

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	6
Коровин В.В. <i>Науки юношей питают</i>	8
Коровин В.В. <i>Преподавание общей биологии в лесных вузах</i>	12
Романовский М.Г., Завидовская Т.С., Аксенов П.А. <i>Особенности функционирования лесных биогеоценозов</i>	15
Романовский М.Г. <i>Речные террасы</i>	29
Лесоведение, лесоводство и таксация леса	
Лакида П.И., Василишин Р.Д., Слюсарчук В.В., Василишин О.Н. <i>Модели и нормативно-справочные таблицы для оценки надземной фитомассы древостоев главных лесообразующих пород Украинских Карпат</i>	34
Матушевич Л.М., Лакида П.И. <i>Особенности таксационной структуры лесного фонда Восточного Полесья Украины</i>	39
Мельник П.Г., Пронина О.В. Станко Я.Н., Дюжина И.А. <i>Влияние географической изменчивости на продуктивность и физико-механические свойства древесины ели</i>	45
Погуляй К.С., Заварзин В.В. <i>Качественные и количественные характеристики лесов Калужской области по материалам государственной инвентаризации лесов</i>	52
Пушкин А.А., Ильючик М.А. <i>Ресурсная оценка поврежденных лесных насаждений на основе использования материалов космической съемки и ГИС-технологий</i>	58
Рубцов М.В., Глазунов Ю.Б., Николаев Д.К. <i>Восстановление ели под пологом культур сосны на суглинистых почвах в центре Русской равнины</i>	64
Рыбакова Н.А., Рубцов М.В. <i>Семеношение ели под пологом южнотаежных березняков</i>	73
Сопушинский И.Н., Мельник П.Г. <i>Качественные характеристики декоративной древесины клена-явора (<i>Acer pseudoplatanus</i> L.) и ясеня обыкновенного (<i>Fraxinus excelsior</i> L.)</i>	79
Лесные культуры, селекция, генетика и биотехнология	
Васильева Г.В. <i>Семенная продуктивность гибридов кедрового стланика на северном макросклоне хребта Хамар-Дабан</i>	85
Гостев К.В., Гаврилова О.И., Гостев В.А. <i>Применение холодного плазменного спрея для предпосевной обработки семян сосны обыкновенной</i>	90
Грюнталь Е.Ю. <i>Генотипическая вариация радиального прироста и его изменчивости в лиственничниках Северо-Востока Евразии</i>	96
Жук Е.А. <i>Рост клонов кедрового стланика различного географического происхождения на юге Томской области</i>	101
Залывская О.С., Бабич Н.А. <i>Зимостойкость и морозоустойчивость интродуцентов</i>	105
Иванов Ю.В., Пашковский П.П., Карташов А.В., Иванова А.И., Савочкин Ю.В. <i>Морфогенез осевых органов сеянцев сосны и ели при действии света различного спектрального состава</i>	110

ПРЕДИСЛОВИЕ

У Вас в руках юбилейный сотый номер журнала «Лесной вестник». Первый вышел в свет в сентябре 1997 г. За прошедшее время в этом периодическом издании были опубликованы работы ведущих ученых, оставивших яркий след в науке о лесе, учеников и последователей этих ученых. Журнал выпускает Московский государственный университет леса, но в нем публикуются труды научных и учебных заведений всей России. Редакционный совет журнала чутко реагирует на тенденции современной лесной науки. Здесь регулярно публикуются материалы внутрисоссийских и международных научных конференций и съездов.

Популярность и авторитет «Лесного вестника» выросли после того, как в 2003 г. он был включен в перечень утвержденных ВАК РФ изданий, в которых публикуются основные научные результаты, отражаемые в диссертациях на соискание ученых степеней (инженерно-агропромышленные специальности, управление, вычислительная техника и информатика). Изначально черно-белая печать в 2011 г. сменилась на полноцветную.

Редакционный совет приветствует всех авторов статей в «Лесном вестнике» и желает успехов в научной и педагогической деятельности, направленной на благо леса России.

В Московском государственном университете леса при кафедре селекции, генетики и дендрологии в течение восьми лет работает межинститутский постоянно действующий семинар «Производственный процесс и структура деревьев, древесин и древостоев». Сопредседатели семинара – профессор каф. селекции, генетики и дендрологии МГУЛ доктор биологических наук В.В. Коровин и главный научный сотрудник ИЛАН РАН, доктор биологических наук М.Г. Романовский. Данный номер «Лесного вестника» посвящен публикации докладов, заслушанных и обсужденных на последних заседаниях семинара.

Начиная с первого заседания, состоявшегося в 2006 г., и до последнего в 2014 г. организационные принципы семинара не изменились. Цель его – детальное и всестороннее обсуждение конкретных исследований в области селекции и генетики древесных растений, дендрологии, лесоведения, ботанического и технического древесиноведения и смежных с перечисленными наук. Семинар позволяет соискателям научных степеней, молодым ученым, а также аспирантам и студентам в неформальной обстановке апробировать результаты исследований, выслушать критические замечания и получить помощь опытных коллег.

Для стимулирования студенческих научных исследований наш семинар четвертый год подряд организует конкурс научных работ. Спонсор этого конкурса и участник семинара Р.В. Щекалев обеспечивает награждение победителей ценными подарками.

Работа семинара проходит в не лучшие времена, однако руководители семинара и его участники стремятся продолжить традиции нашей науки, уверенные, что страна переживет период упадка и отечественные наука и образование выйдут на достойный уровень.

В период с 16 по 21 сентября 2013 г. Московский государственный университет леса совместно с Ижевской государственной сельскохозяйственной академией и Министерством лесного хозяйства Удмуртской Республики проводили в г. Ижевске XIII Международную конференцию молодых ученых «Леса Евразии – Удмуртский лес», посвященную 310-летию Государственного управления лесами в России и 70-летию Ижевской государственной сельскохозяйственной академии.

Стартовав на Мытищинской земле в 2001 г., конференция «Леса Евразии» ежегодно проводится в разных странах: России, Беларуси, Польше, Финляндии, Украине, Венгрии и Литве.

Главные цели конференции – сохранение и развитие отечественных научно-педагогических школ, ознакомление молодых специалистов с новейшими тенденциями в различных областях лесной отрасли и ведением комплексного лесного хозяйства экологически щадящими методами с применением последних достижений в области молекулярной биологии, генетики и биохимии, с инновационными методами сохранения биологического разнообразия лесных экосистем, технологиями переработки древесины и ее отходов в Удмуртии, их применением в научно-исследовательской работе и учебном процессе.



В конференции приняли участие более 100 ученых и специалистов из 10 стран: России, Беларуси, Украины, Казахстана, Абхазии, Италии, Германии, Польши, Ирана и Швейцарии. Следует отметить, что географический разброс российских участников также внушительный – Карелия, Коми, Марий Эл, Саха (Якутия), Татарстан, Камчатский, Алтайский, Красноярский и Пермский края, Архангельская, Новосибирская, Томская, Челябинская, Оренбургская, Вологодская, Брянская, Ярославская, Костромская, Ивановская, Воронежская и Московская области, Санкт-Петербург, Москва и другие регионы. Среди гостей более половины составили постоянные участники.

Помимо пленарных и секционных заседаний, были посещены кафедры и лаборатории Ижевской государственной сельскохозяйственной академии, где проводится подготовка специалистов лесного комплекса. С особенностями комплексного ведения хозяйства и инновациями в лесной отрасли Удмуртской Республики участники мероприятия познакомились на научно-практических занятиях в Увинском, Можгинском и Воткинском лесничествах, а также в ООО «Увадревлеспром» и ЗАО «Дервообрабатывающее Народное Предприятие Красная Звезда» (г. Можга). По сложившейся традиции, в Увинском лесничестве гости конференции создали памятные лесные культуры, посвященные 310-летию Государственного управления лесами.

Этот номер «Вестника Московского государственного университета леса – Лесного вестника» содержит материалы докладов, заслушанных и обсужденных на последних заседаниях семинара «Производственный процесс и структура деревьев, древесин и древостоев» и XIII Международной конференции молодых ученых «Леса Евразии – Удмуртский лес».

