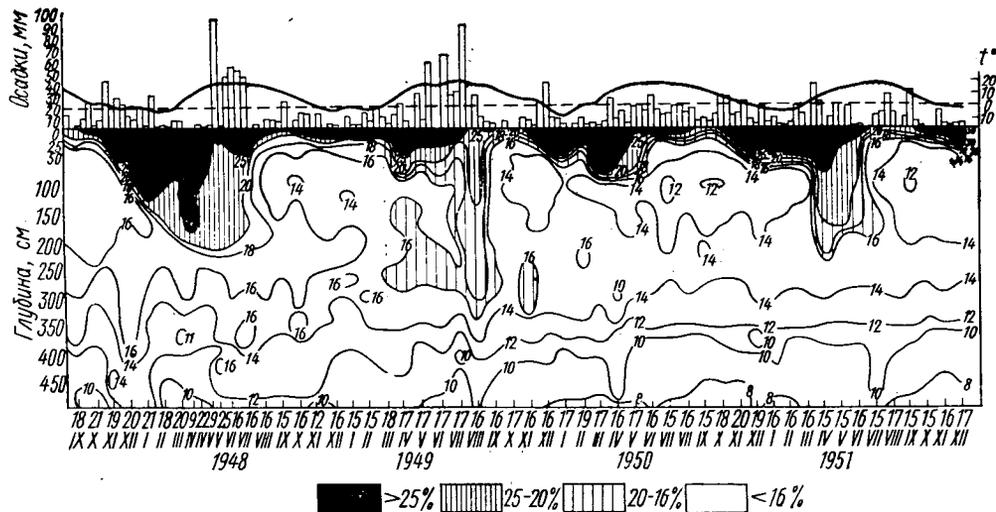


Рис. 21. Варьирование содержания воды в почве по годам и месяцам в связи с осадками и температурой воздуха (по Н. П. Ремезову)

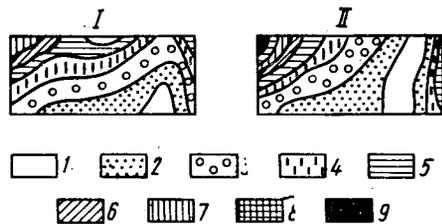


Рис. 22. Режим влажности дерново-подзолистых почв в старых культурах сосны и ели, в %.

I — сосняк, II — ельник. 1 — 15—20; 2 — 20—25; 3 — 25—30; 4 — 30—35; 5 — 35—40; 6 — 40—45; 7 — 45—50; 8 — 50—55; 9 — 55

ков, температуры воздуха и его влажности, ветрового режима), физики почв, положения в рельефе. Большое значение имеет характер растительности.

Все характеристики водного режима почв в годичном цикле и год от года изменяются в широких пределах, интегрально отражая неравномерность поступления влаги с осадками, расхода ее на испарение с поверхности почвы и транспирацию растений в связи с динамикой температуры и изменением физиологического и фенологического состояния растительности.

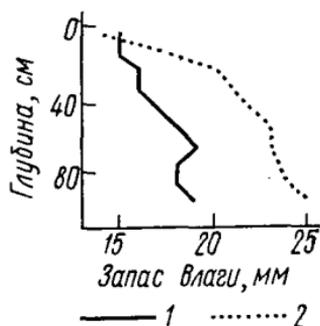


Рис. 23. Запас влаги в почвах луговой степи в зависимости от воздействия животных-фитофагов: 1 — в целинной степи; 2 — на участках степи, поврежденных животными

на 15—20% ниже, чем под сосной. Влажность почвы в биогеоценозах может существенно изменяться и под влиянием животного населения. Так, по данным Е. А. Афанасьевой (1966), в почве луговой степи под влиянием фитофагов запас влаги к концу вегетационного периода оказался на 440 м³/га выше, чем на нетронутой целинной степи (рис. 23).

Важнейшим параметром почвы является ее химизм. Он определяет потенциальное плодородие почв для растений и их продуктивность. Большое значение имеет содержание в почве доступных растениям форм, так называемых макроэлементов: азота, фосфора, кальция, калия, магния, серы, но также важны и микроэлементы, имеющие существенное регуляторное значение во внутриклеточном обмене растений и в осуществлении ряда биологических функций растений и животных, например, бор в процессах оплодотворения растений и др. От содержания в почвах указанных химических элементов зависит зольность растений, зольность их опада и масштаб минерального обмена в системе растительность — почва.

Химизм почв зависит от состава материнских горных пород, от количества приносимых химических элементов со стороны (водой, ветром) или, наоборот, от масштаба выноса их за пределы системы, от климата, растительности (биомассы, химизма), животных (надземных и почвенных), микроорганизмов (особенно от наличия и количества азотфиксаторов, нитрофицирующих и денитрофицирующих бактерий). Большое значение в биогеоценотическом процессе имеет явление биогенной аккумуляции химических элементов в верхних горизонтах почв под влиянием перекачки их корнями растений из нижних слоев почвы в надземную массу растений, а при отмирании их — в подстилку и в гумусовый горизонт.

Как и все другие свойства почв, химизм их подвержен существенным изменениям во времени. Особенно динамично содержание азота, фосфора и калия, в меньшей степени кремния, алюминия и железа. В лесных биогеоценозах минимум минеральных веществ в почвах приходится на конец лета, начало осени, что отражает накопление их в растениях за период вегетации. Повышение содержания химических элементов в почвах весной и в начале лета определяется интенсивным возвратом их при разложении растительного опада почвенными животными, бактериями, грибами.

Из физических свойств почв очень большое и специфическое значение для биогеоценотических систем имеет тепловой режим. Он определяет работу корней, активность почвенной фауны, микроорганизмов, подвижность воды и растворов, их доступность для биоты, скорость химических реакций. Понижение температур снижает все эти характеристики биогеоценоза и в конечном счете приводит к снижению биологической продуктивности его. Тепловой режим почв — следствие многих переменных. Он зависит от климатических факторов, теплопроводности горных пород, количества и состояния почвенной влаги, структуры и мощности растительности.

Характерной особенностью почвы как компонента биогеоценозов является органическое вещество, рассеянное в почвенной толще в форме гумуса, витаминов, ростовых веществ, коллинов, специфических животных выделений. Одни из них очень неустойчивы и быстро разрушаются как физико-химическими реагентами почвы, так и ее живыми участниками, в основном микроорганизмами. Наиболее устойчивой формой органического вещества почв является гумус. В нем заключено огромное количество пищевых минеральных ресурсов, которые, постепенно освобождаясь из сложных и недоступных для использования форм соединений, пополняют используемые растениями ресурсы. Гумус — важнейшее составляющее энергетики почвы. По данным В. А. Ковда (1970), в гумусовом слое планеты заключено $1,2 \cdot 10^{18}$ ккал

энергии, что примерно соответствует запасам энергии в массе одновременно существующих живых существ суши.

Благодаря своей коллоидальной природе гумус увеличивает поглотительную способность почвы. Входящие в состав гумуса гуминовые вещества цементируют минеральные частицы почвы в структурные агрегаты, тем прочнее, чем больше в почвах извести и самих гуминовых веществ. Агрегирование почвы существенно меняет физические и химические свойства почв, а через них и все обменные процессы с другими компонентами биогеоценоза. Структурные почвы рыхлее бесструктурных, легче проницаемы для воздуха и воды, в них выше процент гравитационной и капиллярной воды, они лучше прогреваются, процессы разложения органических веществ в них идут в аэробных условиях и более энергично до конечных продуктов распада.

Количество, форма, распределение по профилю органического вещества в почвах зависят от особенностей растительного компонента, формирующего первичное органическое вещество биогеоценоза, климатических условий, состава и обилия почвенных животных и редуцентов. Особенно богаты гумусом степные черноземные почвы, очень обеднены им сильно выщелоченные почвы таежных хвойных лесов.

Как правило, каждый биогеоценоз сопровождается почвой одного общего типа. Однако в пространстве биогеоценоза почва не является однородным телом. Даже в пределах одной парцеллы и проекции крон одного дерева наблюдается значительная анизотропность почвы. Эта неоднородность особенно хорошо проявляется в верхних горизонтах почв (A_0 , A_1 , A_2) и сглаживается с глубиной. Важнейшей причиной этой неоднородности является пространственная неоднородность состава и сложения растительности и связанная с ней пестрота в количестве осадков, проникающих в почву, в количестве и фракционном составе растительного опада, в наборе и численности редуцентов и консументов, разлагающих материалы подстилок.

При моделировании отношений почвы с другими компонентами биогеоценоза почву обычно рассматривают и оценивают как единое интегральное тело, однако в действительности все взаимодействия биогеоценологических компонентов с почвой глубоко дифференцированы и различны в пределах ее отдельных генетических горизонтов, а возможно и еще более дробно. Строго говоря, толща каждого генетического горизонта почв имеет основание рассматриваться в качестве особого участника наземных биогеоценозов, находящегося с другими компонентами в очень специфических отношениях. Так, подстилка в лесах, прикрывающая минеральную основу почвы слоем в несколько сантиметров и массой иногда в несколько десятков т/га, находится в разной степени разложе-

ния, сильнее в нижних слоях, слабее — в верхних. В разных биогеоценозах она чрезвычайно разнообразна по мощности, запасам, фракционному составу материала, влажности, сложенности, структуре, запасам энергии. Она очень динамична во всех свойствах как в годовом цикле, так и год от года, что зависит от колебаний в массе опада и от погодных условий. При исследовании биогеоценологических систем подстилка имеет важное диагностическое значение, особенно при сопоставлении массы подстилки с величиной годового опада. Чем выше запасы подстилки и чем выше коэффициент от деления массы подстилки на массу опада, тем сильнее в биогеоценозах заторможены деструкционные процессы. Наибольшие запасы подстилок наблюдаются в лесах северной и средней тайги, почвы которых отличаются недостатком тепла, повышенной влажностью и недостаточным притоком кислорода, наименьшие запасы подстилок отличают тропические влажные леса, где опад разлагается с очень большой скоростью и подстилка накапливаться не успевает, а часто и вообще отсутствует.

Роль подстилки в биогеоценозах велика и специфична. В. Н. Сукачев считал целесообразным выделять подстилку в особый компонент биогеоценоза. Подстилка — главный поставщик в почву органического вещества и изъятых в процессе минерального питания растений азота и зольных элементов. Подстилка влияет на газообмен почвы с атмосферой, нагрев и охлаждение почвы, поверхностный сток влаги, возобновление растений и развитие всходов, подбор и численность специфических подстилочно-корневищных видов растений и ряда животных форм.

Еще резче в субстратном и функциональном плане отличается от минеральной основы почвы слой торфа, формирующийся в условиях избыточного застойного или слабо проточного увлажнения. Целиком образованный мало разложившимся материалом отмерших частей мхов и опада древесно-кустарниковых и болотно-травяных растений он резко отличается от своего минерального ложа физико-химическими свойствами, величиной аккумулированной энергии и воды, составом и обилием животных и микроорганизмов и вообще всеми связями с другими компонентами биогеоценоза.

Среди минеральной части почвы очень резко по характеру связей с биотой и атмосферой выделяется гумусовый горизонт. Это биокосное тело максимально заселено живыми существами, корнями растений и продуктами их жизнедеятельности. Здесь располагается основная масса сосущих корней, наблюдается наибольшее разнообразие и численность почвенных животных, грибов, бактерий, наивысшая концентрация легкодоступных растениям минеральных ве-

ществ, наибольшее разнообразие органических веществ, наиболее высокое содержание кислорода и наиболее интенсивное выделение углекислоты. Это слой формирования гумуса с аккумуляцией в нем в прочной форме больших количеств энергии.

Противоположными связями характеризуется в подзолистых почвах горизонт A_2 . Это зона интенсивного выноса и транзита органических веществ и наиболее подвижных минеральных соединений, она сильно обеднена энергией, животными, микроорганизмами и корнями.

На свой лад оформляются взаимодействия живой части биогеоценозов с горизонтами материнской горной породы. Это зона вторичной аккумуляции минеральных соединений. Для нее характерно выпадение и закрепление окислов железа и алюминия, высокая плотность грунта, бесструктурность, пониженная аэрация и крайняя обедненность живым веществом. Корни растений, проникающие сюда, выполняют в основном механическую функцию, определяющую правильную ориентировку тела растений в воздушной среде по отношению к источнику энергии и устойчивость системы от разрушающего действия ветра и текущей воды.

Исключительно своеобразно складывается связь растительного компонента биогеоценоза с почвой в тех случаях, где в почве неглубоко залегает горизонт грунтовой воды. Он выступает в роли поставщика воды и растворенных минеральных веществ из глубин почвы и при недостатке атмосферной влаги создает в одном биогеоценозе два типа водообмена: поверхностный — неустойчивый, с продолжительным дефицитом влаги, и грунтовой — с постоянным обильным увлажнением, что находит отражение в своеобразной структурной организации растительного компонента. Корневые системы в этих почвах у одних растений располагаются в верхнем слое почвы с неустойчивым и недостаточным увлажнением, у других — в глубоких слоях на контакте с устойчивым зеркалом грунтовых вод, откуда они получают потребную воду без ограничений и спада. В результате в одном биогеоценозе совмещаются и функционируют одновременно две резко контрастные экологические группы растений: ксерофитов и гигрофитов. Б. А. Келлер в таких ситуациях на Алтае наблюдал сообщества степных ковылей, укореняющихся в верхнем пересыхающем слое почвы, и тростника, корневища и корни которого укоренялись в зоне расположения грунтовых вод. Сходное явление в покрове дубовых лесов наблюдалось на Дальнем Востоке в предгорьях Сихотэ-Алиня.

Взаимодействия почв с другими компонентами биогеоценозов складываются в природе очень разнообразно.

Почвы, богатые растворенными минеральными веществами, хорошо увлажненные, хорошо аэрированные, теплые, не-

сут богатую растительность, насыщены большим разнообразием животных и микроорганизмов, отличаются высокой интенсивностью водно-минерального и энергетического обмена между почвой, с одной стороны, и фитоценозом, атмосферой, животными и микроорганизмами — с другой. Здесь идет энергичное образование фитомассы, обильное внесение органических веществ при отмирании биомассы, быстрое и полное разложение с усиленным выделением углекислоты и тепла в атмосферу, растворов солей — в грунтовые воды.