В.В. Коровин, М.Г. Романовский

ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

М.Г. РОМАНОВСКИЙ, *гл. научн. сотр. Института лесоведения РАН, д-р биол. наук,*

Т.С. ЗАВИДОВСКАЯ, *доц. каф. биологии и методики ее преподавания Борисоглебского гос. педагогического ин-та, канд. биол. наук,*

П.А. АКСЕНОВ, *зав. лабораторией каф. селекции, генетики и дендрологии МГУЛ, канд. с.-х. наук*

michrom@mail.ru; zts.ok@mail.ru; axenov.pa@mail.ru

Среди многообразных систем членения земной поверхности на элементарные единицы биогеоценологический подход выделяется заранее заявленной отстраненностью от конкретных образов. Биогеоценоз (БГЦ) – некоторый околоповерхностный объем, обеспечивающий на данной площади вещество-энергетический круговорот однородной потенциальной мощности. БГЦ существует в ландшафтной фации и включает фитоценоз и почву как основные элементы. Воедино их связывают популяции гетеротрофов и разлагаемая ими мортмасса. БГЦ – арена существования зооценозов, многие из которых выходят далеко за его границы. Как открытая система БГЦ погружен в условия светового режима, ландшафтно-геохимических циклов, сезонно-климатических и погодных обстоятельств. Биогеоценоз существует в них и одновременно видоизменяет их в ходе циркадных, сезонных циклов и возрастных сукцессий.

Перефразировав определение БГЦ, данное В.Н. Сукачевым [37], получим примерно следующее: биогеоценоз – это самовозобновляющаяся открытая система природных явлений (атмосферы, гидрологических условий, почвообразующей горной породы, почвы, растительности, микроорганизмов и животного мира), поддерживаемая периодическим поступлением солнечной энергии и возбуждающая на известном протяжении земной поверхности потоки веществ и энергии между компонентами биогеоценоза, смежными биогеоценозами и экосистемами высших иерархических рангов. БГЦ одного типа имеют одинаковую потенциальную среднегодовую мощность. Осуществляя циклическую работу по преобразованию поступающей энергии, БГЦ эволюционируют.

Мощность биогеоценологической машины (работу, совершаемую за год) можно

охарактеризовать средним объемом одного оборота углеродного С-цикла, т С га⁻¹ год⁻¹. Считается, что остальные циклы вещество-энергетического круговорота тесно с ним связаны, подчинены ему и могут быть выведены как производные из параметров С-цикла. Средний год – естественная единица учета работы БГЦ-машины.

Как об устойчивой во времени характеристике БГЦ мы можем говорить только о потенциальной мощности. Реальная мощность С-круговорота существенно меняется в зависимости от фазы развития («выработанности») БГЦ, а также под воздействием конкурирующих или паразитирующих ценозов. В чреде лет мощность БГЦ значительно (на десятки %) флуктуирует в зависимости от погодно-климатической обстановки. Мощность БГЦ изменяют природные и антропогенные катастрофы.

Как основные характеристики мощности С-цикла БГЦ мы рассмотрим первичную брутто-продукцию ВРР автотрофов (видимый фотосинтез) и первичную нетто-продукцию NPP, представляющую собой годичный прирост фитомассы, включая опад текущего года и отчуждение фитомассы гетеротрофными организмами. В целом средний оборот С-цикла характеризует нетто-экосистемная продукция $NEP = NPP - R$, где R – эмиссия углерода из БГЦ.

Лесные БГЦ, помимо запасов мортмассы в виде древесного опада разной крупности и опада (мортмасса «sensu stricta», s.s.), обладают огромными запасами С, связанными с мертвыми лишившимися протоплазмы клетками в спелой и ядровой древесине стеблей, в заболонной древесине, лубе, коре. Такая условная «мортмасса» из отмерших клеток в составе биомассы растущих деревьев выполняет функции проводящих или (и)

Оценки участия «мортмассы» в биомассе спелых сомкнутых древостоев III–I классов бонитета и луговых, степных травостоев

БГЦ	Биомасса, т га ⁻¹		ЖБМ, *т га ⁻¹		«Мортмасса»**	
	Лето	Зима	Лето	Зима	т га ⁻¹	%
Сосняки, ельники	408–630	406–628	116–130	114–128	294–500	72–80
Лиственничники	300–700	298–695	63–75	60–70	240–625	81–90
Лиственные леса	405–584	416–590	70–74	66–80	334–510	80–87
Луга, степи	5–35	4–27	2–20	2–12	2–15	10–60

Примечание: * ЖБМ – живая биомасса древостоев ** Условная «мортмасса» – лишённые протопластов клетки ядровой (спелой) древесины ствола, ветвей и корней, а также «мертвые» клетки заболонной древесины, коры, корки и луба

механических тканей. Условная «мортмасса» позволяет живым деревьям, индикаторам лесных БГЦ, строить разветвленный скелет кроны и поднимать фотосинтезирующие органы на высоту, в десятки раз превышающую возможности подчиненных ярусов фитоценоза. В биомассе лесных БГЦ европейской России, включающих генеративно-спелые древостои, условная мортмасса в период вегетации составляет 70–90 % [34, 45]. В структуре биомассы травостоев мортмасса занимает лишь ~ 20–60 %. В среднем на условную мортмассу в лесах приходится ~ 80 % биомассы против 40 % в травостоях (табл. 1). Если полностью исключить мортмассу s.s. (очес, войлок) из биомассы травостоев и рассматривать только их растущие части, получим 20–50 % против 70–90 % в лесных БГЦ. Несколько бóльшая доля мортмассы в «живой» биомассе будет, возможно, у нетравяных представителей лесного надпочвенного покрова, кустарничков, сфагновых мхов.

Плотность надземной условной мортмассы (т га⁻¹) мы оценили (табл. 1) по соотношению ядровой (спелой) и заболонной древесины стволов и крон [9, 27, 28 и др.]. Использованы также данные о структуре годичных колец и анатомических элементов древесины, дифференцированные замеры их плотности [32, 44 и др.].

Оценки участия мортмассы в составе биомассы травостоев приблизительны, их биомасса в значительной мере меняется в течение сезона. Существенно меняется участие мортмассы в общем составе фитомассы и соотношение надземных и подземных масс [39].

Наименее надежны оценки участия мортмассы в зимней биомассе травостоев. Но даже приблизительные оценки четко показывают сокращение долевого участия массы клеток, лишившихся протопластов, в травостоях в сравнении с древостоями (табл. 1).

Масса клеток, обладающих протопластами, зачислена в состав «живой биомассы», ЖБМ (табл. 1). По ЖБМ разница между лесными и нелесными фитоценозами сглаживается (уже не на 2, а на 1 порядок). Минимальные различия наблюдаются между конкурирующими в одном и том же экотопе травостоями и низкобонитетными, IV–Va классов бонитета разреженными лесами, рединами, перелесками [15].

В продуктивных широколиственных лесах I–III классов бонитета, находящихся на пике процветания и сложности вертикальной структуры, ЖБМ составляет лишь 21–23 % общей биомассы фитоценозов [45]. На окраинах солонцовых полей в лесостепных перестойных дубравах V класса бонитета на живые клетки с протопластами приходится ~ 40 % фитомассы [45]. В разреженных остепненных дубняках на водоразделах Центрально-Черноземного заповедника им. В.В. Алехина или на Калачской возвышенности участие ЖБМ превышает 50 % [15]. Примерно те же результаты получаются для парцелл карликовой сосны на мелких почвах на поверхности скал в Хакасии [38]. Снижение производительности лесных БГЦ до равенства с нелесными определяет их уязвимость и легкость замещения болотными, луговыми, степными ценозами, обеспечивающими ту же мощность С-цикла.

Потенциальные потоки углерода, т С га⁻¹·год⁻¹, в устойчиво функционирующих зональных лесных БГЦ европейской России, от средней тайги до южной лесостепи [13, 14, 26, 45]

Процесс	Класс бонитета	
	I–II	IV–V
+ Фотосинтез ВРР	25–27	11–16
+ Приход С с осадками	0,1	0,1
Средний за голоцен сток С в нетто-продукцию NPP	0	0
– Надземное дыхание растений	14–15	6–8,5
– Дыхание корней, деструкция почвенной мортмассы	10–11	5–7,5
– Деструкция надземной мортмассы s.s. **	0,2–0,5	0,1–0,3
– Деструкция условной «мортмассы»	0,3–0,5	0,1–0,4
– Вынос в грунтовые воды, гумус, С(СаСО ₃)	0,09–0,10	0,05–0,07

Примечание: Знаком «+» отмечены входящие потоки, вклады; «–» – исходящие. Основные величины округлены до 1 т С га⁻¹·год⁻¹. ** Надземная мортмасса s.s.: опад и отпад разной крупности, включая сухостой [36]

Потенциальная мощность С-цикла лесных БГЦ теснейшим образом связана с классом бонитета древостоя. В единой бонитировочной шкале [22] класс бонитета устанавливает потенциальную производительность древостоя, то есть величину, являющуюся одновременно паспортной характеристикой всего БГЦ. Напомним, что членение земной поверхности на БГЦ мы ведем именно по потенциальной мощности работы БГЦ. Древостои являются доминантами продукционного процесса лесных БГЦ. Автотрофы из подчиненных ярусов фитоценозов играют мизерную роль в создании NPP. В высокопродуктивных сомкнутых лесах они определяют <5 % NPP и только в низкобонитетных редкостойных – до 25 % NPP. Класс бонитета древостоев достаточно полно характеризует возможную мощность среднегодового биогенного оборота С во всей системе БГЦ (табл. 2).