Почвы бедные и сухие отвечают биогеоценозам с малой биомассой и малым влагообменом, с бедным опадом, бедной флорой и фауной и бедным микроорганизмами. Структура системы упрощенная. Почвы холодные и мокрые способствуют накоплению органических остатков на своей поверхности, поскольку ограничен животный мир, мало кислорода, высокая кислотность, преобладает анаэробный режим, низка подвижность закисных форм железа и алюминия.

В связи с анализом почвы как биокосной подсистемы биогеоценоза уместно остановиться на так называемом биологическом или биотическом круговороте веществ. Представление об этом процессе широко распространилось в ряде естественных и философских наук, причем некоторые исследователи склонны этому процессу придавать значение едва ли не генерального закона жизни или синонима жизни (Камшилов, 1970). Наряду с биологическим круговоротом, иногда называемым малым, различают еще большой, или геологический, круговорот веществ, а также частные круговороты воды, углерода, азота, фосфора и др. Некоторые исследователи выделяют еще круговороты по продолжительности их циклов: суточные, сезонные, годовые, многолетние, вековые (Ремезов и др., 1959; Родин, Базилевич, 1965). Нередко можно встретить в научной литературе и такие понятия, как «круговорот энергии» и «круговорот веществ и энергии», хотя с термодинамической точки зрения это неверно.

Как правило, термин «круговорот веществ» употребляется без специальной расшифровки его содержания. Чаще он связывается с изучением взаимобмена химическими элементами между растительностью и почвой и поэтому часто упоминается в литературе по почвоведению и биологической продуктивности земли. В. Р. Вильямс, придавая биологическому круговороту веществ особенно большое значение в почвообразовании и земледелии, представлял его как замкнутый процесс, в ходе которого «зеленые растения создают органическое вещество, незеленые организмы разрушают его; из минеральных соединений, полученных от распада органического вещества, новые зеленые растения строят новые органические вещества, и так без конца» (1927, с. 292). Более развернуто и сложнее по форме, но по существу также на

себя замкнутым биологический круговорот веществ в природе понимается Н. П. Ремезовым (Ремезов, 1956; Ремезов, Быкова, Смирнова, 1959), Л. Е. Родиным и Н. И. Базилевич (1965), М. М. Камшиловым (1970) и др.

Однако такой круговорот веществ можно представить лишь теоретически для систем «наглухо» закрытых, предельно упорядоченных, всегда себе равных, во времени неизменяемых. Но в природе все системы, как большие, так и малые, открытые, динамичные, разнообразно изменяющиеся и развивающиеся, поэтому в действительности на Земле нет и быть не может замкнутого, бесконечно монотонного круговорота веществ ни в какой размерности пространства и времени.

В любой биогеоценотической системе одновременно с поглощением и синтезом веществ в одних процессах и выделением, разрушением — в других, происходит постоянное отчуждение из текущего обращения значительных количеств органических и минеральных веществ на больший или меньший срок в телах растений, животных, гумусе почвы, экскрементах животных. Особенно много отчуждаемого из круговорота материала накапливается в многолетних частях древесных растений в лесах, в виде залежей торфа на болотах, в степях — в форме гумуса черноземных почв, в озерах и морях — в форме сапропелей и другого рода донных отложений. При этом отчуждение веществ из круговорота растягивается на сотни, тысячи и сотни тысяч лет и постепенно приводит к глубокой перестройке всего материально-энергетического обмена биогеоценозов и к их смене, даже у наиболее устойчивых климаксовых систем. Такой ход перестройки природных биогеоценозов был вскрыт В. Н. Сукачевым (1926, 1928) на примере динамики таежных еловых лесов и развития торфяников, а в более широком, планетарном плане, И. А. Титовым (1934).

Вместе с органическим веществом в этих процессах выключаются из обращения в трофических цепях и огромные количества связанной в них энергии. Примером консервации выключаемых из обращения в биогеоценозах органических веществ и энергии на долгие сроки могут служить многометровые мощные залежи гуано птичьих базаров, образованные органическими материалами, извлеченными птицами из морских биогеоценозов, и отложенные в форме помета на скалистом побережье Южной Америки и прилегающих островов.

Постоянным нарушителем круговорота веществ на суше является систематический вынос из сухопутных биогеоценозов колоссальных количеств веществ с твердым и жидким стоком. Материковые поверхности Земли теряют с речным стоком ежегодно 12 км^3 продуктов одной лишь механической

денудации поверхностных слоев суши, в ионной форме в порядке химической денудации — до 3300 млн. т. Естественно, что эти вещества надолго (практически навсегда) покидают поверхность суши и исчезают из превращений и использования в биологических цепях сухопутных биогеоценозов. На их место выдвигаются новые массы веществ из горных пород в результате физико-химического и биологического их выветривания. В донных отложениях водоемов консервируется также огромное количество разнообразных органических материалов. Например, в донные отложения Байкала ежегодно отчуждается из обращения до 49,8 тыс. т органического углерода (Вотинцев, 1970).

А сколько веществ в течение геологической истории Земли оказалось на планете выключенным из всякого «круговорота» на сотни миллионов лет? Вспомним хотя бы о миллиардах тонн углерода, полностью отчужденных из биологического обращения и захороненных в недрах Земли с залежами угля, нефти, битумов и других биогенных материалов. Некогда эти массы углерода были рассеяны в форме углекислого газа в атмосфере Земли, высокое содержание которого определяло пышное развитие растительности в девоне, карбоне и в некоторые другие периоды на всех широтах планеты. Можно напомнить также и о колоссальных массах воды, замороженных и выключенных из биологического и физического обращения в ходе геологической истории в виде мощных ледниковых щитов Антарктиды, Гренландии, ледяных полей полярных стран или в виде огромных масс подземных льдов Сибири.

Следовательно, полного сбалансированного круговорота веществ, как биологического, так и геологического, не наблюдалось и в предыдущие геологические эпохи. При этом можно думать, что разница между синтезом органического вещества и его разрушением при отмирании организмов или их органов в биогеоценологических системах тех периодов была значительно больше, чем сейчас. Возможной причиной этого могло быть, помимо очень высокой продуктивности автотрофных зеленых растений, работавших в отличие от современных при более высоком содержании атмосферной углекислоты, недостаточное разнообразие и недостаточно высокая ферментативная активность тогдашних деструкторов, особенно аэробных, а может быть и консументов.

В современных биогеоценологических системах биологический круговорот веществ претерпевает постоянные нарушения и изменения как со стороны различных естественных факторов, так и со стороны хозяйственной деятельности человека. Практически все современные природные системы являются в большей или меньшей степени хозяйственными угодами. При использовании их человек или выносит из них

значительное количество органических и неорганических веществ с урожаем трав, плодов, семян, древесины, с биомассой животных (промысловые звери, птицы, рыбы и др.), или наоборот, вносит в них разнообразные органические материалы (навоз, компост, торф, живые организмы) и неорганические вещества с поливом, удобрениями, ядохимикатами для защиты возделываемых растений и разводимых животных. Все эти мероприятия сопровождаются глубокой перестройкой потоков веществ между компонентами биогеоценозов и общего направления их метаболизма.

В историческом прошлом биологический круговорот веществ в биогеоценологических системах не мог не нарушаться образованием и расселением новых жизненных форм растений, животных, микроорганизмов, поскольку их появление в любой системе, благодаря новым свойствам и новым способностям к добыче и использованию пищи, неизбежно должно вовлекать в обращение новые ресурсы, в прежних системах не использованные, или включать в обмен старые источники, но в иных количествах и с иными скоростями. Точно так же обмен веществ не мог не перестраиваться в биогеоценологических системах и при вымирании каких-либо видов и форм растений и животных. Таким образом, представление о биологическом круговороте веществ как бесконечно замкнутом процессе обмена между автотрофами и гетеротрофными организмами в природных системах любого объема находится в очевидном противоречии и с эволюционными перестройками органического мира.

Конечно, в любой биогеоценологической системе может происходить и происходит многократная реутилизация одних и тех же элементов в цепях питания живых существ, в особенности между растительностью и почвой. В биогеоценозах климаксового характера, связанных с плакорными местообитаниями, такая циклическая миграция может даже преобладать над потоками веществ других направлений, однако и в этих системах она все-таки лишь одна из форм пространственного перемещения веществ.

УСТОЙЧИВОСТЬ И ДИНАМИЧНОСТЬ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Под устойчивостью биogeоценозов следует понимать сохранение структурно-функциональной организации их в неизменном или мало измененном состоянии в течение достаточно продолжительного времени. Это свойство природных биogeоценозов есть результат длительного эволюционного процесса. В ходе его, с одной стороны, совершенствовалась морфо-функциональная организация отдельных компонентов биоты, с другой — шла взаимная подгонка этих компонентов друг к другу и к косной среде в направлении минимизации состояний и связей компонентов, неудачных для функционирования биogeоценологических систем в целом. В результате современные природные биogeоценозы приобрели известный запас прочности и с помощью некоторых отрицательных обратных связей выработали способность сохранять тип своей структуры и ритмы работы даже при значительных флюктуациях внешних условий. Так, еловый лес с покровом из черники и лесных зеленых мхов, столь характерный для тайги, из года в год сохраняет свой состав, свою структуру, фенологическую ритмику и направленность метаболических процессов несмотря на иногда весьма существенные изменения погодных условий. Происходит это потому, что система биogeоценоза обладает способностью гасить отклоняющиеся от нормы внешние воздействия перестройкой своих внутренних процессов, например, задержкой распускания почек растений при нетипично ранней весне, переходом растений к гуттации влаги листьями в периоды высокой влажности воздуха, исключая возможность испарения водяных паров через устьичные щели, сменой кормов у животных популяций при истощении обычных источников питания и т. п.

В силу исторически сформировавшейся прочности организации современные природные биogeоценозы оказываются способными к многократному восстановлению по присущему «унаследованному» им типу организации при разного рода разрушительных воздействиях со стороны внешних факторов. Например, на месте распаханной ковыльной степи при прекращении сельскохозяйственного использования постепенно через ряд стадий зацелинения пашни восстанавливается

исходный тип ковыльной степи. Следовательно, природные биогеоценозы можно рассматривать в качестве самоорганизующихся биокосных систем.

Устойчивость биогеоценологических систем не имеет, однако, абсолютного характера; систем, всегда себе равных, не изменяемых, не существует. Устойчивость их релятивна и ограничена определенными отрезками времени, разными для разных биогеоценозов.

Наиболее устойчивые биогеоценозы — природные, занимающие в пространстве возвышенные местообитания, на которых они развились естественным путем. Их современная организация лучше других подогнана к зональным климатическим условиям, и они наиболее автономны в своем функционировании и обмене от окружающих систем. Эти биогеоценозы довольно быстро и полно восстанавливаются при разрушениях. Такие наиболее устойчивые биогеоценозы получили название климаксовых.

Очень устойчивы в своей структуре и связях компонентов биогеоценологические системы, развивающиеся в малоблагоприятных условиях для большинства живых существ. Таковы, например, сосновые лишайниковые боры на сухих и крайне бедных песках речных террас и на дюнах морских побережий. Если на богатых плодородных и хорошо увлажненных плакорах устойчивость биогеоценологических систем определяется большим разнообразием способных к взаимозамещению элементов биоты, то здесь она определяется резко ограниченным кругом видов, способных прозябать в этих крайне неблагоприятных условиях жизни и осваивать их.

Относительно устойчивым биогеоценозам противостоят биогеоценозы, тоже развивающиеся естественным путем, но на молодых геологических субстратах. Они находятся в процессе становления, и поэтому связи и отношения между компонентами в них еще не сложились, состав и структура компонентов биоты достаточно случайны, косная часть систем не выработалась, и общая организация их имеет неустойчивый характер. Со временем такие биогеоценозы довольно быстро перестраиваются, изменяются как в части живых, так и косных компонентов.

Очень неустойчивы биогеоценологические системы, стихийно возникающие из природных биогеоценозов под влиянием хозяйственной деятельности. Таковы, например, березовые и осиновые леса в тайге, образующиеся на месте коренных хвойных лесов после рубок и пожаров, или суходольные луга, возникающие на месте расчисток леса. Хотя происходящие при этом изменения биоты и экотопа затрагивают глубоко всех участников исходного биогеоценоза, после прекращения вызвавшего их воздействия они довольно быстро преобразуются в системы, структура и функции которых в данных ус-

ловиях закреплены предшествующим развитием, т. е. в климаксовые биогеоценозы.

Самыми неустойчивыми биогеоценозами являются так называемые культурбиогеоценозы, структура и компонентный состав которых хотя бы частично задаются и регулируются человеком для достижения поставленных хозяйственных целей. Таковы посевы хлебных злаков, огородные культуры, искусственные пастбища, сады, виноградники, плантации различных технических растений, пруды с разводимой в них дичью и рыбой и др. История культивирования таких систем насчитывает уже несколько тысячелетий, но в сравнении с историей природных биогеоценозов, конечно, очень коротка, отчего внутренние связи компонентов в них недостаточно отработаны и легко разрушаются под напором живых участников окружающей природной системы. Без систематического ухода и различных защитных действий со стороны человека все культурбиогеоценозы обречены на быстрое поглощение биогеоценозами дикой природы.