«Выработанный» фитоценоз, свободный от антропогенных и лесозахватных нагрузок, катастрофических природных событий (пожаров, ураганов, оползней и т.п.) на заданном историческом интервале работает с постоянной потенциальной мощностью, испытывая лишь небольшие (± 10 ч 15 %) флуктуации NPP-продуктивности [13, 14, 26]. На стадии «выработанности» продуктивность фитоценоза приходит в соответствие с геолого-почвенной подосновой БГЦ (табл. 2). Биоценозы приобретают устойчивую мозаичную структуру [36]. Средняя мощность

С-цикла не зависит от колебаний породного и возрастного состава древостоев в отдельных элементах парцеллярной мозаики. Наблюдается продукционный гомеостаз [31]. Средняя ассимиляция С фитоценозами становится равной эмиссии С из экосистемы, в результате сток С в БГЦ близок к нулю (табл. 2). Аккумуляция С в «вечных» хранилищах (почвенный гумус; конкреции СаСО₃) и вынос С с поверхностным стоком и стоком в грунтовые воды в автоморфных БГЦ малы и незначительны в сравнении с другими статьями С-баланса.

Сток С в «вечные» хранилища различается в соответствии с геологическим возрастом БГЦ. В исторически молодых голоценовых лесных БГЦ он в несколько раз превышает оценки, приведенные в табл. 2. Соответственно, в «молодых» БГЦ уменьшается деструкция мортмассы, органического вещества (ОВ) почв. В древних БГЦ домосковского генезиса сток углерода ($NEP > 0$) сменяется эмиссией С ($NEP < 0$). К перечисленным расходным статьям (табл. 2) С-баланса в древних БГЦ добавляется дополнительный эмиссионный поток, обусловленный деструкцией гумусовых веществ. Лесные БГЦ демонстрируют в среднем примерно вдвое более высокую мощность С-цикла в сравнении с нелесными БГЦ, захватившими лесной экотоп. Даже энергетически дотируемые агросистемы по своей предельной мощности примерно вдвое уступают потенциальной мощности лесных БГЦ.

**Средне- многолетний годичный прирост биомассы
фотосинтезирующих растений-автотрофов (*NPP*) и гетеротрофов (ΔM_{II})
в насаждениях II класса бонитета, т га⁻¹ год⁻¹ [12, 29, 45]**

Функционально-систематические группы	Годичный прирост	
	Биомасса	углерод
(1) Фотосинтезирующие зеленые растения (<i>NPP</i>)	5,8–6,0	2,9–3,0
(2) Позвоночные (теплокровные, герпетобий)	0,01	0,00
(3) Биотрофы (беспозвоночные и грибы)	0,2	0,10
(4) Ксилотрофы (в т.ч. факультативные биотрофы*, грибы)	0,3	0,15
(5) Сапротрофы 80 % (почвенные беспозвоночные)	0,3	0,15
(6) Почвенные микроорганизмы (бактерии, актиномицеты и др.)	1,1	0,55
(7) Микоризообразователи (симбиотрофы)	0,3	0,15
(8) Деструкторы гумуса (археи [48])**	0 (0,5)	0 (0,25)
Всего гетеротрофы	2,21 (2,71)	1,10 (1,35)

Примечание: * «Факультативные биотрофы», по В.Г. Стороженко [36], – грибы, разрушающие условную мортмассу в стволах растущих деревьев, равно как мортмассу s.s. опада и опада. ** Размножаются после накопления в почве гуматного гумуса; периодичность более 100 тыс. лет; уничтожают запасы за ~200 лет; в скобках оценка ΔM_{II} в периоды «вспышек»

С-циклу аккомпанируют водный цикл [17], в транспирационной составляющей напрямую связанный с продукционным процессом, а также азотный N-цикл [16]. Многие исследователи придают N-циклу особое значение, рассматривая его как независимый или даже ведущий по отношению к С-циклу [16, 23, 47 и др.]. Поступление в атмосферу С (CO_2) и азота N (N_2O) за последнюю сотню с лишним лет, минувших с начала промышленной революции, строго согласовано: $r^2 > 0,9$ [46].

Основные блоки биомассы лесного БГЦ

Описывая биомассу обитателей лесного БГЦ, мы выделяем функционально-систематические группы организмов, блоки БГЦ-машины (табл. 3). Биомные блоки, перечисленные в табл. 3, последовательно трансформируют С, связанный автотрофами в виде *NPP* (в основном углеводороды), в ОВ почв (в конечном итоге в гумусовые вещества). Состав видов, входящих в каждый блок, и их встречаемость могут существенно варьироваться на разных этапах истории БГЦ и в разных экотопах. Каждый блок БГЦ-биома можно подразделить на более мелкие единицы. Каждый блок имеет свою внутреннюю структуру, не исчерпывающуюся основными видами. Скажем, группа (2) в табл. 3, «Позво-

ночные», включает весь ансамбль связанных с ними паразитических и симбиотрофных видов.

Основной характеристикой блоков (табл. 3), позволившей сопоставить данные о разных видовых группах, послужила не сама биомасса организмов, а ее годичный прирост [45]. Особенно остро необходимость замены биомассы ее приростом ощущается при описании гетеротрофов (табл. 3, группы 2–7), среди которых присутствуют организмы, не сопоставимые с другими ни по биомассе, ни по ее сезонной или многолетней динамике, ни по роли в жизни БГЦ. Биомасса почвенных бактерий, например, измеряется весной десятками кг га⁻¹, осенью единицами кг га⁻¹, а годовая продукция биомассы может превышать 2 т га⁻¹ год⁻¹ [24, 45]. При этом прирост биомассы почвенных микроорганизмов виртуален, он тут же поступает в опад и повторно перерабатывается следующими поколениями бактериальных популяций.

Основные особенности макроструктуры биома лесных БГЦ универсальны и присущи БГЦ на большей части лесной зоны, от широколиственных лесов до средней тайги включительно [26, 40]. Несмотря на то, что в разных природно-климатических зонах и экотопах на разных этапах развития БГЦ видовой состав и представленность видов в

блоках БГЦ-машины может существенно варьироваться, популяции гетеротрофов объединяются в сходные функционально-систематические группы (табл. 3). Мы определили годичный прирост ΔM_{II} вторичной биомассы в единицах «абсолютно сухой» массы с последующим пересчетом в массу углерода на основе мониторинговых наблюдений, выполненных в Теллермановском опытном лесничестве ИЛАН, уникальных по своей подробности, длительности и синхронному охвату разных групп автотрофов и гетеротрофов [6, 12, 29, 45]. Однако, судя по выборочным наблюдениям за отдельными группами организмов в других лесорастительных зонах, данные табл. 3 позволяют представить общую структуру биомассы лесных БГЦ России, исключая регионы распространения мерзлотных почв [8, 37, 40 и др.].

Устойчивость С-цикла обеспечена строгим согласованием годичной продукции автотрофов NPP (табл. 3, строка 1) и среднего прироста биомассы организмов, разрушающих фитомассу ΔM_{II} (табл. 3, сумма показателей в строках 2–7). Прирост ΔM_{II} не должен превышать $\sim 1/3$ годичной нетто-продукции NPP автотрофов (предполагается, что универсальный показатель эффективности использования гетеротрофами метаболизированной пищи – 0,25). Дыхательные затраты гетеротрофов составляют 75 % [40, 45].

Группа (1). Автотрофы (зеленые растения и водоросли свободно живущие, а также симбиотические) – двигатель С-цикла. Среди автотрофов лесных БГЦ по NPP абсолютно доминируют древесные растения (табл. 3, группа 1).

Группы (2–7). Гетеротрофы – деструкторы и редуторы фитомассы и мортмассы [29], обеспечивающие возвратные исходящие из БГЦ потоки С и рецикл С внутри БГЦ (табл. 3, группы 2–6). В ансамбле гетеротрофов можно выделить крупные и более или менее независимые функционально-систематические блоки.

(2) Позвоночные животные вкупе со своими паразитами и симбионтами образуют исчезающе малый прирост биомассы даже в периоды максимальных подъемов численности популяций.

В лесных БГЦ группа (2) перерабатывает грубую биомассу растений и животных, измельчая ее на потребу микроорганизмам. Характерная черта – потребление пищи, в десятки раз превышающее величину ΔM_{II} . Например, млекопитающие при ничтожной биомассе потребляют в десятки и сотни крат больше пищи, чем усваивают, возвращая ее в дисперсном полуфабрикатном виде в почву.

(3) Биотрофы *sensu stricta, s.s.*, – комплекс насекомых, нематод, грибов и бактерий, разрушающих живую биомассу растений и животных. Группа 3 неоднородна по систематическому статусу входящих в нее видов. Все эти организмы объединяет их зависимость от ЖБМ хотя бы на одном из этапов онтогенеза. Обычно ЖБМ осваивает слаженный комплекс видов-биотрофов, включающий представителей разных таксонов.

(4) Ксилотрофы (сапротрофы) – дроворазрушающие грибы, осваивающие отпад и опад различной крупности. Сюда входят также условные «биотрофы» [36], разрушающие условную мортмассу в составе биомассы живых деревьев, как и древесину отпада и опада. От биотрофов *s.s.* 3-й группы их отличает потребление только условной мортмассы у живых деревьев. По ферментативной специализации можно выделить грибы, разрушающие преимущественно целлюлозы (гнили деструктивные, бурые), и грибы, разрушающие преимущественно лигнин клеточных оболочек (гнили коррозионные, белые).

(5) Сапротрофы – на 80 % почвенные беспозвоночные, ведущие предварительную подготовку опада и остаточных структур отпада для дальнейшей переработки микроорганизмами, а также их хищники, паразиты и симбионты.

(6) Почвенные микроорганизмы, преимущественно бактерии и актиномицеты, разлагающие тонкую почвенную органику, ОВ почв, утратившее клеточную структуру.

(7) Группа – образователи эндо- и эктомикориз, грибы, участвующие в рецикле ОВ почв. При низкой встречаемости корней высших растений многие микоризообразующие грибы переходят на сапротрофное пита-

Экспертные оценки погодичного варьирования биомассы функционально-систематических групп в составе БГЦ (коэффициенты вариации, CV %)

Функционально-систематическая группа	Автотрофы	Теплокровные позвоночные	Грибы, насекомые, биотрофы <i>s.s.</i>	Грибы сапротрофы, условные биотрофы	Почвенные беспозвоночные, герпетобий	Почвенные микроорганизмы	Микоризообразователи
Индекс в табл. 3	1	2	3*	4**	5	6	7
CV, %	20–40	120	120	20–30	20–40	20–40	20–40

Примечание: * В группе 3 биотрофы *sensu stricta*, потребляющие собственно живую биомассу. ** В группе 4 грибы сапротрофы и условные биотрофы, разрушающие мертвые элементы биомассы живых растений

ние, потребляя ОВ почв исключительно для своих нужд.

(8) Археи – группа микроорганизмов, распространенная в «древних» БГЦ, накопивших конечные продукты функционирования биома в концентрациях, достаточных для питания и размножения архей [48]. Периодичность их размножения превышает 100 тыс. лет.

Средние многолетние значения NPP и ΔM_{II} , приведенные в табл. 3, усредняют динамику подъемов и спадов численности популяций. Сбалансированность приростов биомассы автотрофов NPP (группа 1, табл. 3) и гетеротрофов ΔM_{II} (группы 2–7, табл. 3) – одно из условий устойчивости экосистемы [29, 45].

В различных функционально-систематических группах организмов природы варьируются в разной степени (табл. 4). К примеру, изменчивость прироста биомассы грибов сапротрофов характеризуется коэффициентом вариации $CV \approx 20\%$ (табл. 3 и 4, группа 4). Стабильность же прироста биомассы филлофагов, биотрофов *s.s.*, низка – $CV \approx 120\%$ (табл. 3 и 4, группа 3). Численность и продукция биотрофов *s.s.* наименее постоянна. Им свойственны повторяющиеся «вспышки численности», в то время как численность и биомасса почвенных микроорганизмов (табл. 4, группа 6), нестабильная в сезонном аспекте, в череде лет не выделяется избыточным варьированием [7, 8, 24 и др.].

Работа C -цикла экосистемы стабильна, если выполняется условие $NPP \approx 3 \Delta M_{II}$; при этом $NEP \approx 0$ [29, 45]. Значениям $NPP > 3 \Delta M_{II}$ соответствуют $NEP > 0$ и периоды накопления углерода внутри БГЦ. Значениям

$NPP < 3 \Delta M_{II}$ соответствуют $NEP < 0$ и периоды сокращения массы органического C , ранее накопленного БГЦ. Отметим, что в балансе C участвуют запасы биогенного неорганического углерода, связанные с $CaCO_3$. Часть C может уходить из БГЦ не только с эмиссией $C(CO_2)$, но и в состав $C(CaCO_3)$, сток грунтово-почвенных вод, а также в устойчивые полимеры типа спорополленинов.

Среди прочих БГЦ лесные выделяются развитием блока грибов-ксилотрофов (табл. 3, 4 – группа 4) [36]. В нелесных БГЦ эта группа гетеротрофов практически не представлена.

Живая биомасса растений и животных

Масса живых клеток, обладающих протоплазмой, богата мономерами и олигомерами сахаров, пептидами, нуклеозидами, неустойчивыми полимерами. ЖБм пульсирует по сезонам и по годам.

ЖБм автотрофов и гетеротрофов богата белками, сконцентрированными в цитоплазме живых клеток, и, соответственно, азотом. Из фитопада и отпада все биологически активные азотсодержащие вещества заблаговременно выводятся и реутилизируются растениями [16, 25, 45]. Зоотпад и опад, наоборот, обогащены азотом [6, 18, 25 и др.]. Ансамбль гетеротрофов многоступенчато перерабатывает отмирающую и отчуждаемую фитомассу, преобразуя ее, в конечном итоге, в почвенный гумус. Соотношение перерабатываемой и усваиваемой (метфаболизированной) пищи говорит об исключительно малой эффективности метаболизма большинства гетеротрофов. Однако в составе лесных БГЦ такие малоэффективные виды чрезвычайно

Оценки живой биомассы, ЖБм старовозрастных лиственных лесов контрастной продуктивности по основным фракциям и ярусам лесного БГЦ, т С га⁻¹

Фракция биомассы	Класс бонитета			
	I–III	IV–V	Va	
Скелет наземный	31	10	4	
Скелет подземный (корни $\varnothing > 1$ мм)	3	3	2	
Листва	3	2	2	
Корни $\varnothing \leq 1$ мм	2	2	2	
Итого автотрофы	39	17	10	
В том числе:	древесный ярус	38	14	5
	подчиненные ярусы	1	3	5
Вторичная биомасса гетеротрофов	1	0,5	0,1	

значимы, они подготавливают огромные объемы биомассы для дальнейшей переработки.

Биомасса многих животных и микроорганизмов почти полностью является ЖБм. Однако очевидно, что большую часть скелетной массы позвоночных, наружного скелета насекомых и т.п. следует включить в состав «условной» мортмассы. Наличие «условной мортмассы» в биомассе и автотрофных, и гетеротрофных организмов дает дополнительный повод для перехода от непосредственного определения биомассы к описанию ее годичного прироста.

В выработанных разновозрастных лесах флуктуации прироста NPP автотрофов и ΔM_{II} гетеротрофов внутри каждого функционально-систематического блока (табл. 3) скомпенсированы за счет взаимозаменяемости функционально сходных «викарирующих» видов и баланса мелко мозаичных пространственных структур. Колебания прироста и биомассы консументов, хорошо выраженные в отдельных элементах пространственно-возрастной парцеллярной мозаики разновозрастного «выработанного» леса, на площади порядка $\sim 1-2$ га не заметны. Прирост биомассы примерно постоянен, в том числе у «вспышечных» видов (табл. 3 и 4, группы 2 и 3) [36].

В ЖБм продуцентов наземного лесного БГЦ преобладает ЖБм высших, сосудистых растений (табл. 1, 3 и 5). Доминируют древесные растения. Хотя вклад деревьев в состав ЖБм варьируется по возрастам, годам и стадиям сукцессий фитоценоза не столь уж

заметно (исключая катастрофы), что позволяет в некотором удалении от границ ареалов лесообразующих видов говорить о продукционном гомеостазе лесных БГЦ. Взаимозаменяемость лесообразующих видов по продуктивности и встречаемости в лесной зоне компенсирует колебания ЖБм автотрофов и мощности С-цикла [1, 4, 31, 26].

По ЖБм различия между древостоем и подчиненными ярусами лесного фитоценоза несколько сглаживаются (табл. 5). Деревья по ЖБм сохраняют доминирующее положение в высокопроизводительных лесах, но в низкобонитетных (V, Va класса бонитета), как правило, сильно разреженных, они теряют значение доминант С-цикла; ЖБм древесного яруса приближается к ЖБм подчиненных ярусов.