Относительность устойчивости природных биогеоценозов, включая и самые устойчивые из них — климаксовые, является одновременно показателем их изменчивости во времени. Все биогеоценозические системы динамичны и испытывают со временем большую или меньшую перестройку своего компонентного состава, структуры и метаболизма. Причины этих изменений разные (см. ниже). Изменения идут с разными скоростями, в различных направлениях, разной глубины и могут начинаться с изменения любого составляющего, любой связи. Например, изменения в заболоченных лесах тайги при проведении осушительных канав начинаются с уменьшения избытка воды в верхнем торфяном слое. Но сброс воды по канавам неизбежно влечет за собой увеличение аэрации почвогрунта, ускорение разложения мертвых растительных остатков благодаря активизации аэробных микроорганизмов, увеличение зольности и запасов доступных растениям форм азота и фосфора, особенно в связи с углублением корневых систем деревьев, увеличение прироста фитомассы у древесных пород, мезофитизацию растительности нижних ярусов леса, увеличение расхода влаги на транспирацию растений, массы опада и дальнейшее улучшение минерального питания растений, увеличение задержания атмосферных осадков разрастающимися кронами деревьев и др.

В динамике биогеоценозов, являющейся обязательной чертой каждого из них, следует различать изменения, направленные в определенную сторону и ведущие к необратимой смене биогеоценозических систем, и изменения, не влекущие за собой направленной перестройки общей организации биогеоценозов, имеющие ритмический, или циклический, обратимый характер. В. Н. Сукачев выделяет первые

в категорию сукцессий биогеоценозов, вторые — в категорию циклической динамики, или флюктуаций.

Флюктуационные изменения биогеоценозов могут быть различной продолжительности и обуславливаться различными причинами. Можно, в частности, говорить о флюктуационных изменениях состояния и работы биогеоценозов в суточном, сезонном и многогодичном циклах.

В суточном цикле четко прослеживается дифференциация состояний и функционирования биогеоценологических систем в разное время суток. В отличие от дневного времени ночью в биогеоценозах не происходит фотосинтеза, а значит и нет накопления органических веществ и энергии, нет поглощения углекислоты и выделения кислорода, не происходит или почти не происходит транспирации и часто совершенно снято физическое испарение, существенно снижена температура воздуха и замедлены химические реакции, прекращена или резко снижена деятельность многих животных дневного образа жизни и, наоборот, активизирована — ночных.

В суточной ритмике работы биогеоценоза могут быть выделены еще утренние и вечерние периоды, хорошо различающиеся ходом физиологических процессов у растений, активностью животных, интенсивностью таких физических процессов, как испарение, тепловой обмен между растительностью и атмосферой, атмосферой и почвой и др. В разных биогеоценозах суточная ритмика происходит по-разному и эти различия могут служить существенным диагностическим показателем при разработке классификационной проблемы биогеоценологии. Например, в работе тундровых биогеоценозов нет резкой суточной смены, поскольку летом солнце не уходит за горизонт, тогда как в биогеоценозах более южных широт, в тайге, суточная дифференциация в функционировании биогеоценологических систем летом представляет существенную особенность их функциональной организации.

Сезонные изменения в структуре и функционировании биогеоценологических систем хорошо выражены повсеместно, за исключением влажных экваториальных гилей, характеризующихся круглогодично равномерным и непрерывным метаболизмом между компонентами биогеоценозов. Эти ежегодно происходящие изменения биогеоценозов могут быть вызваны продолжительными паузами в притоке тепла, что так характерно для умеренных зон земного шара, или влаги, как это имеет место в муссонных районах тропических и субтропических стран.

В умеренно холодных районах земного шара при смене теплого летнего времени продолжительной и суровой зимой биогеоценологические системы цепенеют и почти полностью

прекращают всякий материальный обмен. Вода и растворы превращаются в снег и лед, почва промерзает, транспирация и минеральный обмен растений с почвой становятся невозможными, резко снижается дыхание растений и почвенной микрофлоры, замирает деятельность большинства животных, которые впадают в спячку и анабиоз, или откочевывают в более благоприятные условия среды, животные же, оставшиеся в системах в активном состоянии, малочисленны и нередко гибнут от недостатка кормов и низкой температуры.

В муссонных районах тропических и субтропических стран во влажный период года биогеоценологический метаболизм проявляется в масштабах и интенсивности, едва ли уступающих экваториальным влажным гилеям, но в сухое время биогеоценозы здесь хотя и не цепенеют в столь сильной степени, как в северных областях Земли, однако активность биоты в них тоже резко свертывается, ослабевает. Деревья сбрасывают листву, чтобы уменьшить испаряющую поверхность, травы засыхают, большинство животных прекращает размножение, одни впадают в спячку, другие откочевывают к водоемам и руслам рек, третьи строят надежные от жары убежища, где и переживают неблагоприятное сухое время года.

В резко контрастные по условиям периоды года биогеоценологические системы функционируют очень неодинаково и даже меняют существенно свою компонентную структуру, однако эти перемены в состояниях и работе их временны, переходящи и подобно суточным изменениям не приводят к сменам, сукцессиям биогеоценозов, а отражают лишь закономерную ритмичность их жизни и работы.

Такой же колебательный характер носят изменения биогеоценозов, которые вызываются различно складывающимися в разные годы условиями тепла, увлажнения, продолжительности и силы выпадающих осадков, их формы и др. В лесной зоне летом с повышенным количеством осадков и пониженными тепловыми условиями по сравнению с годами со средними типичными условиями в биогеоценологических системах снижается расход воды как на транспирацию растений, так и на физическое испарение из почвы и, наоборот, усиливается поверхностный сток атмосферных осадков, усиливается выщелачивание почв и смыв и вымывание с надземной фитомассы органических и минеральных веществ. Переувлажнение почвы, в свою очередь, ухудшает ее аэрацию, тепловой режим и снижает активность аэробных микроорганизмов и разложение органических остатков. Снижаются также фотосинтез и общая первичная продуктивность биогеоценоза. Характер зимней погоды — сильные морозы, оттепели, масса снега, ветры — тоже может оказывать

существенное влияние на состояние и функционирование биогеоценозов в целом и его отдельных компонентов. Особенно сильно условия зимы могут влиять на лесные биогеоценозы и сельскохозяйственные системы.

Из сукцессионной динамики биогеоценозов прежде всего надо выделить динамику в биогеоценозах, происходящую под влиянием внутренних противоречивых тенденций их компонентов. Она отражает процесс так называемого саморазвития биогеоценотического покрова Земли и является обязательной органичной чертой любого биогеоценоза. В отличие от многих других форм динамики биогеоценозов изменения этого типа необратимы и ведут обычно к усложнению их системной организации, а следовательно и к уменьшению энтропии. Хотя все компоненты биогеоценоза тесно связаны между собой и образуют единый структурно-функциональный комплекс, особенно на уровне климаксовых биогеоценозов, однако, как показывают наблюдения (Ходашева, 1966; Дылис и др., 1975), каждый компонент биогеоценоза в силу субстратных особенностей сохраняет известную автономию, самостоятельность, в образе жизни, поведении, работе и динамике. Поэтому биогеоценотические системы, как правило, не могут изменяться совершенно синхронно и адекватно во всех своих звеньях. Почва, например, в целом более консервативна, чем растительность, да и другие весьма лабильные участники биоты, и может долго сохранять ряд своих особенностей без изменений или со слабыми изменениями даже при существенной перестройке живых компонентов биогеоценоза, особенно в более глубоких слоях. Поэтому в природе можно наблюдать, с одной стороны, запаздывание изменений отдельных частей и параметров биогеоценоза, с другой — масштабные несоответствия в перестройке систем и их составляющих в сравнении с глубиной изменений, происшедших с одним из ее компонентов.

Приведем пример из наблюдений в подмосковных лесах. В 55-летнюю дубраву с хорошо развитым подлеском из лещины и богатым травяным покровом было высажено 7000 экземпляров ели. Через 25 лет ель выросла и образовала под пологом дуба сплошной и плотный ярус высотой около 8 м. Этот еловый ярус создал такое сильное затенение поверхности почвы, что полностью подавил развитие подлеска и трав. В биогеоценозе, следовательно, резко изменился важнейший участник — растительность. В других компонентах также произошли некоторые изменения, но в иной степени. Под влиянием ели резко уменьшилось количество дождевых червей, снизилась численность хищных беспозвоночных, втрое возросла масса подстилки, заметно уменьшилась влажность почвы, усилилась оподзоленность. Среди микроартропод одни группы существенно преобразовались по со-

ставу и численности, другие не изменились или не существенно и недостоверно.

Отсутствие в биогеоценологических системах полной гармонии в связях и взаимодействиях отдельных компонентов и, наоборот, наличие известной несогласованности между ними во времени и масштабе действий служат постоянным источником спонтанного саморазвития биогеоценозов.

В. Н. Сукачевым намечены два типа сукцессий в этой форме динамики биогеоценологического покрова Земли: сингенетические и эндогенетические.

Сингенез охватывает последовательные изменения биогеоценозов, происходящие в результате вселения, размножения и взаимного сживания в них различных видов живых существ. Происходят эти изменения этапами, скорость их в неблагоприятных для живых существ условиях климата и субстрата замедляется. В природе они проявляются очень разнообразно в зависимости от физико-географических условий, характера заселяемого грунта и богатства окружающей биоты. В наиболее чистом виде сингенетические сукцессии наблюдаются при заселении живыми организмами новых молодых субстратов — речных отмелей, лавовых потоков, каменных развалов и др. Сингенез — пионерный этап развития биогеоценологического покрова и формирования биогеоценологического процесса. Однако он имеет место и при развитии зрелых систем, поскольку размножение, расселение и внедрение новых для систем организмов (растекание живого вещества, по В. И. Вернадскому) никогда не прекращается, хотя в сложившихся системах и не является ведущим фактором динамики.

Эндогенез охватывает изменения биогеоценозов, связанные с преобразованием экотопа, а через него и всей системы биогеоценоза, и с деятельностью элементов биоты, особенно ее растительного компонента. Эти изменения наблюдаются повсеместно, разнообразны по форме и глубине. Все они основаны на противоречиях, возникающих в ходе саморазвития биогеоценологических систем между биотой и экотопом. Биота, влияя на почвенную и воздушную среду местообитания в процессах своей жизнедеятельности, преобразует их с течением времени настолько, что они становятся в чем-либо недостаточно благоприятными для породившей их биоты в целом или для ее отдельных составляющих, и это вызывает соответствующую перестройку видового состава растений, животных, микроорганизмов, их численности, продуктивности и пр.

Примером такого рода сукцессий является смена биогеоценозов при зарастании водоемов. По мере отмирания огромной массы быстро размножающихся мелких планктонных

организмов, населяющих более глубоководные части водоема, дно последнего постепенно поднимается, покрываясь слой за слоем органическим илом, или сапропелем. С уменьшением глубины водоема увеличивается освещенность дна, развиваются и разрастаются донные водоросли, образующие новую биогеоценологическую систему. При отмирании этих значительно более массивных, чем планктонные, растений и животных продолжается наращивание дна новыми органическими остатками и обмеление водоема. При этом усиливается освещенность дна и нагрев водной толщи, на смену донным водорослям приходят погруженные рдесты и крупные водоплавающие растения (кувшинка, водяная лилия и др.). Под влиянием дальнейшего накопления на дне мертвых растительных и животных остатков идет дальнейший подъем дна, улучшение светового режима и увеличение видового разнообразия растений. Наконец, торфяная масса заполняет всю толщу воды и начинается формирование биогеоценозов болотного типа.

Подобный характер смен можно наблюдать и при заболачивании таежных лесов в некоторых местообитаниях, которое происходит под влиянием затенения поверхности почвы, ослабления испарения влаги, ухудшения аэрации почвы, накопления плотной и кислой подстилки со стороны густого елового древостоя и разрастающихся моховых ковров с высокой влагоудерживающей способностью поверхности.

Среди автогенных смен биогеоценозов В. Н. Сукачев выделяет так называемые филоценогенетические сукцессии, связанные с эволюционной перестройкой видового состава биоты, особенно доминирующих в системах форм растений и животных, в предположении, что генетическое преобразование видов не может не сказаться на структурно-функциональной организации биогеоценологических систем, поскольку новые виды всегда отличаются не только структурными, морфологическими особенностями, но и своими функциями, своей работой и ее результатом. Сукцессии эти в конкретном выражении наблюдать, конечно, нельзя — это процесс исторический, очень медленный, но моделировать их вероятный ход, стоя на позициях актуализма, можно. Так, принимая мысль В. Л. Комарова, что возникающее в ходе эволюции множество форм жизни и усложнение их структурной организации удлиняют циклы превращений солнечной энергии на поверхности Земли и ведут к замедлению ее энтропии, можно считать, что современные биогеоценозы, образованные большим разнообразием форм растений и животных, связанных друг с другом многообразными трофическими связями и передачей по трофическим уровням энергетического потока, по сравнению с природными системами предыдущих эпох менее энтропийны, более упорядочены.

Рассмотрим теперь характер экзогенных смен, причины которых действуют на биогеоценозы извне. Эти смены не являются для систем обязательными, не вытекают из их развития и функционирования, вполне случайны, хотя происходят повсеместно и имеют важное практическое значение. Они очень разнообразны по форме, глубине перестройки сменяющихся систем, масштабу, скорости, характеру конкретных причин, их обуславливающих. Они могут начинаться с преобразования любого компонента, любых связей, но затем охватывать все остальные и систему в целом. При этом, естественно, происходит перестройка всего материально-энергетического метаболизма, всей организации систем. Причины, ответственные за этот тип биогеоценологических сукцессий могут быть естественными, природными и обусловленными хозяйственной деятельностью человека. Последние целесообразно выделять в особую категорию антропогенных смен.