Лесообразующим деревьям бореальной зоны свойственна особая локализация ЖБм. Примерно половина запасов ЖБм замкнута в заболонной древесине стволов и до гибели дерева мало доступна консументам.

Соотношение ЖБм растений и ЖБм гетеротрофов пульсирует во времени. Сезонные и погодичные пульсации – неотъемлемое свойство гетеротрофов. Скорость прироста ЖБм гетеротрофов (консументов и редуцентов) в несколько раз превышает скорость синтеза автотрофами горючего, необходимого для питания гетеротрофов, а также скорость перемещения ресурсов по звеньям пищевых цепей. Поэтому прирост гетеротрофной биомассы периодически резко сокращается из-за временного более или менее полного истощения пищевых ресурсов.

Запасы С в мортмассе *sensu stricta*, в почвенном гумусе, биогенных известняках и торфах зональных лесных БГЦ, т С га⁻¹

Пул углерода	Класс бонитета		
	I–II	III–IV	IV–V
1. Сухостой и валеж	6–7	5–6	3–15
2. Подстилка*	6–7	5–6	4–15**
3. Подземная мортмасса***	4–6	3–5	3–5
<i>Итого мортмасса s.s.</i>	15–20	13–17	10–35
4. Гумус молодых почв 0–1 м	31–70	25–60	5–50
5. Гумус древних почв 0–1 м	140–180	70–130	20–70
6. Гумус древних БГЦ 0–10 м	200–350	100–250	30–80
7. Биогенный СаСО ₃	0–800	0–400	0–450
8. ОВ торфа (оценочно)	0–10	0–100	0–200

Примечание: * Масса органической части подстилки без минеральных примесей; в среднем ~66 % ее общей массы [35]. Масса подстилки пульсирует примерно на величину опада, приведены осенние данные [45]. ** Запасы С в солонцовых дубравах сильно варьируют в зависимости от нарушенности подстилок (эрозия, пожары) [45]. *** В черноземах ЦЧО в 0–2 м под лесными культурами подземная мортмасса 9–12 т га⁻¹ [19]; в агро-системах Западной Сибири весенний запас мортмассы пахотного горизонта – 3–5(6) т га⁻¹ [43]

Мортмасса – масса отмерших клеток и продуктов их деструкции, обогащенная устойчивыми полимерами. При этом общий пул мортмассы лесных БГЦ можно разделить на «условную», входящую в состав тел живых растений, прежде всего древесных (табл. 1), и «безусловную» мортмассу *s.s.*, сформированную опадом, отпадом, сухостоем, фитомассой, отчужденной консументами, продуктами вторичной (третичной и т.д.) переработки биомассы животными и микроорганизмами (табл. 6). Объемы и запасы условной мортмассы в лесных БГЦ пропорциональны запасам деловой древесины, учитываемым при таксации леса. Условная мортмасса еще в стволах растущих деревьев начинает потребляться древоразрушающими грибами. После отмирания дерева вся его биомасса переходит в состав мортмассы *s.s.* Остатки живых клеток осваиваются комплексом микроорганизмов, биотрофов и гнилостных бактерий, а затем клеточные оболочки в древесной мортмассе разрушаются грибами ксилотрофами [36].

Мортмассу *s.s.* по степени переработки составляющих ее органических остатков можно разделить на сохраняющую клеточную структуру органов растений и животных, поступивших в отпад или опад, и утрачившую ее, превратившуюся в гумус.

Небольшая часть сложных и устойчивых полимерных веществ постоянно выводится из состава мортмассы *s.s.* и из С-круговорота. Например, медленно разрушающиеся хитиновые фрагменты наружного скелета насекомых или спорополленины пыльцевых зерен, в течение сотен тысячелетий сохраняющие химический состав и морфологию.

В соответствии с глубиной переработки мортмассы *s.s.* в ней последовательно возрастает кларк азота (табл. 7). Высокая концентрация азота достигается уже в зооопаде и экскрементах фитофагов [6]. Соотношение С: N смещается в пользу N по мере переработки опада и опада в аморфное ОВ почвы. В опаде С: N ≈ 50, в подстилке ~ 20, в гумусовых веществах «пахотного» горизонта С: N ≈ 12, в нижних слоях почвы на 0,5–1,5 м отношение концентраций становится С: N ≤ 10 [21, 45]. В северотаежных лесах отношение С: N в органических горизонтах почвы снижается от 45 в «пионерных» сосняках до 25 в ельниках на продвинутых стадиях сукцессии лесных БГЦ [23]. Незначительное возвратное увеличение С: N отмечено при погребении почв в подошве гумусированного горизонта: С: N ≈ 16–17 [15].

Азот – необходимый элемент всех «думающих» и работающих молекул в составе ЖБМ (ДНК, РНК, большинство ферментов, световозбудимые молекулы). Условная морт-

**Соотношение масс углерода и азота C:N, в разных компартментах
лесного БГЦ [6, 10, 15, 16, 21, 23, 45 и др.]**

Древесина		Листва, луб	Фитофаги, экскременты	Гифы грибов	Гумус фульватный	Гумус гуматный
ядро	Заболонь					
1000	500	50–100	30–50	20–45	25–45	15–20

масса растений практически полностью лишена соединений, включающих азот. В ядровой (спелой) древесине остаются только полисахариды: целлюлозы и лигнин. Содержание *N* снижается до десятых-сотых долей %. Только при заселении условной мортмассы консументами, например, стволовыми гнилями, она обогащается *N*-содержащими соединениями повторно. Эндобионтная фиксация *N* кишечной «флорой» обогащает *N* экскременты позвоночных [18]. Аналогичное обогащение экскрементов *N* происходит в кишечниках насекомых филофагов [25]. Предполагается, что симбиотрофная фиксация *N* связана с жизнедеятельностью эндобионтных архей.

Органическое вещество почв, гумус.

ОВ почв последовательно трансформируется в гумус. Только часть *C* и *N* вновь возвращается в биогеоценотический оборот микоризообразующими грибами. Гумусовые вещества, конечная стадия преобразований ОВ почвы, выводятся из *C*-оборота и накапливаются в почвах, особенно суглинистых. Почвенный гумус – мортмасса, «сросшаяся» с минеральной частью почвы и утратившая все признаки клеточной структуры. Гумусовые вещества вкраплены в почво-грунт в основном в виде кутан, гелевых пленок на почвенных отдельностях, педах [41, 42]. Накопления гумуса в почве, его запасы отражают древность почвообразования (табл. 6). По мере старения гумус последовательно концентрирует азот [21], сначала, вероятно, за счет деятельности микромицетов и бактерий, затем, возможно, за счет автотрансформации исходного органического вещества. Фульватный гумус преобразуется в гуматный. Наиболее древние фракции почвенных ОВ связаны с гуминовыми кислотами [15, 21].

Соотношение гуматного и фульватного гумуса в составе почвенной органики меняется при продвижении к югу [21]. В таежных

«молодых» почвах преобладают фульватные гуминовые кислоты. Старение гумуса сопровождается накоплением гуматных гуминовых кислот. Самые древние оценки радиоуглеродного возраста получены при фракционировании из ОВ почв гуматного гумуса [15]. В современных черноземах и темно-серых лесных почвах гуматные фракции разрушаются быстрее всего, о чем свидетельствует деградация почв, погребенных под насыпными сооружениями. В погребенных почвах радиоуглеродный возраст гуматных фракций падает [15]. В крайне южных ландшафтах в почвах сухих степей и полупустынь гуматный гумус почти отсутствует по причине почти полной изработанности исходного запаса гуминовых кислот. Отношение долей гуминовых кислот и фульвокислот в составе бурых полупустынных и серо-бурых почв $\leq 0,8$, то есть совпадает с количеством в лесной зоне от лесотундровых до дерново-подзолистых почв, сформировавшихся после Московского оледенения. В древних «до-московских» почвах черноземного типа (вплоть до сухостепных темно-каштановых) отношение гуматных фракций гумуса к фульватным >1 [21].

В составе гуминовых кислот, выделенных из типичного чернозема, отношение *C:N* изменяется в зависимости от глубины почвенного профиля незначительно, варьируясь в пределах 15–20 и лишь слегка возрастая по мере старения гумуса [15]. В течение последнего века эмиссия в атмосферу *N*-содержащих газов, в основном закиси азота N_2O , пропорциональна эмиссии *C* (CO_2) за счет преимущественного разложения древних фракций гуминовых кислот [46 и др.].

Предел содержания азота в перегное (гумусе), по П.А. Костычеву, равен содержанию *N* в грибах 5,48 % [11]. И хотя встречаются гораздо более высокие оценки концентрации *N* в почвенном гумусе [5, 21 и др.],

**Оценки годичной фиксации $C(CO_2)$, т $C\text{ га}^{-1}\text{ год}^{-1}$ (исходной ВРР и итоговой NPP),
по ярусам лесного БГЦ, округлены до $1\text{ т }C\text{ га}^{-1}\text{ год}^{-1}$**

Класс бонитета	Древостой	Подлесок и подрост	Травы	Всего
ВРР продукция				
I	26	1	1	28
IV	12	4	1	17
Va	6	4	1	12
NPP продукция				
I	6	0	0	7
IV	3	1	1	5
Va	1	1	1	3

Примечание: При горизонтальной мозаичности фитоценоза приведенные оценки приложимы к сомкнутым парцеллам

цитируемое мнение П.А. Костычева замечательно тем, что предполагает непосредственное участие грибов и микроорганизмов в консервации почвенного азота.

Основной компонент гумусовых веществ, концентрирующихся на границах разделов сред в виде гелевых пленок на гранях педов [41, 42] – продукты экзогенного выделения бактериями антиоксидантов (прежде всего, каталаз и гидролаз азота) во внешнюю среду. Накопления экзогенных бактериальных ферментов составляют в «древних» почвах весьма существенную долю биомассы почвенного гумуса [8]. По способности к переработке органических веществ пленки ферментов обладают колоссальной силой. По Л.М. Загуральской, мощность бактериальных ферментных пленок в южной Карелии соответствует потенциальной возможности переработки за год центнеров и тонн органического C на 1 га [8].

Работа и структура основных функциональных групп лесного биома

Продуценты автотрофы. В фиксации атмосферного C в лесном БГЦ участвуют все автотрофы: деревья, подлесок, травяной покров (травы и кустарнички), моховой покров, почвенные водоросли и водоросли в составе лишайников. Однако их роли в суммарном продукционном процессе несопоставимы. Основную работу по инициации обменных циклов в лесных БГЦ выполняют древесные растения (табл. 8).

Древесный ярус приводит в движение все обменные циклы лесных БГЦ. Первичная

ВРР фиксация фитоценозами C в условиях I класса бонитета более чем на 90 % зависит от древостоя [26, 45]. В низкобонитетных условиях (V класс бонитета и ниже) древостой все равно определяет более половины первичной ВРР ассимиляции C , выполняемой всеми автотрофами, и примерно треть NPP продукции (табл. 8).

Видовое разнообразие древесного яруса зональных лесных БГЦ (число потенциальных лесообразующих видов) мало изменяется в разных природных зонах (подзонах) на равнинах европейской России – 10–13 видов. Лишь в северной тайге число лесообразователей сокращается до 7–8. Гораздо большее число лесообразователей варьируется в пределах каждой лесорастительной зоны в разных эдафотопях: от 2–3 до 10–13 видов [26]. Видовое разнообразие древесного яруса лесных БГЦ реализуется на площади 0,25–0,50 км², но нередко и на площади порядка 1 га в пределах одного выдела. В лесах, преобразованных лесозащитой, потенциальное число лесообразующих видов реализуется лишь частично. Из видов, потенциально способных образовать древостой в данном экотопе, обычно доминируют только 2–3 вида, а в составе господствующего яруса 1–3 [26].

Подпологовое видовое разнообразие подчиненных ярусов растительности в лесах, измененных деятельностью человека и катастрофами, сильно зависит от стадии сукцессии фитоценоза. После вырубki древостоя, вывала, пожара оно обычно возрастает

Видовое разнообразие летнего травяного покрова зональных широколиственных лесов юга европейской России [45]

Класс бонитета	Число видов	
	списочное	регулярных доминант*
I	17–32	2–3
II	24–33	2–3
III	25–32	2–3
IV	35–43	2–3
V–Va	43–59	3

Примечание: * Виды, обеспечивающие 20 и более % проективного покрытия напочвенного покрова

в десятки раз. После уничтожения господствующего древесного яруса увеличивается также и биомасса подчиненных ярусов за счет разрастания нелесных видов: сорно-рудеральных, опушечных и т.п. Напочвенный покров состоит из 10–20 сохраняющихся специфически лесных видов. Эти виды лесного подпологового ценоза восстанавливаются в течение ~10–20 лет. Однако и среди видов, характерных для данного БГЦ, можно выделить только 2–3 «обязательных», встречающихся на всех стадиях сукцессий травяно-кустарничкового покрова (табл. 9). Остальные виды только дополняют видовой состав подчиненных ярусов.

Наиболее разнообразны по видовому составу лесного покрова насаждения расстроенные, распадающиеся. При формировании одновидовых (чистых) древостоев высокой продуктивности разнообразие видов подчиненных ярусов резко сокращается. В отсутствие лесохозяйственной деятельности чистые леса относительно быстро (за сотни лет) сменяются среднепродуктивными, но устойчивыми, полидоминантными разновозрастными лесами с мозаичной горизонтальной структурой и сравнительно высоким участием в составе биомассы растений из подчиненных ярусов [26, 36]. Для парцелл напочвенного травяно-кустарничкового покрова в зональных разновозрастных лесных БГЦ характерен размер площадных мозаик, соответствующий размеру GAP-мозаик в пологе древостоя [33].

В зонально-экологическом аспекте по видовому разнообразию, особенно по потенциальному видовому разнообразию, лесные БГЦ группируются в два кластера – богатые

и бедные [26]. В худших условиях, а также на начальных этапах первичных растительных сукцессий биоразнообразие ограничено немногими видами. В более богатых условиях видовой состав дополняют многочисленные сопутствующие виды. Изменения потенциального числа видов древесных растений-лесообразователей слабо коррелирует с числом видов в подчиненных ярусах (табл. 10). Степень корреляции соответствует функционально-ценотической роли видов в составе лесных фитоценозов. Изменения потенциального видового разнообразия древостоев в спектре экологических рядов лесных БГЦ [20] теснее всего связаны с разнообразием подлеска и покровообразующих травяно-кустарничковых видов. Разнообразие травяно-кустарничкового яруса в целом и особенно мохово-лишайникового яруса варьируется, по существу, независимо от древостоя (табл. 10).

Видовое разнообразие автотрофов следует анализировать прежде всего в связи с разнообразием определяющих (эдификаторных) ярусов и видовых групп: древесного яруса, подлеска и немногочисленных покровообразующих видов. Потенциальное видовое разнообразие остальных групп автотрофов в составе фитоценозов в экологических рядах лесных БГЦ [20] не коррелирует с биоразнообразием древесного яруса (табл. 10). Мохообразные и лишайники практически не зависят от высших растений. Недаром лихенофлора, использующая деревья как форофиты, субстрат для расселения, наиболее свободна от фитоценологических «шумов» и наиболее универсальна как индикатор состояния воздушной среды.

Корреляции потенциального видового разнообразия древостоев с разнообразием подчиненных ярусов леса (η) в экологических рядах БГЦ равнин европейской России [26]

Ярус, функционально-ценотическая группа	Число рассмотренных видов	η^*
Древостой	21	1,0
Подлесок	28	0,7
Травяно-кустарничковый: покровообразователи	36	0,4
сопутствующие	68	0,2
опушечные	120	0,1
весенние	18	0,1
Мохово-лишайниковый	34	0,0

Примечание: в группу опушечных видов вошли нелесные, сорно-рудеральные растения. *Жирным шрифтом выделены статистически значимые η

Деструкторы-гетеротрофы определяют пульсации мощности лесного БГЦ.

Деструкторы-биотрофы из групп 2 и 3 (табл. 3, 4) определяют уровень отчуждения растительной биомассы и скорость разложения остатков ЖБМ в составе мортмассы.

Четвертая группа гетеротрофов (табл. 3, 4), грибы, потребители условной мортмассы («условные биотрофы» или «условные сапротрофы») и безусловной мортмассы (сапротрофы), ведут разложение органических полимеров, полисахаридов и лигнина. В лесном БГЦ мортмасса представлена в основном полисахаридами, для ее переработки нужны агрессивные ферментные системы и способность к фиксации азота самостоятельно или с участием симбиотрофов. «Условные биотрофы», древоразрушающие грибы, ксилотрофы [36] играют особую роль в лесных БГЦ. Ксилотрофы начинают разрушение полисахаридов фитомассы еще в составе растущих растений. Для них, очевидно, существуют альтернативные возможности азотного питания: за счет азотфиксации из внутривольной «атмосферы» (вероятно, с участием симбионтов) или (и) за счет частичного перехвата азота, эвакуируемого из клеток древесины, переходящих в ядровую (спелую) зону.