Экзогенные сукцессии биогеоценозов, вызванные природными факторами, могут быть обратимыми и необратимыми — направленными, длительными и быстротечными, локальными, местного значения, и могут охватывать обширные пространства Земли. В соответствии с конкретными причинами, вызывающими экзогенные сукцессии биогеоценологических систем, они могут быть разделены на:

климатогенные, обусловленные общими изменениями теплового режима или атмосферного увлажнения и захватывающие изменения биогеоценологических систем на обширных территориях; примером служат смены биогеоценологических систем в голоцене на территории современной тайги, хорошо изученные на сменах их растительного компонента;

геоморфогенные, связанные с динамикой рельефа в результате тектонических движений земной коры, развития долин, оврагов и т. д., приводящие к изменениям биогеоценологических систем через преобразование экотопа;

почвенно-грунтовые, связанные с изменением грунтовых вод при подтоплениях речных долин, растекании торфяников, погребении почв речными наилками, вулканическим пеплом или, наоборот, при размыве почвенного слоя атмосферными осадками и др.;

зоогенные, связанные с инвазиями насекомых, взрывами численности и распространением различных животных в биогеоценозы, где их раньше не было, но массовое появление которых и их специфическая работа обуславливают серьезную перестройку структуры и метаболизма биогеоценозов; таковы, например, сукцессии в заповедниках под влиянием усиленного размножения охраняемых животных;

фитогенные сукцессии, вызванные внедрением в биогеоценозы некоторых массовых и быстро размножающихся

видов растений, ранее в этих системах не обитающих, например, сукцессии в водных биогеоценозах Европы под влиянием внедрившейся в них канадской элодеи, или водного гиацинта — красавца, заполнившего многие водоемы и реки Африки и Азии.

Смены биогеоценозов, происходящие под влиянием хозяйственной деятельности человека, едва ли не главная форма современной динамики биогеоценотического покрова Земли. Они исключительно разнообразны, крупномасштабны, быстротечны и глубоко затрагивают все типы биосферы. Они лучше других форм динамики биогеоценозов изучены в своих причинах и следствиях. Особенно широко динамика биогеоценозов этого типа наблюдается при рубках леса, лесных пожарах, осушении болот и заболоченных земель, орошении засушливых территорий, при выпасе домашних животных, внесении удобрений и ядохимикатов. Возникающие при этих сменах новые биогеоценотические системы с иной растительностью, фауной, иным режимом увлажнения, аэрации и т. д., могут быть различной устойчивости вплоть до необратимого состояния к исходному типу. Часто, однако, биогеоценозы, возникшие в результате хозяйственной деятельности человека, после прекращения воздействия на них очень быстро преобразуются в системы, близкие к типу организации исходных природных биогеоценозов. Такие случаи непрерывно протекающих смен исходных биогеоценозов на производные и обратно составляют единый процесс дегрессивно-демутационных смен.

Хотя систематизация форм динамики природных биогеоценозов на основе причин, их вызывающих, чрезвычайно рациональна, поскольку только раскрытие причин, ответственных за исследуемый процесс, может дать ключ к пониманию его и возможность направлять, регулировать его, она не исключает возможности и иной группировки, на другом основании, например, на скорости процесса, как это было предложено Е. М. Лавренко, что также не лишено своего особого научного и практического значения.

МЕЖБИОГЕОЦЕНОЗНЫЕ СВЯЗИ И ИХ МЕХАНИЗМ

Во всех формулировках понятия биогеоценоза, опубликованных в работах В. Н. Сукачева, подчеркивается, что биогеоценоз характеризуется определенным типом обмена веществом и энергией не только между составляющими его компонентами, но и с другими биогеоценозами, как соседними, так и удаленными от него. Действительно, ни один биогеоценоз не существует изолированно от своего окружения, а тесно и разнообразно взаимодействует с ним. Это выражается во взаимном обмене метаболитами, энергией, живыми организмами или их зачатками, разного рода органическими и минеральными веществами. Взаимодействия играют роль важнейшего механизма, обеспечивающего как глобальную целостность биогеоценотической оболочки Земли, так и связанность ее отдельных крупных частей.

Без изучения и оценки межбиогеоценозных связей не может быть правильно исследован и расшифрован и внутрибиогеоценозный метаболизм, поскольку природа любого биогеоценоза, определяется не только особенностями структуры и работы составляющих его компонентов, но не в меньшей степени и воздействием окружающих соседних биогеоценозов. При изменении окружения в любом биогеоценозе не может не перестраиваться как живая часть системы, так и ее экотоп. Очень наглядно изменения такого рода прослеживаются на участках леса, примыкающих к сплошным лесосекам. В разных экотопах и в лесах различного состава и строения изменения в стенах леса носят иной характер и глубину, но происходят всегда довольно быстро и проявляются как в лесной растительности, так и в свойствах экотопа. В обнаженных лесосеками стенах леса резко возрастает освещенность, нагрев воздуха и почвы, ускоряется снеготаяние, уменьшается влажность воздуха и возрастает иссушение верхней толщи почвы, изменяется состав и ускоряется разложение опада, увеличивается количество сухостойных деревьев и их зараженность стволовыми вредителями, сильно изменяется состав травяного покрова, многие формы вообще исчезают из состава группировок или резко сокращают свое обилие, другие, наоборот, появляются и сильно разрастаются. Изменения затрагивают полосу шириной 30—35 м и ока-

зываются настолько значительными и так глубоко затрагивают внутренний метаболизм пограничной с лесосекой полосы леса, что ее, хотя бы временно, приходится относить к иной, производной биогеоценотической системе.

Биогеоценозы — системы открытые не только в вертикальном, но и в латеральном направлениях, и, с одной стороны получают от своего окружения (как соседнего, так нередко и достаточно удаленного) определенные количества энергии и материалов, с другой — выносят значительную массу продуктов внутреннего метаболизма за пределы горизонтальных границ.

Обмен веществом и энергией между биогеоценозами идет благодаря подвижности воздуха и воды, диффузии газов, наличию градиентов тепла и концентраций вещества в почвах и водах, расселению животных, растений, микроорганизмов. Вещество переносится в форме растворов, твердых и газовых частиц различного происхождения, состояния и свойств, энергия — в тепловой, кинетической форме и в форме энергии химических связей органических материалов.

Биогеоценологических систем, ничего не получающих от своего окружения, равно как и ничего не отдающих своим соседям, не существует. Различия касаются лишь масштаба, форм и направления этого обмена. Можно наметить ряд биогеоценозов, отличающихся характером и глубиной внешних связей.

Прежде всего выделяются биогеоценозы, у которых вынос веществ и энергии в другие биогеоценозы, так же как и получение их со стороны, за исключением очень подвижных газовых продуктов обмена, сравнительно незначительны. Это биогеоценозы, занимающие плакорные местоположения; они меньше других зависят от своего окружения и наиболее стабильны во времени.

Другие системы сравнительно мало отдают вещества и энергии, но много и систематически получают из других биогеоценозов. Они приурочены к различным затопляемым местоположениям, в которые с водными потоками периодически вносятся значительные массы минеральных веществ и органических материалов. Таковы, в частности, биогеоценозы заливаемых участков речных пойм, различных замкнутых понижений, низких морских террас, заливаемых приливными водами и занятых лайдами, маршами, манграми. Существование этих биогеоценологических систем находится в теснейшей зависимости от веществ и энергии, приносимых из окружающих водных и сухопутных биогеоценозов.

Отчетливо выделяются также биогеоценозы, много теряющие как твердых, так и растворенных веществ на вынос (сток) в другие биогеоценозы и мало получающие или не получающие от других. Таковы биогеоценозы, приуроченные

к крутым склонам в речные долины или к верхним частям горных склонов. Потери идут здесь за счет сноса органических и минеральных частиц поверхностным стоком и под воздействием гравитационных сил. На длинных и более пологих склонах вынос из биогеоценозов усложняется приносом ряда веществ с поверхностным стоком вод с водоразделов и верхних частей склонов.

С этими категориями биогеоценологических систем очень тесно совпадают типы миграции веществ в почвенной толще, которые были установлены Б. Б. Польшовым под названием эллювиального, супераквального и субаквального.

Перечисленными типами биогеоценологических систем по характеру их внешних связей, конечно, не исчерпывается их разнообразие, даже если не принимать во внимание различные промежуточные и переходные ситуации. Так, С. В. Зонн дополнил схему Б. Б. Польшова выделением особого класса аэральнo-вулканических почв, периодически обогащаемых с поверхности значительными порциями вулканических пепла и шлаков, которые сильно затушевывают и прерывают естественный ход почвообразования, а значит и всего метаболизма биогеоценозов. Возможно, целесообразно также обозначение биогеоценологических систем, расположенных в местах значительного притока веществ, выбрасываемых промышленными предприятиями в различных формах в воздух, воды, почву, которые часто коренным образом перестраивают весь внутренний метаболизм биогеоценозов.

Особенно велика и регулярна межбиогеоценозная миграция веществ, связанная с движениями воздушных масс и воды. При этом газы, участвующие в метаболизме биогеоценологических систем (углекислый газ, кислород), вероятно, лишь в периоды редкой штилевой погоды, и особенно в самых нижних приземных биогеогеогоризонтах, могут реутилизироваться в системах, их порождающих. Благодаря газовой диффузии, а особенно движению воздуха, как кислород, так и углекислота, образовавшиеся в биогеоценозе в процессах фотосинтеза и дыхания, значительной массой всегда рассеиваются в прилегающем пространстве и используются другими биогеоценозами.

То же следует сказать и о поглощенной биогеоценозами воде. Испаренная тем или другим биогеоценозом влага (из почвы или растениями) лишь случайно, где-нибудь в штилевых районах влажных тропиков, может вернуться в него обратно с дождем, туманом или росой. Как правило, влага из биогеоценозов будет далеко уноситься от места выделения ее в атмосферу и поступит в распоряжение других биогеоценозов.

Крайне важным и вместе с тем сравнительно легко наблюдаемым и изучаемым видом межбиогеоценозного обмена

является перенос воздухом и водой материалов растительно-го происхождения: плодов, семян, спор, пыльцы, листьев, стеблей, ветвей и даже целых растений, а также различных растительных метаболитов. Известно, что разнос этих материалов совершается нередко на большие расстояния — десятки, сотни и даже тысячи километров, в зависимости от парусности или плавучести материала, силы ветров, скорости течений и др. Между соседними биогеоценозами обмен материалами растительного происхождения носит закономерный характер и достигает большого масштаба. Изучение разноса растительных материалов в биогеоценозах Подмоскoвья показывает, что при нормальных ветровых условиях из лесного участка с высотой деревьев 20—25 м на соседние луговые биогеоценозы выносятся: на расстояние 80—100 м листья березы, 35—50 м — листья дуба, ивы козьей, 20—25 м — мужские сережки дуба, березы, хвоя сосны, до 10 м от стены леса разлетаются тонкие веточки березы, шишки и мелкие охвоенные ветки сосны, обломки коры. Количество выносимых из леса материалов составляет приблизительно 1/20—1/25 от массы годового опада соответствующих фракций, фиксируемых опадоуловителями под пологом леса. Из березняков выносятся около 80—100 кг листьев в абсолютно сухом состоянии, из сосновых культур — около 70 кг хвои.

Внутри лесных массивов перенос растительных материалов из одного биогеоценоза в другой, за исключением парусных материалов (пыльца ветроопыляемых пород, крылатые семена березы, осины, хвойных и др.), более ограничен в пространстве, чем на стыке контрастных по высоте и структуре систем, таких, как лес — поле, лес — луг. Так, трансекта, заложенная на контакте чистых культур сосны и ели, показала, что полоса взаимного проникновения растительных материалов в этих биогеоценозах ограничивается 12 м. При этом сосновые материалы проникают в еловую посадку в крайне небольшом количестве — около 12% от общей массы опада, тогда как еловые материалы вносятся в сосновую посадку в количестве свыше 57% от общей массы подстилок. Причем посадка ели ниже деревьев сосны на 6 м. Значит, «проницаемость» биогеоценозических систем для материалов из других систем неодинакова, и в приведенном примере еловый биогеоценоз более замкнут, чем сосновый. В горных странах с крутыми и длинными склонами в лесах наблюдается значительный вынос и крупномерных материалов, а именно целых стволов, которые обрушиваются вниз по склонам далеко за пределы материнских биогеоценозов, а накопленные в них вещества становятся достоянием других систем. Энергично в этих условиях происходит снос по склонам подстилочных материалов с поверхностным стоком дождевых и талых вод.

Еще шире материалы растительного происхождения переносятся в биосфере из одних биогеоценозов в другие водными потоками. Перенос осуществляется как между водными биогеоценозами, так и между биогеоценозами суши, сопряженными в пространстве направлением поверхностного стока, и между биогеоценозами суши и разного рода водоемами (озера, моря, океаны). Переносимые материалы имеют различное значение как для систем, их теряющих, так и для систем, получающих, и потому требуют отдельного учета. Мертвые растительные остатки выполняют в них энергетическую роль, увеличивая в получающих системах запас свободной энергии, живые же части растений: плоды, семена, обломки корневищ, способные к укоренению ветви или обломки стеблей, — представляют собой материал также информационного характера и при развитии могут существенно преобразовывать внутренний метаболизм получающей системы.

Большую роль в межбиогеоценозных связях, осуществляемых через перемещение растительных материалов, играют животные. Особенно существенно широко распространенное в природных системах явление переноса плодов и семян многих растений на значительные расстояния птицами, млекопитающими и некоторыми насекомыми в желудках при использовании в пищу, прикрепленными к телу специальными приспособлениями или смешанными с прилипшей к животным грязью. Иногда разносятся животными и некоторые вегетативные части растений. Например, в лесах юга Дальнего Востока изюбры, пробираясь сквозь плотные заросли кустарников и лиан, выносят на своих пышных рогах целые снопы оторванных веток и побегов винограда, актинидий и др.

С водой и по воздуху от биогеоценоза к биогеоценозу легко переносятся также массы микроорганизмов многих животных, а также материалов животного происхождения (пух, перо, шерсть, экскреты) и трупов. Фактов этого рода известно очень много, но в биогеоценологическом отношении они еще не исследованы, количественно не оценены.

Важное значение в межбиогеоценозных связях и обмене имеет активная миграция животных (перелеты птиц, насекомых, кочевка стад млекопитающих, локальные передвижения животных в поисках пищи, удобных гнездовий и укрытий от врагов и др.). С этими перемещениями связывается перенос значительных масс органических материалов из одних биогеоценозов в другие в форме экскретов (часто с живыми семенами и спорами, а также бактериями, грибами, вирусами), трупов и различных животных тканей. Масштаб миграции и по расстояниям, и по массе перемещаемых веществ может быть грандиозным и связывать системы раз-

личных континентов (перелет гигантских туч саранчи, птичьих стай, перемещение стад кочевых млекопитающих и других животных).