Биоразнообразие гетеротрофов флуктуирует во времени в тесной связи с сукцессионными изменениями видовой структуры фитоценозов [3]. Видовое разнообразие в функционально-систематических группах гетеротрофов взаимосвязано. Вспышка численности позвоночных (табл. 3, группа 2)

снижает возможности для размножения филофагов беспозвоночных (табл. 3, группа 3). Эстафета переработки и деструкции фитомассы передается непосредственно видам группы 5 (табл. 3), доводящим деструкцию органики до уровня, доступного группе 6. Массовые (как правило, в отдельных локальных элементах мозаики лесного покрова) размножения беспозвоночных филофагов (группа 3) блокируют увеличение численности позвоночных (группа 2).

Деструкция почвенного гумуса. Гумусовые вещества – конечная стадия превращения С в почвах, далее не разлагающаяся бактериями. После достижения определенной комплексности гуминовых кислот в «супермолекулах гумусовых веществ» и ферментативно активных пленок [42] начинается разложение гумусовых веществ почвы археями [48]. Цикл развития БГЦ завершается. Судя по периодичности распространения растительности на поверхности европейской России, полный БГЦ-цикл занимает примерно 150 тыс. лет [2].

Скорость современного сокращения гумусового профиля темно-серых лесных почв и черноземов, представляющих наиболее «древние» почвы РФ, по данным наблюдений за погребенными почвами [15], можно оценить в ~ 5 мм год⁻¹. Укорачивание протяженности почвенного профиля происходит за счет деструкции гумуса в нижних слоях гумусированных горизонтов до концентрации ниже $\sim 0,8$ % по массе. Почвенные слои с меньшим содержанием гумуса уже не вы-

деляются глазом как тонированные черным, профиль укорачивается. В целом по всему профилю темно-серых лесных почв (до грунтовых вод) потери гумуса, связанные с деструкцией в древних почвах его гуматных составляющих, оцениваются нами [30] в 2–2,5 т С га⁻¹ год⁻¹. Применив к «археям» (в кавычках, поскольку точное систематическое положение деструкторов гумуса не известно) те же критерии оценки прироста биомассы, что и к прочим гетеротрофам, получим $\Delta M_{IIa} \approx 0,25–0,5$ т С га⁻¹ год⁻¹ (табл. 3). Работа архей завершает цикл развития БГЦ.

Выводы

1) Биогеоценоз (БГЦ) – открытая система, осуществляющая круговорот, сток – эмиссию веществ с фиксированной потенциальной среднегодовой мощностью, заданной условиями климатопы и экотопы.

2) Главный из обменных циклов БГЦ – углеродный, С-цикл. Мощность С-цикла определяет среднюю мощность остальных обменных циклов лесных БГЦ в период вегетации.

3) Потенциальная мощность С-цикла служит основной характеристикой БГЦ. В лесных БГЦ мощность С-цикла соответствует классу бонитета древостоев.

4) Биомасса древесного яруса составляет ~ 95 % всей биомассы фитоценозов БГЦ I–III классов бонитета. При этом 70–90 % биомассы древостоев приходится на клетки и ткани, не имеющие живой протоплазмы, «условную мортмассу». В биомассе травяных растений и животных на условную мортмассу приходится только ~20–60 %.

5) Наиболее показательная характеристика мощности биома БГЦ – не сама биомасса, а ее среднегодовой прирост, включающий текущий опад и отпад в течение сезона. Соотношение среднегодовых приростов биомасс автотрофов NPP и гетеротрофов ΔM_{II} – макрохарактеристика биома БГЦ. Соотношением NPP и ΔM_{II} определяется итоговый баланс С: накопление или расход запасов С.

6) Работу С конвейера осуществляют функционально-систематические группы видов, блоки биома, начиная от ассимиляции С

автотрофами и заканчивая накоплением С в конечных продуктах деятельности биома, в гелевых пленках на почвенных отдельностях, педах.

7) В лесных БГЦ по величине биомассы, ее приросту особое значение имеет блок грибов-ксилотрофов, разрушающих «условную мортмассу» и мортмассу в строгом смысле – отпад и опад.

8) Продукционный гомеостаз лесного БГЦ поддерживается за счет взаимозаменяемости викарирующих видов и форм внутри функционально-систематических блоков. Сукцессионные смены видового состава растительного покрова на стадии «выработанности» лесного БГЦ завершаются равномерной структурой видовой и возрастной мозаики.

9) Мортмасса (включая «условную мортмассу» и почвенный гумус) – наиболее емкая кладовая С во всех лесорастительных зонах. Время существования БГЦ определяет величину запасов С в почвенной «мортмассе». Накопление в почве гуматного гумуса периодически ($T \approx 150$ тыс. лет) создает условия для массового размножения почвенных архей, уничтожающих его. В связи с исторической цикличностью развития почв и растительного покрова лесной зоны (включая лесостепь) фактор времени функционирования БГЦ приобретает особое значение.

Библиографический список

1. Абатуров, А.В. 150 лет Лосиноостровской лесной даче. Из истории национального парка «Лосиный Остров» / А.В. Абатуров, О.В. Кочевая, А.И. Янгутов. – М.: Аслан, 1997. – 228 с.
2. Величко, А.А. Становление современной ландшафтной оболочки Земли / А.А. Величко // Природа. – 2012. – № 1. – С. 78–87.
3. Всеволодова-Перель, Т.С. Почвенное население естественных и искусственных дубрав лесостепи / Т.С. Всеволодова-Перель, М.Г. Романовский, А.Ф. Ильюшенко // Лесоведение. – 1997. – № 2. – С. 60–68.
4. Гульбе, Я.И. Динамика биологической продуктивности южнотаежных древостоев ольхи серой (на примере Ярославской области): дисс. ... канд. с.-х. наук 06.03.02 / Я.И. Гульбе. – М.: ИЛАН, 2012. – 20 с.
5. Докучаев, В.В. К вопросу о соотношениях между возрастом и высотой местности, с одной стороны, характером и распределением черноземов, лесных земель и солонцов, – с другой / В.В. Докучаев //

- Вестник естествознания. – 1891. – № 1–3. – С. 1–16, 57–67, 112–123.
6. Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении / под ред. А.А. Молчанова. – М.: Наука, 1975. – 374 с.
 7. Загуральская, Л.М. Биологическая продуктивность почв лесных насаждений Карелии / Л.М. Загуральская // Экология таежных лесов: тезисы докладов. – Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 1998. – С. 116–117.
 8. Загуральская, Л.М. Динамика микробиологических параметров минерализации вещества в почвах сосновых лесов Карелии / Л.М. Загуральская // Лесоведение. – 2000. – № 2. – С. 8–13.
 9. Кайбияйнен, Л.К. Динамика водного обмена сосны / Л.К. Кайбияйнен, Т.А. Сазонова // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Труды Всесоюзного совещания. – Иркутск: СИФИБР СО АН СССР, 1983. – С. 110–124.
 10. Костычев, П.А. Почвы Черноземной области России, их происхождение и свойства / П.А. Костычев. – М.: Гос. изд-во сельскохозяйственной литературы, 1949. – 240 с.
 11. Костычев, П.А. // Сельское хозяйство и лесоводство. – 1890. – Окт. – С. 115–134.
 12. Мамаев, В.В. Биогеоценологические подходы к изучению дубрав лесостепи / В.В. Мамаев, М.Г. Романовский // Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении: к 125-летию со дня рождения акад. В.Н. Сукачева, отв. ред. С.Э. Вомперский: Ин-т лесоведения РАН. – М.: Наука, 2006. – С. 105–118.
 13. Мамихин, С.В. Математическое моделирование сезонной и многолетней динамики углерода органического вещества в системе атмосфера – почва – растение: дисс. ... канд. биол. наук 04.00.03 / С.В. Мамихин – М.: МГУ, 1987. – 20 с.
 14. Мамихин, С.В. Математическое моделирование многолетней динамики органического углерода в черноземе типичном агроценоза / С.В. Мамихин, Ф.А. Тихомиров // Почвоведение. – 1984. – № 8. – С. 98–102.
 15. Марголина, И.Я. Возраст и эволюция черноземов / И.Я. Марголина, А.Л. Александровский, Б.А. Ильичев, А.Е. Черкинский и др. – М.: Наука, 1988. – 144 с.
 16. Мина, В.Н. Круговорот азота и зольных элементов в дубравах лесостепи / В.Н. Мина // Почвоведение. – 1955. – № 6. – С. 32–44.
 17. Молчанов, А.А. Воздействие антропогенных факторов на лес / А.А. Молчанов. – М.: Наука, 1978. – 139 с.
 18. Наумова, Е.И. Азотфиксация – новый феномен в питании грызунов / Е.И. Наумова, Н.А. Ушакова, И.Г. Мещерский, Н.В. Костина, М.М. Умаров // Известия АН, 2000. – Сер. Биол. – № 3. – С. 329–331.
 19. Орлов, А.Я. О роли сосущих корней древесных растений в обогащении почвы органическим веществом / А.Я. Орлов // Почвоведение, 1955. – № 6. – С. 14–20.
 20. Орлов, А.Я. Почвенно-экологические основы лесоводства в южной тайге / А.Я. Орлов. – М.: Наука, 1991. – 104 с.
 21. Орлов, Д.С. Органическое вещество почв Российской Федерации / Д.С. Орлов, О.Н. Бирюкова, Н.И. Суханова. – М.: Наука, 1996. – 256 с.
 22. Орлов, М.М. Лесная вспомогательная книжка для таксаций и технических расчетов / М.М. Орлов. – М.: Гостехиздат, 1930. – 758 с.
 23. Орлова, М.А. Мозаичность лесных биогеоценозов и продуктивность почв / Н.В. Лукина, И.О. Камнев, В.Э. Смирнов, Т.В. Кравченко // Лесоведение, 2011. – № 6. – С. 39–48.
 24. Пушкинская, О.Н. Микрофлора почв Теллермановского опытного лесничества / О.Н. Пушкинская // Труды Института Леса. – 1953. – Т. 12. – С. 171–194.
 25. Рафес, П.М. Биогеоценологические исследования растительноядных насекомых / П.М. Рафес. – М.: Наука, 1980. – 168 с.
 26. Романовский, М.Г. Продуктивность, устойчивость и биоразнообразие равнинных лесов европейской России. – М.: МГУЛ, 2002. – 92 с.
 27. Романовский, М.Г. Автотрофное дыхание лесостепных дубрав / М.Г. Романовский, Ю.А. Гопиус, В.В. Мамаев, Р.В. Щекалев. – Архангельск: ОАО ИПП «Правда севера», 2008. – 92 с.
 28. Романовский, М.Г. Формирование годичного кольца древесины и дыхание ствола у сосны и дуба / М.Г. Романовский, В.В. Коровин, Д.Е. Румянцев // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. – 2009. – № 1 (64). – С. 34–38.
 29. Романовский, М.Г. Видовое разнообразие и биомасса гетеротрофов в структуре биогеоценоза / М.Г. Романовский, Н.Н. Селочник // Структура и функции лесов европейской России. – М.: КМК, 2009. – С. 151–171.
 30. Романовский, М.Г. Углерод древних почв – источник эмиссии С в атмосферу / М.Г. Романовский // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. – 2012. – № 7 (90). – С. 67–72.
 31. Рождественский, С.М. О продукционной инвариантности растительного покрова / С.М. Рождественский, А.И. Уткин // Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах. – М.: Наука, 1986. – С. 219–225.
 32. Санаев, В.Г. Физико-механические свойства элементов макроструктуры древесины / В.Г. Санаев // Строение, свойства и качество древесины. Симпозиум координационного совета по современным проблемам древесиноведения. – М.: МЛТИ, 1980. – С. 171–176.
 33. Смирнова, О.В. Популяционная организация биогеоценологического покрова лесных ландшафтов / О.В. Смирнова // Успехи современной биологии, 1998. – Т. 48. – Вып. 2. – С. 148–165.
 34. Смирнова, О.В. Онтогенез дерева / О.В. Смирнова, А.А. Чистякова, Л.Б. Заугольнова, О.И. Евстиг-

- неев и др. // Ботанический журнал. – 1999. – Т. 84. – № 12. – С. 8–20.
35. Соколов, Д.Ф. К вопросу о химической природе органических веществ почв под дубовыми лесами / Д.Ф. Соколов // Тр. Ин-та леса, 1953. – Т. 12. – С. 209–224.
 36. Стороженко, В.Г. Микоценоз и микоценология: теория и эксперимент / В.Г. Стороженко. – Тула: Гриф и К, 2012. – 192 с.
 37. Сукачев, В.Н. Основы лесной биогеоценологии / В.Н. Сукачев. – М.: Наука, 1964. – 574 с.
 38. Тихонова, И.В. Оценка морфологического разнообразия и репродуктивного потенциала карликовых сосен в Ширинской лесостепи / И.В. Тихонова // Сибирский экологический журнал. – 2011. – № 6. – С. 895–902.
 39. Утехин, В.Д. Структура и продуктивность фитомассы луговой степи // Биота основных геосистем центральной лесостепи / В.Д. Утехин, Хоанг Тьонг. – М.: ИГ АН СССР, 1976. – С. 7–24.
 40. Федоров, В.Д. Экология / В.Д. Федоров, Т.Г. Гильманов. – М.: МГУ, 1980. – 464 с.
 41. Федотов, Г.Н. Исследование наноструктурной организации почвенных гелей / Г.Н. Федотов, В.С. Шалаев, В.И. Путляев, Д.М. Иткис // Вестник МГУЛ – Лесной Вестник. – 2010. – № 3. – С. 212–222.
 42. Федотов, Г.Н. Влияние поверхностно-активных веществ на свойства почв / Г.Н. Федотов, Т.Ф. Рудометкина, В.С. Шалаев // Вестник МГУЛ – Лесной Вестник. – 2012. – № 7 (90). – С. 36–45.
 43. Чупрова, В.В. Углерод и азот в агроэкосистемах Средней Сибири / В.В. Чупрова. – Красноярск: Красноярский ГУ, 1997. – 166 с.
 44. Ширнин, В.К. Селекция на качество древесины (на примере дуба черешчатого и других пород в ЦЧО): дисс.... д-ра с.-х. наук 06.03.01 / В.К. Ширнин. – СПб: СПбЛТА, 1999. – 48 с.
 45. Экосистемы Теллермановского леса / под ред. В. В. Осипова. – М.: Наука, 2004. – 340 с.
 46. Battle M., Bender M., Sowers T., e.a. Atmospheric gas concentration over the past century measured in air from firn at the South Pole // Nature. 1996. № 383. P. 231–235.
 47. Galloway J.N., Cowling E.B. Reactive nitrogen and the world: 200 years of change // Ambio. 2002. Vol. 31. N 2. P. 15–20.
 48. Woese C.R., Kandler O., Wheelis M.L. Towards natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria and Eucarya // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 1990. Vol. 87. N 12. P. 4576–4579.

Романовский М.Г., Завидовская Т.С., Аксенов П.А. ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ.

Лесные биогеоценозы (БГЦ) отличаются огромными запасами условной мортмассы, учитываемой в общем составе биомассы. В лесных БГЦ с древостоями высоких классов бонитета условная мортмасса составляет 70–90 %. Грибы-ксилотрофы, разрушающие с равным успехом условную и безусловную мортмассу, приобретают в лесных БГЦ особый вес. Охарактеризованы блоки видов, ведущих в лесном БГЦ ступенчатую деструкцию биомассы. Основной показатель интенсивности работы БГЦ – потенциальная мощность углеродного цикла. В лесных БГЦ мощность С-цикла соответствует классу бонитета древостоев. Обсуждается значение видового разнообразия биома для устойчивой работы БГЦ. Накопление конечных продуктов жизнедеятельности почвенных микроорганизмов определяет необходимость их периодического разрушения в «древних» почвах, в связи с чем особое значение приобретает возраст БГЦ.

Ключевые слова: лесные биогеоценозы, структура биомассы, условная мортмасса, возраст биогеоценоза.

Romanowsky M.G., Zavidovskaja T.S., Axenov P.A. FUNCTIONAL PECULIARITIES OF FOREST BIOGEOCENOSES.

Forest biogeocenoses (BGC) concentrate a plenty of «relative mortmass» usually accounted in a corpora of a total biomass. «Relative mortmass» takes 70–90 % of biomass in a forest BGC with the tree stands of high bonitet classes. The xylophilic fungi have a significant importance in the forest BGC as destructors of the «relative mortmass» and the mortmass sensu stricta both. We named a structure of species blokes leading step-by-step the destruction of biomass. Potential power of a carbon cycle is the main criteria of BGC work. It is according to the bonitet class (height in age 100) of tree stands – in the forest BGC. The influence of species diversity on BGC work stabilization is

discussed. The final products of activity of soil microorganisms makes necessary theirs periodical destruction in ancient soils, so the age of BGC gets an exceptional meaning.

Key words: forest biogeocenoses, biomass structure, «so sad mortmass», biogeocenose age.