Закономерный и постоянный характер в межбиогeoценозных связях носит также пространственный перенос различных твердых минеральных частиц, выдуваемых или смываемых с почв. В системах с хорошо развитым растительным покровом и при спокойном рельефе этот процесс довольно ограничен и в больших масштабах наблюдается только в биогeoценозах пойм, получающих при разливах значительную массу минеральных и органических веществ, смытых или вымытых с прилегающих водоразделов. Но в районах с несомкнутой или разреженной растительностью развевание и размывание почв и перенос твердых частиц почвы по воздуху и с водными потоками из одних биогeoценозов в другие приобретают постоянный характер и большой масштаб (черные бури, смерчи, сели и др.). Перенос такого рода материалов для многих систем может иметь важное биогeoценотическое значение. Так, оседающая на поверхность верховых болот атмосферная пыль приносит такое количество азота и зольных элементов, что совершенно исключает возможность чрезмерного истощения запасов питательных веществ при нарастании торфяников и обуславливает как направление развития болота, так и технические качества образующихся торфяных залежей (табл. 11).

Таблица 11

Поступление и расход азота и зольных веществ на верховом сфагновом болоте с корявой сосной, кг/га
(по Н. И. Пьявченко и З. А. Сибиревой, 1959)

	Всего золы	В том числе				№ общий
		CaO	MgO	K ₂ O	P ₂ O ₅	
Поступает из атмосферы	135	29,8	5,2	14,1	1,6	8,6
Расходуется:						
древесным ярусом	17,2	7,2	0,5	1,2	0,4	2,8
моховым и травяно-кустарниковым покровом	38,4	6,9	3,5	8,8	2,5	13,9

Очевидны, хотя в деталях и недостаточно исследованы, миграции растворов с метаболитами одного биогeoценоза в другой с током воды в водоемах и с верховодкой или с неглубокими грунтовыми водами в почвенной толще сухопутных биогeoценозов. Масштаб этих миграций очень велик и может иметь весьма существенное значение в метаболизме получающих и теряющих систем. По имеющимся данным,

вынос веществ на территории СССР с ионным стоком достигает местами 40—50 т/км² в год и более, а общее количество растворенных веществ, поступающих в океаны со всей суши земного шара, оценивается гигантской величиной в 3300 млн. т. Биогеоценозы суши теряют в год около 720 млн. т растворенных органических веществ. Естественно, что эти вещества, вымытые из почв сухопутных биогеоценозов, становятся ресурсами других, в данном случае водных систем Мирового океана, на миллионы лет покидают поверхность суши и исчезают из превращений и использования в биологических цепях сухопутных биогеоценозов.

ПРОБЛЕМА КЛАССИФИКАЦИИ БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИХ СИСТЕМ

В любой науке разработка классификации объектов является особенно сложной и трудной проблемой. И чем сложнее и динамичнее природа исследуемых объектов, чем меньше сведений о них накоплено наукой, тем труднее оказывается построение их классификаций. Среди природных систем биогеоценозы — несомненно особо сложные и еще мало исследованные образования, и систематизация их встречается на практике наибольшие затруднения. Даже подходы к принципам построения биогеоценологических классификаций еще недостаточно ясны. Как известно, классификации объектов науки могут строиться на разных основаниях и отражать разные свойства их, однако наиболее информативными являются те, которые учитывают коренные специфические особенности классифицируемых объектов. И чем больше этих особенностей будет учитывать классификация, тем естественнее будет ее характер, тем больше задач науки она сможет решать. Опыта конкретного построения биогеоценологических классификаций даже для ограниченного разнообразия биогеоценологических систем пока еще нет, но соображений о путях их разработки сделано уже несколько.

Исходя из многокомпонентности биогеоценозов, одни исследователи считают возможным классификацию их строить путем объединения характеристик растительности, животного мира и среды их обитания в рамках природного районирования, другие — путем расчленения единой биогеоценологической классификации на самостоятельные части, отдельно отражающие черты растительности и экотопов. Оба подхода, однако, не последовательны, поскольку биогеоценоз не сумма характеристик его составляющих, а целостное и качественно-обособленное явление природы, действующее и развивающееся по своим собственным закономерностям, основанное на взаимосвязанном метаболизме его компонентов. Поэтому, чтобы быть действительно биогеоценологической, классификация биогеоценозов должна строиться только как классификация природных единств, а не механической суммы ее составляющих и на основе признаков, присущих этим системным единствам, а не отдельным их компонентам. К сожалению, фактическая база признаков, касающихся матери-

ально-энергетического метаболизма биогеоценологических систем, на котором наиболее целесообразно и принципиально правильно строить систематику разнообразия биogeосферы, еще крайне незначительна, хотя материалы постепенно накапливаются, особенно для лесных биogeоценозов.

Ввиду недостатка прямых данных о масштабе, интенсивности и направлении материально-энергетического метаболизма в различных биogeоценозах Земли при построении биogeоценологических классификаций было предложено использовать ряд косвенных признаков этого метаболизма, легко учитываемых, внешне хорошо выраженных и в то же время ясно и интегрально связанных с главным биogeоценологическим процессом. Таких признаков в биogeоценозах можно найти много, что, несмотря на отсутствие прямых индексов материально-энергетического обмена, дает возможность взаимоконтроля выводов на всех уровнях классификации. Важнейшими из них являются: радиальная мощность биogeоценологических систем, продолжительность и ритмика материально-энергетического метаболизма, накопление биомассы и годичная продуктивность органического вещества, скорость и специфика разложения отмирающего органического материала, масштаб и форма отчуждения части вещества и энергии из текущего обращения с накоплением его в древесине, торфе, гумусе, подстилке, дыхание почвы, соотношение и режимы нисходящих и восходящих токов в почве, ритмика и масштаб привноса в биogeоценозы и выноса из них веществ и энергии при вулканических извержениях, пыльных бурях, разливах рек, с миграциями животных, ветром, стоком вод. Одни из перечисленных признаков касаются крупных сторон обмена, другие, наоборот, деталей, что дает возможность разработать систему биogeоценозов хотя и на разных признаках, но на одном принципе во всех звеньях.

Процесс образования биogeоценологических систем идет на Земле непрерывно с отдаленных геологических времен, но далеко не на всех участках современной биogeосферы встречаются полноразвитые и в полную меру функционирующие биogeоценозы. Даже в оптимальных для жизни условиях водно-теплового режима встречаются участки суши слабо заселенные живыми организмами в силу молодости субстрата: зарастающие аллювии, отмели, осыпи, дюны, лавы, рифы и др. Биogeоценологический комплекс на них еще недоразвит, структура и связи еще не устоялись, обмен выражен неполно, особенно ослаблена роль живых компонентов системы. В связи с этим предложено различать биogeоценозы зрелые, сложившиеся, с хорошо выработанными и действующими через материально-энергетический обмен связями и структурами и биogeоценозы молодые, недоразвитые, находящиеся в процессе становления. Предложено также раз-

личать биogeоценозы по их происхождению — коренные, сформировавшиеся на участке земли в ходе естественного развития и отличающиеся особенно глубокими и устойчивыми адаптациями между компонентами биogeоценоза, и производные, возникающие на месте первых в силу разнообразных нарушений нормального хода развития часто с коренной перестройкой всех взаимодействий и обмена, что особенно резко проявляется в искусственно создаваемых человеком посевах и посадках с применением высокой агротехники — культур биogeоценозах.

Среди естественных биogeоценозов есть состоящие из полного набора биogeоценологических компонентов (атмосферы, литосферы, педосферы, растительности, животного и микробного населения) и отличающиеся поэтому особо сложной структурно-функциональной организацией — полночленные биogeоценозы и биogeоценозы, лишенные какого-нибудь компонента, с обедненной структурой и упрощенным обменом (без почвы, без атмосферы или без растительности) — неполночленные биogeоценозы. Последние закономерны для водного (морского и океанического) сектора биосферы, где нет почвы и атмосферы (биогеоценозы), но встречаются и на суше (например, биogeоценозы птичьих базаров), где нет растительности, если не считать выбрасываемых морем на скалы водорослей, и где поэтому нет сбалансированного *in situ* материально-энергетического обмена между автотрофными и гетеротрофными организмами. К этой же категории неполночленных биogeоценозов следует отнести и прибрежно-водные и торфяно-болотные биogeоценозы, где отсутствует такой компонент, как почва.

Надо, наконец, обратить внимание еще на то, что в таких системах, как лес, луг, болото, автотрофные организмы развиты сплошной и плотной массой и все связи биogeоценологических компонентов в них полностью опосредованы и преобразованы растительностью. Их называют биологически закрытыми биogeоценозами. Им противостоят системы с очень ограниченной массой живого вещества автотрофов, распределенной на хоре не сплошь, а пятнами или диффузно, благодаря чему в них всегда имеют место связи и обмен между участниками биogeоценоза не только преобразованными растительностью, но и прямые, контактные. Такие биogeоценозы 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 биogeоценозов на геологически молодых субстратах. Их относят к биологически открытым биogeоценозам.

Биogeоценологическое разнообразие Земли исключительно велико и рассчитывать на быстрое приведение его в класси-

фикационный порядок на основе типологии обменных процессов между компонентами биогеоценоза не приходится. Слишком мало еще у нас знаний об особенностях биогеоценотического процесса в разных точках земной поверхности. Попытаемся, однако, показать схематически и весьма, конечно, приближенно принципиально возможный путь учета и систематизации биогеоценологических комплексов на примере некоторых подразделений сухопутной части биогеоосферы.

В великом множестве сухопутных биогеоценозов прежде всего следует отметить различия их по толщине, мощности слоя воздуха и почвы, заселенного и переработанного деятельностью зеленых растений, животных и микроорганизмов. Чем толще этот слой и чем гуще, плотнее он заселен организмами, тем больше его биомасса и тем сильнее проявляется роль живого вещества в структурной организации биогеоценозов. Толщина этого слоя колеблется от нескольких сантиметров (на скалах, покрытых накипными лишайниками) и десятков сантиметров (в моховых и лишайниковых тундрах) до одного или нескольких метров (в степях, на лугах, в зарослях кустарников), десятков и даже сотен метров (в системах, образованных древесной растительностью). 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 (1970) при разработке основ геохимической классификации ландшафтов. Конечно, не все подразделения биогеоосферы могут быть различены по данному признаку, но лесные биогеоценозы по нему очень четко и наглядно обособляются от всего остального разнообразия биогеоценотического покрова Земли. Конечно, наивысшая радиальная мощность лесных биогеоценозов не единственная системная особенность их. Она дополняется еще целым рядом важных параметров, углубляющих системную специфику лесного типа биогеоосферы. Лесные биогеоценозы, в частности, отличаются:

1) максимально выраженным отчуждением части вещества и энергии из текущего обращения в виде наивысших запасов живой растительной массы в древесине стволов, ветвей, корней, измеряемой сотнями и тысячами центнеров органического вещества на гектар (сухой вес) против единиц и десятков центнеров в других типах биогеоосферы;

2) резко выраженным преобладанием надземных запасов органического вещества над подземными — в 3—4 раза и более, что четко отграничивает их от степных и пустынных биогеоценозов, где соотношение надземных и подземных масс растений имеет обратный характер: в степях корней больше, чем надземных органов, в 2 раза, в пустынях — в 3 раза и более;

3) максимально измененным в течение круглого года внутренним климатом биогеоценозов и максимально выраженной опосредованностью контактов и связей радиации, воды и газов атмосферы с литосферой и почвой растительным компонентом;

4) хорошо сбалансированным внутри биогеоценозов тепло- и влагообменом: лес не может существовать как при недостатке тепла, уступая место тундровым биогеоценозам, так и при недостатке влаги, уступая место степям и пустыням;

5) повышенной подвижностью почвенных растворов и повышенным выносом части легкорастворимых элементов минерального питания растений с водами за пределы биогеоценозов суши.

Не касаясь биогеоценологических особенностей всего разнообразия систем суши, рассмотрим возможное классифицирование их на примере лучше исследованных с биогеоценологической точки зрения лесных биогеоценозов. Среди признаков, на базе которых возможна систематизация разнообразия лесного типа биосферы, важное место занимает ритмика биогеоценологического обмена.

Отчетливо этот показатель фиксируется в ходе годового развития лесной растительности и в годовом изменении тепла и влаги, но может быть прослежен и в «поведении» других компонентов (фауны, почвы). Диагностическое значение данного признака действительно для всех ступеней биогеоценологической классификации лесов, однако с особенной четкостью его таксономическое значение выступает на самых высоких ступенях классификации. Так, на основе различий в ритмике биогеоценологического обмена среди лесов мира могут быть выделены два подтипа: 1 — леса с равномерно непрерывным в годовом цикле метаболизмом веществ и энергии между всеми компонентами благодаря непрерывному поступлению тепла и влаги; 2 — леса с отчетливо выраженными перерывами в обменных процессах благодаря паузам в притоке тепла и влаги. Первому подразделению отвечают леса постоянно влажных экваториальных и тропических районов Земного шара (гилеи), второму — все леса умеренных широт и та часть лесных биогеоценозов тропического и субтропического поясов Земли, которая испытывает значительные перерывы в поступлении осадков, а в горных системах и тепла.

Оба подтипа лесов очень разнообразны и естественно расчлениаются на многие более однородные по своему биогеоценологическому метаболизму таксоны. Среди лесов первого подтипа (с равномерно непрерывным в году обменом веществ и энергии) хорошо различаются следующие категории.

1. Влажнотропические и экваториальные леса, или гилей, дебри, характеризуются самым равномерным и интенсивным тепло- и влагообменом, высокой первичной продуктивностью и непрерывной в течение года обменной активностью растительного компонента, наиболее интенсивным и глубоким выветриванием почвы в силу непрерывности и мощности нисходящего тока влаги, крайне быстротечным и полным разложением органического опада, не успевающего накапливаться сплошной подстилкой на поверхности почвы, особо богатым, разнообразным и исключительно активным животным населением, плотно заселяющим всю мощную толщу тропических дебрей.

2. Мангровые леса резко выделяются 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 ее субстрат образован морскими илами, всегда пересыщен соленой водой, плохо аэрируется и имеет повышенное содержание сульфатов и хлоридов натрия и сероводорода, обильно насыщающего воду и грунт. В отличие от влажнотропического леса мангровые леса характеризуются бедным видовым составом древесной растительности, монотонностью горизонтального сложения и по характеру обменных процессов стоят на грани сухопутного и водного секторов биогеосферы.

3. Заболоченные тропические леса, или по другой терминологии лесные тропические болота, как биогеоценотические 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 мокрого древесно-травяного торфа иногда значительной мощности.

В таком же ранге могут быть намечены и некоторые другие категории этого подтипа биогеоценотически равномерно функционирующих в течение года лесов.

В лесах с прерывистым биогеоценотическим метаболизмом четко различаются группы гидропериодических и термопериодических лесов в зависимости от причины, вызывающей спад или прекращение функционирования систем. К гидропериодическим лесам, обусловленным периодическим прекращением притока атмосферной влаги, относятся саванные и муссонные тропические леса, отчасти муссонные субтропические. Благодаря непрерывно теплой погоде пауза здесь в биогеоценотическом обмене не имеет характера глубокого и всеобщего оцепенения. Даже наиболее чувствительный к притоку влаги компонент — древесная растительность не

свертывает полностью метаболическую деятельность на сухое время года. К концу сухого периода, когда запасы доступной влаги в почве кажутся совсем исчерпанными, многие растения не сбрасывают листву и продолжают, хотя и замедленно, функционировать. Часто в это время наблюдается обильное цветение деревьев и кустарников и даже рост побегов. Не прекращается совершенно также работа животных и течение почвенных процессов (дыхание почвы, движение растворов, особенно восходящего тока). Во влажные же периоды биогеоценотический обмен здесь разворачивается в масштабах и со скоростями, не уступающими лесам с равномерно непрерывным в течение года метаболизмом.

Иной характер имеет прерывистость биогеоценотического обмена в лесах термопериодических. Она обусловлена сменной теплого времени года холодным. Наступление устойчивых низких температур практически совершенно прекращает биогеоценотическую работу даже вечнозеленых растений, резко сокращает деятельность животного населения (отлет птиц, спячка), сковывает течение почти всех почвенных процессов, работу микроорганизмов, газообмен почвы с атмосферой. Наиболее ярко биогеоценотические особенности лесов этой группы выражены в лесах холодного и умеренно холодного климата Земли с продолжительным снежным покровом и умеренно теплым или теплым вегетационным периодом. К этому подразделению относятся почти все леса Советского Союза. Как биогеоценотические системы они чрезвычайно разнообразны и должны расчленяться еще на многие таксоны в зависимости от продолжительности теплопаузы, от суточного и сезонного режимов биогеоценотического метаболизма, обусловленных фотопериодизмом местности, количеством тепла и влаги, в зависимости от биологической продуктивности, скорости разложения отмирающих органических материалов и т. п. Среди них в первом приближении можно выделить следующие:

1) класс северных лесотундровых и северотаежных лесных биогеоценозов, отличающихся наиболее коротким периодом биогеоценотического метаболизма, низкой годовой продуктивностью органического вещества вследствие недостатка атмосферного и почвенного тепла, малыми запасами органического вещества в древесине несмотря на частично круглосуточный фотосинтез, неглубоким выветриванием грунтов и малым выносом подвижных продуктов почвообразования, особенно в случаях неглубоко залегающей вечной мерзлоты, малой мощностью воздушно-почвенной оболочки, затронутой биогеоценотическим процессом (5—15 м);

2) класс таежных биогеоценозов, отличающихся более длинным периодом активного биогеоценотического метаболизма и большей его интенсивностью, значительно более

высокой годовой продуктивностью органического вещества и большими запасами его в древесине, глубоким выветриванием грунтов и высокой подвижностью химических элементов в почвах благодаря обилию атмосферных осадков и лучшему прогреванию почв, значительным выносом части подвижных продуктов почвообразования, несмотря на довольно интенсивную биологическую аккумуляцию многих из них в верхнем гумусовом горизонте, значительно большей мощностью биогеоценотического слоя (20—30 м) при высокой степени его биологической закрытости и сравнительной горизонтальной однородности;

3) класс широколиственных биогеоценозов с наиболее длинным периодом активного биогеоценотического метаболизма как высшей в данной группе классов годовой производительностью органического вещества и запасами его в древесине; более высокой, чем в предыдущем классе биогенной аккумуляцией многих химических элементов в верхних горизонтах почвы и значительно меньшим выносом их, наибольшей мощностью биогеоценотического слоя при наивысшей его неоднородности как в горизонтальном, так и вертикальном направлениях в силу повышенной биогеоценотической разнокачественности фитомассы.

В классе таежных биогеоценозов Евразии очень ясно разделение на группу формаций вечнозеленой темнохвойной тайги и группу формаций летнезеленой тайги. Первая распространена в областях интенсивного влияния океанов и выделяется наличием фазы «холодного фотосинтеза», существенно удлиняющего период биогеоценотического обмена в системе фитоценоз — атмосфера за счет ранневесеннего и позднесеннего времени года. Характерны также обильный приток влаги как жидких летне-осенних осадков, так и за счет обильных снеговых вод, обеспечивающих глубокое промачивание почв; высокая подвижность почвенных растворов; равномерное в течение всего года сложение растительной массы благодаря вечнозелености главного яруса фитоценозов; особенно глубокое круглогодовое преобразование этим ярусом внутреннего климата биогеоценозов.

Летнезеленая тайга распространена в областях более контрастного континентального режима, с меньшим количеством осадков, особенно зимних. От вечнозеленой тайги отличается: отсутствием фазы «холодного фотосинтеза», резкой сменой в сложении растительной массы благодаря листопадности главного яруса древостоя и в связи с этим резко выраженной периодичностью в трансформации ею внутреннего климата биогеоценозов с разделением на летнюю (сильного влияния) и зимнюю (очень слабого влияния) фазы, относительно слабым промачиванием почв, существенно снижающим подвижность почвенных растворов, особенно в ве-

сеннее и осеннее время года, и вынос их за пределы биогеоценозов.

Наиболее типично перечисленные черты биогеоценотического метаболизма выражены в биогеоценозах, занимающих плакорные местообитания. Во всех остальных случаях наблюдаются различные отклонения в ходе биогеоценотического процесса, обусловленные местным разнообразием в притоке и распределении тепла, света, влаги, минеральных веществ, аэрации почв и т. п. Не имея возможности рассмотреть детально все разнообразие таежных биогеоценозов, приведем в качестве примера только некоторые формации из состава вечнозеленой тайги в условиях равнинного рельефа.

1. Формация плакорной вечнозеленой тайги занимает дренированные водоразделы с суглинистыми почвами и отвечает наиболее «нормальному» для зоны ходу тепла и увлажнения, миграций почвенных растворов, аэрации почв, производительности растительного компонента, скорости разложения отмирающих материалов.

2. Формация вечнозеленой тайги на крутых склонах южной экспозиции от формации плакоров отличается существенно большим количеством тепла, более интенсивной освещенностью, более длинным периодом вегетации растений и общего метаболизма, меньшим увлажнением благодаря усиленному стоку и повышенному расходу воды на эвапотранспирацию, 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 крутосклонных теневых северных экспозиций отличается от плакорных биогеоценозов меньшим количеством тепла, меньшей освещенностью, большей влажностью воздуха, более коротким периодом биогеоценотического метаболизма, менее быстрым разложением органического опада и довольно мощной подстилкой.

4. Формация заболоченных или торфянистых лесов в понижениях или на плохо дренируемых плоских междуречьях и речных террасах выделяется ухудшенным тепло- и воздухообменом в почвах, сильно замедленным движением бедной кислородом почвенной влаги, существенно сниженной продуктивностью древесных пород, замедленным и неполным разложением органического опада с накоплением на поверхности почвы торфянистых прослоек, в почвах — фульвокислот, закисного железа и водорода.

5. Формация пойменной тайги выделяется усложненным биогеоценотическим метаболизмом и обогащенным привносом со стороны минеральных и органических веществ и воды (с весенним или летним половодьем и грунтовыми неглубоко

залегающими водами). Эта формация связана с наиболее плодородными почвами и включает в состав растительного компонента многочисленные высоко требовательные к минеральному богатству виды деревьев, кустарников и трав, образующие сообщества повышенной сложности.

Значительный интерес для разработки принципов биогеоценологической классификации представляет также предложение В. Н. Сукачева (1928) дифференцировать суходольные луга Северо-запада европейской части РСФСР на показателях: вынос — принос минеральных веществ, их запас и влагообеспеченность местообитаний. Все использованные показатели непосредственно связаны с материальным обменом, и выделенные на их основании подразделения лугов соответствуют приведенному подразделению лесных биогеоценозов на уровне формаций. Дифференциация суходольных лугов Северо-запада европейской части СССР (по В. Н. Сукачеву, 1928):

I. Луга областей выноса питательных веществ.

а. Почвы значительного обеднения:

- 1) слабое увлажнение (господство белоуса);
- 2) недостаточное увлажнение (господство сивца лугового);
- 3) достаточное увлажнение (мелкие осоки).

б. Почвы еще достаточно богатые:

- 1) слабое увлажнение (сухие разнотравные луга);
- 2) достаточное увлажнение (влажное разнотравье);
- 3) сильное увлажнение (сырое разнотравье).

II. Луга областей приноса питательных веществ.

- 1) недостаточное увлажнение (сухой листвяг);
- 2) достаточное увлажнение (злаковый листвяг);
- 3) сильное увлажнение:
проточной водой (кочковатый листвяг),
застаивающейся водой (гипновый луг).

Остановимся теперь на другом особо существенном для классификации вопросе о низшей таксономической единице биогеосферы. Согласно предложению В. Н. Сукачева, низшей таксономической единицей биогеоценологического покрова считается тип биогеоценоза, в который объединяются участки земной поверхности, однородные по составу и структуре растительности, животному и микробному населению, по комплексу условий внутренней среды, по материаль-

но-энергетическому обмену между компонентами биогеоценоза и по направлению динамики и восстановительным процессам при разного рода разрушениях.

Выше отмечалось, что границы биогеоценозов, как правило, маркируются границами растительных сообществ, или фитоценозов, однако далеко не всегда тип биогеоценоза, выделяемый на основании всех перечисленных параметров биогеоценозов, будет отвечать типу фитоценоза или растительной ассоциации, выделяемым по сходству отдельных сообществ в составе и структуре растительности. Известно, например, немало случаев высокого сходства растительности водораздельных лесов и высоких уровней пойменных террас или лишайниковых сосняков в климате тайги и в климате лесостепья и других, рассматриваемых в геоботанике в первом случае и качестве конвергирующих, во втором—климатически замещающих растительных ассоциаций.

Пример крайне резкого несовпадения понятий типа биогеоценоза с типом фитоценоза был приведен в литературе применительно к черничным ельникам Родопских гор в Болгарии и в северной тайге Восточной Европы. С фитоценологической точки зрения сходство этих ельников по составу и строю сообществ почти абсолютное и их следует отнести к одной ассоциации, возможно на правах географически замещающих вариантов или субассоциаций, но не больше. С биогеоценологических позиций, учитывающих наряду с растительностью другие компоненты биогеоценоза, и в первую очередь климат и почву, вопрос представляется гораздо сложнее и иначе. Болгарские черничные ельники развиваются в несравнимо более мягком климате, чем северотаежные, с иным радиационным режимом, осадков получают в 1,5—2 раза больше, почвы под ними не промерзают и движение влаги идет в течение всего года. Вследствие этого наблюдается интенсивное выветривание горных пород и образование мощной коры выветривания даже на крутых склонах.

Самая разительная особенность этих ельников кроется в почвах: в них нет оподзоленности, столь типичной для таежных ельников, сильно развит гумусовый горизонт (мощностью 26—35 см) с высоким содержанием гумуса и замечательно выраженной комковато-зернистой структурой. Если почва — зеркало биогеоценозического процесса и если она действительно интегрирует в себе биогеохимическую работу отдельных компонентов биогеоценоза, то указанные резко выраженные особенности почв под болгарскими черничными ельниками не могут не говорить о глубоких отличиях их метаболизма от северотаежных ельников, особенно в части, касающейся разложения органических веществ и их взаимодействий с минеральной частью почвы. Различия эти настолько велики, что вынуждают относить болгарские чернич-

ные ельники и северотаежные черничные ельники не только в разные типы биогеоценозов, но и в разные классы биогеоценологических формаций. Добавим еще, что об особенностях метаболизма болгарских ельников свидетельствует также отсутствие у них смены ели березой и осиной после рубки леса, что очень характерно и постоянно наблюдается в черничных ельниках таежной зоны Евразии и что всегда вносит в ход и характер биогеоценологического обмена в лесу существенные изменения.

Отсюда можно сделать вывод, что при классификации биогеоценозов, близко сходные по растительности, но отличающиеся по состоянию и характеру других компонентов биогеоценозы следует рассматривать как явления разных, а порой 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 фитоценологической точки зрения два участка черничных ельников будут относиться не только к разным ассоциациям, но и к разным формациям, если в одном из них будет господствовать ель европейская, в другом — сибирская. С биогеоценологической точки зрения для различения таких лесов едва ли найдется какое-либо существенное оправдание.

Тип биогеоценоза очень дробная и очень однородная единица биогеосферы по своей структурно-функциональной организации и тенденциям развития, тем не менее участки биогеосферы, объединяемые в один тип биогеоценоза, не являются тождественными, а в определенных пределах варьируют по всем своим признакам и свойствам. Определить пределы этих вариаций — существенно важная, но и трудная задача в общей проблеме классификации биогеоценозов суши.

Разработка классификации биогеоценологических систем в настоящее время находится еще в начальном состоянии и нуждается в накоплении более обширных фактических данных по материально-энергетическому обмену в биогеоценозах Земли. Необходима также одновременная разработка номенклатуры биогеоценологических таксонов и картирование их с целью выявления географических закономерностей биогеоценологического метаболизма.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

С обособлением биogeоценологии в качестве одного из направлений естественных наук оправдалось предсказание В. В. Докучаева о рождении самостоятельной дисциплины о взаимосвязях и взаимодействиях живой и мертвой природы. Однако признание биogeоценологии проходило далеко не гладко. Развиваемые В. Н. Сукачевым идеи биogeоценологии естествоиспытателями были встречены по-разному. Одни исследователи были увлечены ею, поскольку видели в ней принципиально новые возможности для решения сложных биологических и народнохозяйственных проблем и способствовали ее развитию. Другие, наоборот, заняли резко отрицательную позицию и сильно тормозили распространение и развитие биogeоценологических исследований. В связи с этим биogeоценологические исследования на протяжении ряда лет проводились у нас только в одном научном учреждении — Институте леса АН СССР, основателем и руководителем которого был В. Н. Сукачев.

Институт леса с самого основания планировался В. Н. Сукачевым как учреждение биogeоценологического профиля, нацеленное на интегральное исследование сложной природы леса при помощи различных специалистов: лесоводов, ботаников, зоологов, микробиологов, почвоведов, климатологов и др. Для укрепления и развития биogeоценологии работы Института леса сыграли исключительно большую роль: во-первых, в накоплении эмпирических материалов о природе лесных биogeоценозов, во-вторых, в разработке программно-методических вопросов биogeоценологических исследований, в-третьих, в выработке оптимальных форм организации биogeоценологических исследований, в-четвертых, в разработке общих теоретических аспектов биogeоценологии. Кроме того, эти работы имели и большое пропагандистское значение. Они будили интерес научной общественности к изучению сложных природных связей, которые реализуются в биосферных ячейках Земли — биogeоценозах и которые имеют исключительно важное значение не только во всех разделах биологической науки, но и в практике использования восстанавливаемых природных ресурсов.

Постепенно число сторонников биогеоценологии росло, ее идеи стали находить отклик во многих разделах естественных наук: эволюционном учении, физической географии, геоботанике, зоологии, лесоводстве, почвоведении, океанологии, а также в математике.

В настоящее время биогеоценологию рассматривают как одно из ведущих направлений биологических наук. Она успешно развивается как в части общей теории, так и в части натурного исследования природных и искусственно созданных человеком биогеоценозов. Натурные исследования сейчас ведутся во всех природных зонах страны и охватывают биогеоценотические системы тундр, лесов, болот, степей, пустынь, альпийских лугов, криволесий. В ходе этих исследований накапливаются значительные материалы по структурно-функциональной организации различных типов биосферы, их продуктивности, динамике и др., что дает возможность уже сейчас наметить ряд количественно выраженных географических закономерностей биогеоценотического покрова суши по таким существенным, интегрального значения, параметрам, как продуктивность органического вещества и накопление энергии, масса опада и запасы подстилки, скорость разложения мертвого органического материала, миграции минеральных веществ между растительностью и почвой, особенности состава и численности почвенных беспозвоночных и др.

Значительные успехи достигнуты также в разработке теоретических аспектов биогеоценологии. Выдвинуты и обоснованы многие новые понятия, уточнены и углублены прежние. В многочисленных публикациях поднимаются и рассматриваются такие важные вопросы, как понятие организации биогеоценотических систем и ее механизмы, закономерности пространственного перемещения в толще биогеоценозов масс вещества и потоков энергии, вертикальных и горизонтальных границ биогеоценозов, соотношение понятий биогеоценоза с элементарными ландшафтными категориями и понятием экосистемы зарубежных авторов; вопросы классификации биогеоценозов, их динамики, целостности и устойчивости; вопросы математического описания и моделирования биогеоценотического процесса и функциональной структуры биогеоценозов. Значительный интерес и новизну представляет разработка вопросов о ходе эволюционных преобразований биогеоценотических систем в направлении большей упорядоченности в организации и работе их компонентов. Делаются попытки анализа свойств и особенностей биосферы как целостной и тесно связанной общепланетарной системы и одновременно окружающей среды.

Расширение биогеоценологических исследований и рост интереса к разработке теоретических аспектов биогеоценоло-

гии в настоящее время объясняются заложенными в биогеоценологии возможностями оптимизировать взаимоотношение человечества и природы при использовании природных ресурсов, особенно живых, восстанавливаемых, и почвы. Действительно, расшифровывая природные связи и взаимодействия между живыми и косными компонентами биогеосферы, биогеоценология объективно позволяет с достаточной достоверностью прогнозировать последствия вмешательства человека в ход природных процессов; направленно регулировать связи и взаимодействия компонентов биогеоценозов для получения наиболее высокого и разносторонне выгодного хозяйственного эффекта, особенно в части биологической продуктивности системы и сохранения или увеличения ее производительных потенций; правильно, оптимально решать вопросы о наиболее целесообразном хозяйственном использовании материально-энергетических ресурсов биогеосферы и ее конкретных частей. Подобный анализ причинно-следственных взаимодействий в биогеоценологических системах исключительно важен для нашего планового социалистического хозяйства, особенно для лесоводства, рыбного хозяйства, гидромелиорации и орошения засушливых территорий, поскольку недоучет или неправильная оценка здесь связей живых и косных компонентов биогеоценоза могут отрицательно сказаться иногда через многие годы, когда допущенные ошибки исправить будет трудно и дорого. При этом неблагоприятные последствия могут проявиться не только непосредственно там, где проведено то или иное хозяйственное мероприятие, но и в связанных с ним порой очень сложными путями других хозяйственных угодьях: на полях, сенокосах, пастбищах, в охотничьих хозяйствах, на нерестилищах рыб и пр. усилением водной и ветровой эрозии, изменением гидрологического режима водоразделов и рек, разрушением кормовых ресурсов и др.

В ближайшей перспективе среди крупных задач изучения биогеоценологического покрова Земли следует отметить, прежде всего, необходимость форсированного изучения структурно-функциональной организации и энергетики биогеоценозов как систем, получающих и преобразующих определенные количества веществ и энергии в живой массе растений, животных и микроорганизмов. Эта, кратко изложенная и до некоторой степени исчерпывающая генеральную тематику, биогеоценологическая задача включает обширную программу получения точных данных о составе, структуре и динамике растительного и животного компонентов, физико-химических и биологических характеристик почвы, соляного режима, увлажнения, тепла, выявления трофических уровней, первичной и вторичной продуктивности, ее фракционного состава, калорийности, химизма, количества отмирающей био-

массы, скорости ее разложения и ряда других. Получение числовых параметров исследуемых биогеоценологических систем составляет необходимое условие для решения указанной общей задачи.

Принимая во внимание, что в прошлом биогеоценологические исследования осуществлялись, главным образом, на доминирующих по площади плакорных местообитаниях, где процессы обмена веществ и энергии в биогеоценозах наиболее сбалансированы, предстоит вовлечь в исследования биогеоценозы, связанные с местоположениями, где материально-энергетический метаболизм систематически нарушается ощутимым выносом части веществ и энергии или, наоборот, систематическим или периодическим привнесом их со стороны, из других, порой очень удаленных, систем (пойменные биогеоценозы, биогеоценозы различных западин, склонов различной экспозиции и крутизны). В сравнении с ними ярче и полнокровнее выявятся и биогеоценологические особенности плакорных систем.

Определение любых параметров биогеоценозов должно быть развернуто в годичных и многолетних режимах. Так, применительно к лесам должны быть исследованы структура и работа лесных биогеоценозов в возрастном разрезе доминирующей древесной породы и в ходе сукцессионных изменений в специально подобранных рядах, например, заболачивания лесов на водоразделах, рядах, связанных с поднятием базиса эрозии и выхода на дренаж участков речных пойм. Актуальным в отдельных случаях может быть исследование сукцессий биогеоценозов в процессе массового размножения различных фитофагов на пожарищах и лесосеках.

На лугах особенно актуальными представляются исследования перемен в структуре и функционировании луговых биогеоценозов в сезонном разрезе и в связи с сенокосением и обеднением почвы в результате выноса массы минеральных веществ, в частности азота, с урожаем трав.

Исключительный интерес будут представлять исследования внутренней структуры и внутренних взаимоотношений среди живых компонентов биогеоценозов и их влияние на общую организацию биогеоценологических систем. Каждый компонент в биогеоценозе выполняет, в общем, какую-то одну генеральную функцию, но действие его отдельных составляющих в биогеоценозе не интегрально и хотя и не разнонаправленно в смысле движения вещества и энергии, но по степени и форме воздействия может быть очень различным. Особенно это касается гетеротрофного блока биогеоценозов, представленного огромным разнообразием жизненных форм, весьма часто очень контрастных по способам добычи энергии и по используемым кормам.

Для правильного понимания потоков вещества и энергии недостаточно подразделять гетеротрофные организмы только на консументы и деструкторы, поскольку среди тех и других имеются многочисленные группы, работающие на чрезвычайно разнокачественных материалах и потому играющие в структурно-функциональной организации биогеоценозов различную роль. Правильнее всего анализ биогеоценотической работы живой части биогеоценозов доводить до видового уровня, поскольку каждый вид в системе занимает специфическое, ему одному присущее, место или нишу и выполняет работу, отличную от других.

Важно также исследование механизмов взаимоотношений между видами и популяциями растений, животных, микроорганизмов, которые регулируют численность, жизненность и устойчивость видового состава биогеоценозов и их общую организацию.

При исследовании функциональной структуры биогеоценозов особое внимание будет привлекать выделение и оценка, с одной стороны, цепей питания как каналов передачи вещества и потерь энергии от первичных продуцентов ко всей трофически взаимосвязанной сети различных консументов и деструкторов, с другой стороны, консорциев, объединяющих группы организмов, связанных с кормовым растением топическими и трофическими связями. Если о цепях питания, преимущественно в качественном плане, уже имеются упоминания в литературе и в ряде случаев основательная эмпирическая разработка их, то о консорциях фактические материалы ничтожно малы, и проблема, по существу, не вышла еще за пределы общей постановки вопроса.

В связи с тем, что природных систем, не затронутых деятельностью человека, становится все меньше, а в пределах европейской части СССР, Урала, юга Сибири и Дальнего Востока, вероятно, и вовсе нет, в программу биогеоценологических исследований должен быть включен вопрос об изучении сдвигов в структурно-функциональной организации биогеоценозов под влиянием хозяйственной деятельности человека. Так, в лесах под влиянием рубок древостоев разного назначения и формы коренным образом преобразуется эдификаторная сингузия лесного биогеоценоза, а через нее и общая организация его. При этом специальный интерес представляет вопрос, насколько перестройка растительного компонента синхронно и интенсивно сказывается на изменении других компонентов биогеоценоза, в частности почвы, скорости биологических процессов в почве, животного населения и ряда других, в связи с изменением освещения, тепла, увлажнения, движений воздуха и т. п.

На лугах особое внимание должны привлечь сдвиги в составе растений, животного населения, почвенных условий

и деструкционных процессов, вызываемые выпасом домашних животных, на болотах — трансформация гидрологических условий в долинах и на водосборах и преобразование состава и продуктивности биоты после осушки и сброса избытка воды.

Большой интерес среди задач биогеоценологии представляет также анализ перестройки организации биогеоценозов под влиянием рекреационной деятельности человека в окрестностях крупных городов, курортов и вдоль туристских маршрутов. Важное место в программе исследований должно занять изучение изменений биогеоценозов под влиянием нарастающей загазованности и задымленности атмосферы со стороны фабрично-заводских комплексов, железных дорог и др. Особенно это существенно для лесных биогеоценозов.

В ближайшей перспективе расширятся исследования материально-энергетического обмена между различными биогеоценозами, в первую очередь между соседними, связанными вектором стока поверхностных и внутрипочвенных вод или сносом минерального материала в силу законов гравитации (особенно на крутых горных склонах), латеральным газообменом или, наконец, переносом различных органических материалов ветровыми потоками, а также перемещением животных. Эти исследования, важность которых неоднократно отмечал В. Н. Сукачев, еще очень незначительны, но без них невозможно до конца раскрыть особенности внутрибиогеоценозных взаимодействий. Особенно важны эти исследования для биогеоценозов в горных странах, в долинах рек, а также в степной зоне.

При всех биогеоценологических исследованиях важное место будут занимать вопросы классификации биогеоценозов как целостных биокосных систем, поскольку без разработки классификации на биогеоценотической основе, т. е. на типологии обмена веществом и энергии, почти невозможно внедрение результатов биогеоценологических исследований в практику народного хозяйства. Этот же вопрос имеет первостепенное значение для решения той интересной задачи биогеоценологии, которая выдвинута акад. Е. М. Лавренко: зафиксировать состояние биогеоценотического покрова СССР на конец семидесятых — начало восьмидесятых годов текущего столетия в форме биогеоценотической карты СССР.

Специальный интерес будет иметь также разработка географических аспектов биогеоценологии, в частности вопросы о пространственно сопряженных системах биогеоценозов, представление о которых выдвинуто недавно Ю. П. Бялло-вичем.

В последнее время актуальной становится разработка географических аспектов биогеоценологии, практически пока не затронутых исследованиями. Между тем биогеоценотический

покров подобно растительному и почвенному покровам планеты не может не испытывать воздействия географических факторов, образующих тот внешний фон, на котором и в зависимости от которого в биогеоценозах разворачиваются материально-энергетические взаимодействия живых и косных компонентов. Наибольшее значение в географии биогеоценотического покрова имеет дифференциация поверхности Земли по гидротермическому режиму. На материковых равнинах это приводит к широтно-зональным и меридиональным изменениям биогеоценотического метаболизма, в горных местностях — вертикально-поясным. Эти изменения могут быть прослежены как на особенностях самого метаболизма (интенсивность, продолжительность, ритмика), так и его последствий (биологическая продуктивность, накопление энергии, вынос веществ), или структурных характеристиках биогеоценозов.

Для отражения географических закономерностей биогеоценотического покрова необходима разработка системы его пространственных единиц, основанных на материально-энергетической сопряженности (межбиогеоценозных связях) объединяемых биогеоценотических систем. Разработка таких единиц начата только в самое последнее время и сделаны пока первые шаги. Полнее всего они рассмотрены Ю. П. Бялловичем (1973), который, разбирая эту проблему, предложил понятие «биогеосистемы», объединяющее биогеоценозы, эффективно связанные друг с другом латеральными влияниями и потоками веществ и энергии (биогеопотоками). В отличие от вышерассмотренных типологических единиц биогеоценологии биогеосистемы могут объединять биогеоценозы, резко несходные по своему внутреннему строю и функционированию, например, такие контрастные, как лесные и болотные, лесные и луговые биогеоценозы, связанные в пространстве или вектором стока воды, химических элементов, теплообменом, или обменом органическими материалами с воздушными массами и пр.

Для горных условий вопросы пространственной сопряженности биогеоценозов в различные по рангу системные комплексы на основе латерального перемещения веществ и энергии по вектору стока почвенных вод недавно были рассмотрены С. В. Зонном и Т. Ф. Урушадзе (1974).

Решение географических аспектов биогеоценологии имеет не только большой научный интерес, но и важное практическое значение. Они выводят биогеоценологию на прямой контакт с решением задач агролесомелиорации, осушки заболоченных пространств, рационализации землепользования, учета и планирования использования возобновимых ресурсов биогеосферы и т. д. Уже в ближайшее время следует ожидать значительного усиления этого направления исследований.

Биогеоэценологический подход к изучению законов природы и их соотношения с практической деятельностью людей, получающий все большее распространение, выдвигает не только новые проблемы, но и вызывает необходимость пересмотра старых давно решаемых вопросов. Выше уже не раз указывалось, что биогеоэценологический подход к анализу растительности, животных и других компонентов биогеоэценозов требует рассмотрения их в ином ключе, чем это делается обычно в зоологии или ботанике. Пересматриваются нередко также и методические приемы. Так, изучение биогеоэценологического метаболизма и энергетики биогеоэценозов, занимающих центральное положение среди задач биогеоэценологии, заставило перестроить программу и методы изучения биологической продуктивности земель, подробно детализировать фракционный состав фитомассы, ее прироста, химизма, калорийности, и значения в обменных процессах растительности с другими компонентами биогеоэценозов.

В связи с внедрением идей биогеоэценологии в практику по-новому встают сейчас вопросы охраны живой природы. Охрана любого вида животных, как бы тщательно она не проводилась, какими бы суровыми запретами не сопровождалась, не достигнет цели, если не будут одновременно сохраняться те биогеоэценологические системы, в которых охраняемые виды находят необходимый корм, защиту от врагов, благоприятные условия для размножения и пр.

В заключение необходимо отметить, что идеи биогеоэценологии проникают не только в естественные, но и в технические науки и в технологию промышленного производства. Так, в последнее время в связи с проблемой охраны окружающей среды все чаще поднимаются вопросы так называемой экологизации промышленности и создания безотходных производств с возможно более полной реутилизацией и использованием промежуточных и отработанных продуктов промышленной технологии, подобно безотходной работе природных биогеоэценологических систем. Возникает необходимость создания особого научного направления — инженерной экологии, способной эколого-системные задачи решать инженерными средствами.

Идеи биогеоэценологии входят важными составляющими в теорию создания искусственных закрытых экологических систем. Разработка таких систем имеет особое значение для создания космических кораблей с предельно полным круговоротом веществ и непрерывной регенерацией пищи, воды, кислорода для обеспечения жизни и работы человека в космосе в течение неопределенно долгого времени. Таким образом, сугубо «приземная» биогеоэценология как бы обретает крылья и разработкой своих наземных идей способствует решению сложных космических проблем.

- Аболин Р. И. Опыт эвигенологической классификации болот. — «Болотоведение», 1914, № 3.
- Александрова В. Д. Динамика мозаичности растительных сообществ пятнистых тундр в арктической Якутии. — В кн.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир, 1970.
- Аристовская Т. В. Микрофлора как важнейший компонент биогеоценоза. — «Лесоведение», 1967, № 4.
- Аристовская Т. В. О некоторых аспектах геохимической деятельности почвенных микроорганизмов как составной части биогеоценоза. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М., «Наука», 1973.
- Афанасьева Е. А. Черноземы Среднерусской возвышенности. М., «Наука», 1966.
- Базилевич Н. И., Родин Л. Е. Продуктивность и круговорот элементов в естественных и культурных фитоценозах. — В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. М., «Наука», 1971.
- Биосфера. Пер. с англ. М., «Мир», 1972.
- Бяллович Ю. П. Биогеоценотические горизонты. — «Сборник работ по геоботанике, ботанической географии, систематике растений и палеогеографии». М., изд. МОИП, 1960.
- Бяллович Ю. П. Системы биогеоценозов. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М., «Наука», 1973.
- Вернадский В. И. Биосфера. М.—Л., 1926.
- Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М., «Наука», 1965.
- Вильямс В. Р. Агрономия. — В кн.: Техническая энциклопедия, т. 1. М., 1927.
- Вотинцев К. К. Химическая денудация в бассейне Байкала и роль ее продуктов в осадконакоплении в озере. — В кн.: Донные отложения Байкала. М., «Наука», 1970.
- Второв П. П. Проблемы изучения наземных экосистем и их животных компонентов. Фрунзе, 1971.
- Высоцкий Г. Н. Учение о лесной пертененции. Л., 1915.
- Высоцкий Г. Н. Ергеня. Культур-фитологический очерк. — «Труды Бюро прикладной ботаники», 1915, т. 8, № 10—11.
- Гаранин В. И. О значении амфибий и рептилий в биогеоценозах. — В кн.: Средообразующая деятельность животных. М., Изд-во Моск. ун-та, 1970.
- Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания. М., Изд-во АН СССР, 1949.
- Гиляров М. С. Почвенный ярус биогеоценозов суши. — «Успехи современной биологии», 1968, т. 66, вып. 1 (4).
- Голлербах М. М., Штина Э. А. Почвенные водоросли. М., «Наука», 1969.
- Григорьев А. А. О взаимосвязи и обусловленности компонентов географической среды и о роли в них обмена веществ и энергии. — «Изв. АН СССР. Сер. геогр.», 1956, № 4.

- Динесман Л. Г. Позвоночные животные в лесных биогеоценозах. — В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М., «Наука», 1964.
- Докучаев В. В. Учение о зонах природы. СПб., 1898.
- Докучаев В. В. Место и роль современного почвоведения. — «Ежегодник по геологии и минералогии России», 1898, вып. 10.
- Дылис Н. В. О структуре консорций. — «Жури. общ. биологии», 1973.
- Дылис Н. В. Структура лесного биогеоценоза. — «Комаровские чтения», 21. М., «Наука», 1969.
- Дылис Н. В. Биосфера, ее свойства и особенности. — «Изв. АН СССР. Сер. биол.», 1969, № 4.
- Забелин К. М. Физическая география и наука будущего. М., Географгиз, 1963.
- Злотин Р. И. Влияние массовых размножений зеленой дубовой листовертки на продуктивность лесостепных дубрав. — В кн.: Средообразующая деятельность животных. М., Изд-во Моск. ун-та, 1970.
- Зонн С. В. Почва как компонент лесного биогеоценоза. — В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М., «Наука», 1964.
- Камшилов М. М. Биотический круговорот. М., «Наука», 1970.
- Ковда В. А. Почвоведение и продуктивность биосферы. — «Вестн. АН СССР», 1970, № 6.
- Козловская Л. С. Роль почвенных беспозвоночных в трансформации органических веществ в болотных почвах таежной зоны. М., «Наука», 1975.
- Комаров В. Л. Смысл эволюции. — «Дневник 1-го Всерос. съезда русских ботаников», 1921.
- Курчева Г. Ф. Роль беспозвоночных животных в разложении дубового опада. — «Почвоведение», 1960, № 4.
- Лавренко Е. М. О фитогеосфере. — «Вопросы географии», 1949, вып. 15.
- Лавренко Е. М. О мозаичности степных растительных ассоциаций, связанной с работой ветра, и жизнедеятельности караган. — «Вопросы географии», 1951, сб. 24.
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.—Л., 1925.
- Николюк В. Ф., Гельцер Ю. Г. Почвенные простейшие СССР. Ташкент, 1972.
- Носова Л. М., Дылис Н. В. Опыт определения сравнительной скорости разложения органических веществ в лесных биогеоценозах. — «Лесоведение», 1972, № 4.
- Одум Ю. Основы экологии. Пер. с англ. М., «Мир», 1975.
- Панфилов Д. В. Географическое распространение функционально биоценологических групп насекомых на территории СССР. — В кн.: Зональные особенности населения наземных животных. М., 1966.
- Перельман А. И. Геохимия ландшафта. М., «Высшая школа», 1966.
- Полынов Б. Б. Учение о ландшафтах. Избр. труды. М., Изд-во АН СССР, 1956.
- Пономарева С. И. Влияние жизнедеятельности дождевых червей на создание структуры дерново-подзолистой почвы. — «Труды Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева АН СССР», 1953, т. 41.
- Пьявченко Н. И. Биологический круговорот азота и зольных веществ в болотных лесах. — «Почвоведение», 1960, № 6.
- Пьявченко Н. И., Сибирева З. А. О роли атмосферной пыли в питании болот. — «ДАН СССР», 1959, т. 124, № 2.
- Работнов Т. А. О консорциях. — «Бюл. МОИП. Отд. биол.», 1969, т. 74, вып. 4.
- Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938.
- Рафес П. М. Беспозвоночные фитофаги в лесном биогеоценозе. — В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М., «Наука», 1964.

- Ремезов Н. П., Быкова Л. Н., Смирнова К. М. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах европейской части СССР. М., Изд-во Моск. ун-та, 1969.
- Ремезов Н. П. О роли биологического круговорота элементов в почвообразовании. — «Почвоведение», 1956, № 7.
- Ремезов Н. П., Погребняк П. С. Лесное почвоведение. Л., «Лесная промышленность», 1965.
- Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов азота в основных типах растительности земного шара. М.—Л., «Наука», 1965.
- Ротшильд Е. В. Мозаичность растительного покрова пустыни, возникающая под влиянием деревьев и кустарников. — «Бот. журн.», 1960, т. 45, № 12.
- Соколов Д. Ф. О значении кивсяков и муравьев в трансформации органического вещества под лесными насаждениями в условиях сухой степи. — «Бюл. МОИП. Отд. биол.», т. 12, № 5.
- Сочава В. Б. Вопросы классификации растительности, типологии физико-географических фаций и биогеоценозов. — «Труды Ин-та биологии Уральск. филмала АН СССР», вып. 27. Свердловск, 1961.
- Сукачев В. Н. Введение в учение о растительных сообществах. СПб., 1915.
- Сукачев В. Н. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию), 4-е изд. М.—Л., 1928.
- Сукачев В. Н. Основы теории биогеоценологии. — «Юбилейный сборник АН СССР, посвященный Великой Октябрьской социалистической революции». М.—Л., 1947.
- Титов И. А. Последствия жизнедеятельности растительных сообществ. М., 1934.
- Тишлер В. Сельскохозяйственная экология. М., «Колос», 1971.
- Ткаченко М. Е. Общее лесоводство. М., 1939.
- Ходашева К. С. О географических особенностях структуры населения наземных позвоночных животных. — В сб.: Зональные особенности населения наземных животных. М., «Наука», 1966.
- Чагина Е. Г. О балансе углерода при разложении опада в кедровниках Западного Саяна. — «Вопросы лесоведения», т. 1. Красноярск, 1971.
- Человек и биосфера. Ростов н/Д, 1973.
- Muller D., Nielson J. Production brute, pertes par respiration et production nette dans la foret ombrophile tropical. — «Det forstlige Forsogsvae son», 1965, vol. 29, N 2.
- Rowe J. S. Can we find a common platform for the different schools of forest type classification? — «Sylva Fennica», 1960, N 105.
- Schmithusen J. Allgemeine vegetationgeographie. Berlin, 1961.
- Tansley A. D. The use and abuse of vegetational concept and terms. — «Ecology», 1935, vol. 16, N 3.
- Thienemann A. Grundzüge einer allgemeinen. — «Oekologie. Arch. Hydrobiol.», 1939, vol. 35.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава I. Биосфера, ее свойства и особенности	6
Глава II. Биогенез — элементарная ячейка биосферы	14
Глава III. Структурно-функциональная организация биогенетических систем и ее анализ	23
Глава IV. Растительность как компонент биогенеза	45
Глава V. Животное население как компонент биогенеза	61
Глава VI. Микроорганизмы как участники биогенетических систем	73
Глава VII. Атмосфера как компонент биогенезов суши	85
Глава VIII. Почва как компонент биогенезов суши	98
Глава IX. Устойчивость и динамичность биогенезов	111
Глава X. Межбиогенетические связи и их механизм	121
Глава XI. Проблема классификации биогенетических систем	128
Глава XII. Современное состояние и перспективы развития биогенетических исследований	140
Литература	148

Николай Владиславович Дылис
ОСНОВЫ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ

Зав. редакцией *И. И. Щехура*
Редактор *О. В. Апенъева*
Художественный редактор *Н. Ф. Зыков*
Обложка художника *И. П. Ефимова*
Технический редактор *Е. Д. Захарова*
Корректоры
В. П. Кададинская, И. С. Хлыстова

Тематический план 1977 г. № 102
ИБ № 222

Сдано в набор 22/II 1977 г. Подписано
к печати 29/XII 1977 г. Л-86524 Формат
60×90^{1/16} Бумага тип. № 1 Усл. печ. л. 9,5
Уч.-изд. л. 9,64 Изд. № 4 Зак. 72
Тираж 5730 экз. Цена 35 коп.

Издательство Московского университета.
Москва, К-9, ул. Герцена, 5/7.
Типография Изд-ва МГУ. Москва, Ленинские горы